THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Ecologie Fonctionnelle et Sciences Agronomiques

École doctorale GAIA

Unité de recherche HortSys

Contribution au développement d'un modèle d'appui à la conception d'itinéraires techniques de production de mangues plus durables

Présentée par Emma CARRIE

Le 07 décembre 2022

Sous la direction de Frédéric NORMAND
Et Isabelle GRECHI et Frédéric BOUDON

Devant le jury composé de

Evelyne COSTES, Directrice de recherches, INRAE	Présidente
Nathalie LEDUC, Professeure, Université d'Angers & IRHS	Rapporteuse
Bruno MOULIA, Directeur de recherche, INRAE	Rapporteur
Romain BARILLOT, Chargé de recherches, INRAE	Examinateur
Gilles VERCAMBRE, Chargé de recherches, INRAE	Examinateur
Frédéric NORMAND, Chargé de recherches, CIRAD	Directeur de thèse
Isabelle GRECHI, Chargé de recherches, CIRAD	Membre invité

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Remerciements

Je tiens à remercier infiniment Frédéric Normand, mon directeur de thèse ainsi que mes deux encadrants, Isabelle Grechi et Frédéric Boudon. Merci pour votre pédagogie, vos conseils avisés, pour toutes les connaissances précieuses qui m'ont été transmises durant ces trois années de thèse et votre aide durant les expérimentations. Merci beaucoup pour votre investissement personnel dans la production de nos résultats scientifiques et la correction des articles de la thèse. Ce fut pour moi une chance immense d'apprendre à vos côtés.

De la même manière, je tiens à remercier mes deux encadrants de l'INRAE de Lusignan « non officiels », Ela Frak et Didier Combes, pour leur expertise et leurs conseils tout au long de la thèse. Merci beaucoup pour votre investissement personnel dans ce projet. Je tiens à remercier tout particulièrement Didier, spécialiste de la modélisation du rayonnement lumineux. Merci pour ton aide dans l'utilisation des appareils de mesures, le traitement des données, leur interprétation et pour ton aide durant l'expérimentation taille et lumière. Sans cette collaboration, nous n'aurions jamais pu aller si loin dans la caractérisation de l'environnement lumineux et de ses effets !

Je tiens également à remercier les membres du jury pour avoir bien voulu analyser et étudier mon travail. Merci donc à Nathalie Leduc et Bruno Moulia d'avoir accepté la lourde tâche des rapporteurs. Merci beaucoup à Evelyne Costes, Romain Barillot, Gilles Vercambre d'accepter de faire partie de mon jury de thèse à Montpellier et d'évaluer ce travail.

Je tiens à remercier l'UPR HortSys (Fonctionnement agroécologique et performances des systèmes de culture horticoles) du CIRAD mon unité d'accueil durant ces trois années et qui m'a permis d'effectuer différentes missions en métropole durant ma thèse pour mener à bien ce projet. Merci tout particulièrement à Sylvie Hospital, secrétaire de l'équipe HortSys, pour sa dévotion et la qualité de son travail qui nous permet à tous de mener à bien nos travaux de recherches.

Merci aux soutiens financiers de l'Europe (FEDER) de la région Réunion et du CIRAD pour la réalisation de la thèse.

Je tiens à remercier tous les agents CIRAD de la station de Bassin Plat à Saint Pierre, sur l'Ile de la Réunion. Merci pour ces trois années passées à vos côtés, dans la joie et la bonne humeur. Un grand merci à Gilles Maillot, qui a pris en charge durant toute la thèse l'entretien des parcelles expérimentales, pour ton aide durant les expérimentations, tes conseils et ta bonne humer merci beaucoup ! Un grand merci à Hugo Guidez, qui a démarré comme stagiaire à mes côtés et qui maintenant continu à gérer courageusement l'essai sur la dissociation des effets de la qualité et de la quantité de la lumière sur les jeunes manguiers, en tant que VSC. Merci pour ton humour et ton courage sur le terrain, sans toi nous n'aurions jamais pu récolter ces résultats et je serai morte d'épuisement sur le terrain avant la fin ! Merci à Chrishna, notre jeune apprenti de participer également à ce projet hors norme.

Merci à Emmanuel Jouen et Raymond Nativel du CIRAD de Ligne Paradis pour m'avoir apporté le matériel et les techniques nécessaires pour me lancer dans cette thèse ! Merci pour votre générosité.

Merci à Antoine Drouillard, Julien Sarron et Juliette Gaab, d'avoir successivement partagé mon bureau. Merci pour ces bons moments partagés et ces précieuses discussions ! Merci Juliette d'avoir été si compréhensive et attentionnée durant les quelques mois très studieux qui ont précédé le rendu du mémoire. Il nous reste quelques mois pour profiter ! Merci aussi à Paul Tresson, Maxime Carlier, Lisa N'Gueyssan et tous ces amis que j'ai pu croiser sur la station et qui ont rempli cette thèse de bons souvenirs.

Je tiens à laisser un mot particulier pour André Hoarau, que j'ai connu durant la première moitié de mes années de thèse et qui malheureusement nous a quittés subitement. Merci André pour ta générosité légendaire, nos pauses café parsemées de Ferrero et surtout pour nos discussions passionnantes. Nous devions partir ensemble du CIRAD toi à la retraite et moi pour de nouveaux horizons, j'aurais aimé te montrer tout le travail que nous avons réussi à accomplir durant cette thèse. Merci pour t'être autant occupé de nous, tu nous manques à tous.

Merci à tous mes précédents encadrants de stage et à mes professeurs durant mon parcours universitaires dont la passion, le dévouement et la rigueur m'ont donné l'envie et le courage de continuer dans la recherche.

Je tiens à remercier enfin, ma famille ainsi que tous mes colocataires à La Réunion. Merci pour votre soutien, pour tous les bons moments partagés et surtout merci aux anciens de la caz pour tous vos enseignements et vos précieux conseils !

Merci à vous tous, cette thèse est vraiment le fruit d'un travail d'équipe.

Communications et publications réalisées pendant la thèse

- Carrié, E., Grechi, I., Normand, F., Frak, E., Combes, D., Boudon, F. (2023). Integrating the effects of light quantity and light quality in the V-Mango model to optimize cultural practices. FSPM 2023, 27-31 March, Berlin, Germany. Abstract submitted.

- Carrié, E., Grechi, I., Boudon, F., Frak, E., Combes, D., Normand, F. (2022). Functional relationships between morphogenetically active radiations and photosynthetic photon flux density in mango tree crown. Submitted to Frontiers in Ecology and Evolution the 16 september 2022.

- Carrié, E., Grechi, I., Boudon, F., Frak, E., Combes, D., Normand, F. (2022). Effect of growth unit characteristics and light environment on leaf fall in the evergreen mango tree. Oral presentation at the International Horticultural Congress, August 2022. To be published in Acta Horticulturae.

Ce travail a donné lieu à une communication, présentée lors de l'International Horticultural Congress (IHC) à Angers en août 2022. Ma présentation a reçu le prix de la meilleure communication orale de jeune chercheur (Young Mind Award for best oral presentation) dans l'International Symposium on Innovative Perennial Crops Management de l'IHC.

Table des matières

Introduction 7

A - Contexte général 8

B - Objectifs 9

Partie I. Etude bibliographique 11

A - L'architecture des arbres 12

A.1 Concepts et définitions de l'architecture d'un arbre 12

A.2 Dynamique de l'architecture 14

A.3 Modélisation de l'architecture et de sa dynamique 16

B - La lumière, source d'énergie et signal pour la plante 19

B.1 Définitions et processus physiques 19

B.2 Effets de la lumière sur les plantes 21

B.3 Perception de la qualité de la lumière par les plantes 21

B.4 Processus impliqués dans le débourrement des bourgeons 22

B.6 Simulation de la quantité et de la qualité de la lumière dans les FSPM 25

C - La taille des arbres fruitiers 27

C.1 Objectifs de la taille et différents types de taille 27

C.2 Effets de la taille chez les arbres fruitiers tempérés 28

C.3 Effets de la taille chez les arbres fruitiers tropicaux 29

C.4 La taille et l'alternance de production 30

C.5 Exemple de l'intégration de la taille dans les FSPMs 31

D - Le manguier 32

D.1 Taxonomie, origine et distribution 32

D.2 Architecture et description des principales entités constitutives du manguier 32

D.3 Cycle de production du manguier 35

D.4 Interactions entre croissance végétative et reproduction chez le manguier 37

D.5 Disparition des feuilles et des UCs 37

D.6 Problèmes agronomiques liés à la culture du manguier 38

D.7 V-Mango, un modèle d'élaboration de la production et de la qualité de la mangue 39

E- Hypothèses et objectifs spécifiques à la thèse 44

Partie II. Matériel et méthodes 46

A - Site expérimental 47

B - Démarches expérimentales 48

B.1 Expérimentation "Variabilité de la quantité et de la qualité de la lumière dans la couronne du manguier" 49

B.2 Expérimentation "Effet de l'environnement lumineux sur le débourrement végétatif et reproducteur en 2020" 51

B.3 Expérimentation "Effets de l'environnement lumineux et de la taille sur le débourrement et la mortalité des UCs en 2021" 53

B.4 Expérimentation "Dissociation les effets de la quantité et de la qualité de la lumière sur le développement végétatif et la morphologie des UCs" 56

B.5 Expérimentation "Dynamique annuelle de la chute des feuilles" 60

Partie III. Résultats 62

Chapitre I. Caractérisation et modélisation de l'environnement lumineux dans la couronne du manguier 63

Synthèse des résultats du chapitre I 94

Chapitre II. Effet de l'environnement lumineux, de l'architecture et de la taille sur l'apparition et la disparition des UCs 95

A - Effets de l'environnement lumineux des UCs, de traits spécifiques des UCs et de la taille sur l'apparition et la disparition des UCs 95

B - Dissocier les effets de la quantité et de la qualité de la lumière sur le débourrement végétatif et la morphologie des UCs 122

Synthèse des résultats du chapitre II 138

Chapitre III. Dynamique annuelle de la chute des feuilles chez le manguier et caractérisation des facteurs qui l'affectent 139

Synthèse des résultats du chapitre III 149

Chapitre IV. Intégration des effets de la lumière, de l'architecture et de la taille dans V-Mango 150

Synthèse des résultats du chapitre IV 175

Partie IV. Discussion et perspectives 176

Conclusion 190

Références bibliographiques 192

Résumé 204

Introduction

A - Contexte général

Dans l'édition 2022 de la situation des forêts du monde, l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) met en évidence que les forêts et les arbres peuvent aider à la relance au sortir des multiples crises que nous traversons actuellement (covid-19, conflits, crise climatique et perte de biodiversité). De plus, les arbres fruitiers sont une source importante de nutriments qui améliorent la sécurité alimentaire et nutritionnelle dans de nombreuses régions du monde (OMS/FAO, 2014). Face à ces enjeux, la production de connaissances sur le fonctionnement de l'arbre avec des applications pour les systèmes de cultures est une priorité des institutions de recherche.

Les arbres sont des organismes modulaires dont la structure s'édifie par la répétition d'entités botaniques élémentaires qui présentent des caractéristiques morphologiques, dimensionnelles, fonctionnelles et anatomiques changeantes au cours du temps (Barthélémy et Caraglio, 2007). L'architecture décrit l'arrangement dans l'espace de ces entités élémentaires. Elle affecte les transferts de carbone (acquisition et allocation) liés aux activités de photosynthèse et de respiration via les échanges d'énergie avec l'environnement extérieur, notamment lumineux (Costes et al. 2006; Génard et al. 2008). L'assimilation et l'allocation du carbone sont essentielles à la croissance et la qualité des fruits (Léchaudel et al., 2005). La connaissance précise des processus de croissance et de floraison, c'est-à-dire de l'architecture, sont donc nécessaires pour la conduite des arbres fruitiers.

La lumière est la source d'énergie nécessaire à la photosynthèse des feuilles pour l'assimilation du carbone, utile à la croissance et à la reproduction de l'arbre. La lumière est aussi un signal perçu par les photorécepteurs dans les tissus végétaux, capable de modifier la morphologie et le fonctionnement des organes (Casal, 2013). Dans l'ombre de la couronne d'un arbre, la quantité et la qualité de la lumière sont notamment responsables chez plusieurs espèces, d'une diminution de la ramification (Leduc et al., 2014).

La taille est une pratique largement répandue qui permet de contrôler les dimensions des arbres fruitiers et d'optimiser leur production, notamment (i) en augmentant l'interception de la lumière dans la couronne (Willaume et al., 2004) et (ii) en maintenant un bon équilibre entre croissance végétative et reproduction (Costes et al., 2006). La taille stimule le débourrement et la croissance végétative car elle modifie les équilibres hormonaux et nutritionnels dans l'arbre (Fumey et al., 2011). Plus spécifiquement, l'application d'une taille chez une espèce à feuille persistante est susceptible de provoquer des réponses complexes dans l'arbre à cause de la modification de facteurs endogènes et de l'augmentation directe de la pénétration de la lumière dans sa couronne.

La complexité des interactions entre les facteurs endogènes de l'arbre, son environnement lumineux et des pratiques culturales telle que la taille justifie le déploiement de modèle structure-fonction qui permettent de synthétiser les connaissances et d'explorer des hypothèses difficiles à tester au champ (Evers et al., 2011 ; Tang et al., 2019). Les résultats de ces modèles peuvent aider à la conception d'itinéraires techniques pour une production fruitière plus

durable. Le manguier (*Mangifera indica L.*) est un arbre tropical à feuilles persistantes dont le fruit est placé 5ème au rang de la production mondiale des fruits (FAO 2020). La culture du manguier représente un intérêt économique important mais reste limitée par des contraintes agronomiques (Normand and Lauri, 2018). Différents leviers sont envisagés face à ces contraintes, notamment la conception assistée par des modèles de nouveaux itinéraires techniques. C'est dans ce contexte que des études successives ont eu pour objectifs de décrire les effets de facteurs endogènes à l'arbre et d'une pratique culturale tel que la taille, sur l'élaboration du rendement et de la qualité du fruit chez le manguier (Dambreville et al., 2013; Persello et al., 2019). Le modèle structure-fonction V-Mango, intègre et structure ces connaissances, permet de tester des hypothèses de fonctionnement et de rechercher de nouveaux itinéraires techniques. Cependant, V-Mango ne prend pas encore en considération l'effet de facteurs environnementaux tel que la lumière et les architectures simulées manque de réalisme. Le manguier étant un arbre à feuilles persistantes, l'environnement lumineux est contrasté de façon permanente dans sa couronne et une hypothèse centrale dans la thèse est que la lumière pourrait être un facteur environnemental clé pour simuler l'apparition et la disparition des axes et des feuilles dans V-Mango.

B - Objectifs

Ce travail de thèse porte sur 3 objectifs principaux :

- Caractériser l'environnement lumineux au sein de la couronne de manguiers adultes et établir des relations entre la quantité et la qualité de la lumière.

- Comprendre les effets de l'architecture, de l'environnement lumineux, de la taille et leurs interactions sur l'apparition et la disparition des unités de croissance chez des manguiers adultes. Expliquer l'effet de l'environnement lumineux et du vieillissement des unités de croissance sur la dynamique de chute des feuilles au cours d'une année.

- Coupler le modèle V-Mango avec un modèle d'interception de la lumière et intégrer les effets de la taille et de la lumière sur le débourrement, la mortalité des axes et la chute des feuilles afin de valider le réalisme des simulations et proposer un outil pertinent pour répondre à des hypothèses de recherches et d'optimisation des pratiques de taille.

La première partie du mémoire est consacrée à l'étude bibliographique des concepts et des connaissances abordés durant la thèse. Tout d'abord, sont définis les concepts majeurs liés à l'architecture de l'arbre et à sa modélisation, utiles à la compréhension de cette thèse (**Partie I. A**). La section suivante présente des concepts et définitions spécifiques au rayonnement lumineux et à ses effets sur la plante (**Partie I. B**). Ensuite, un état de l'art sur la taille des arbres (**Partie I. C**) et sur les connaissances actuelles sur le manguier (**Partie I. D**) est exposé. La dernière section (**Partie I. E**) décrit plus précisément les hypothèses et les objectifs spécifiques de la thèse.

La seconde partie du mémoire est dédiée au matériel et aux méthodes utilisés lors des dispositifs expérimentaux mis en place au cours de la thèse.

La troisième partie détaille les résultats obtenus sous forme de chapitre, concernant :
(i) La variabilité de la quantité et de la qualité de la lumière et les relations entre ces deux composantes dans la couronne du manguier, composé d'un article scientifique (**Chapitre I**). (ii) Les effets des traits spécifiques des unités de croissances, de leur environnement lumineux et de la taille sur le développement végétatif et la mortalité (**Chapitre II. A**) ; Des effets dissociés de la quantité et de la qualité de la lumière sur le développement végétatif et la morphologie des unités de croissance (**Chapitre II. B**). (iii) De la dynamique annuelle de la chute des feuilles et des facteurs qui l'affectent (**Chapitre III**), composé d'un article scientifique issu d'une communication à un colloque. (iv) L'intégration des effets de la lumière sur les processus de débourrement végétatif du manguier, de chute des feuilles et de mortalité des unités de croissances dans le modèle V-Mango (**Chapitre IV**).

La quatrième et dernière partie du mémoire est consacrée à la discussion et aux perspectives.

Enfin, la bibliographie liste toutes les références citées dans cette thèse sans reprendre celles utilisées et déjà référencées dans les articles.

Partie I. Etude bibliographique

A - L'architecture des arbres

Les définitions sur l'architecture présentées dans cette section ciblent volontairement les arbres, mais tous les concepts et méthodes d'études de l'architecture végétale s'appliquent bien entendu aux plantes non ligneuses.

A.1 Concepts et définitions de l'architecture d'un arbre

L'**architecture** de l'arbre définit l'organisation dans l'espace des entités élémentaires qui le compose et évolue dans le temps (Godin et al., 1999). À un instant donné, l'architecture peut être définie par des informations **topologiques** (connexion entre les entités) et **géométriques** (forme, taille, orientation et emplacement spatial des entités). Elle résulte d'un équilibre dynamique entre l'apparition et la disparition de ses entités, et varie en fonction du programme génétique de chaque espèce et des contraintes externes qui s'exercent sur elle, telle que l'environnement (lumière, température) ou des pratiques humaines (taille, traitements chimiques).

L'analyse architecturale consiste à décrire la partie aérienne d'un arbre, grâce aux caractéristiques qui conduisent à son développement architectural (Barthélémy et Caraglio, 2007). L'analyse architecturale s'intéresse notamment aux processus de croissances, de ramification et à l'apparition de la reproduction. Dans les sections suivantes, sont présentés uniquement les termes définis par l'analyse architecturale importants à la compréhension de cette thèse.

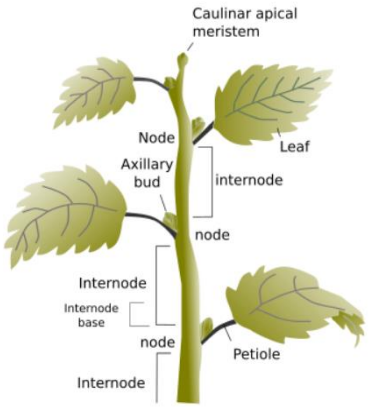


Figure 1. Illustration des entités retrouvées sur un axe végétatif. Avec le bourgeon apical (« Caulinar apical meristem »), les feuilles (« leaf »), le bourgeon axillaire (« Axillary bud »), les nœuds (« node ») et entre-nœuds (internode »). *Source* : https://mmegias.webs.uvigo.es/02-english/2-organos-v/guiada_o_v_tallo.php

Les processus de croissance

L'édification de l'architecture d'un arbre repose sur l'activité de ses zones méristématiques. On distingue deux types de croissance : (i) **la croissance primaire**, responsable de la croissance en longueur et (ii) **la croissance secondaire** au niveau du cambium, qui permet la croissance en diamètre des axes. La croissance primaire correspond à l'apparition des organes (organogenèse) et leur extension. Pour la partie aérienne de l'arbre, l'organogenèse a lieu au niveau des méristèmes qui se trouvent dans les **bourgeons apicaux**, à l'extrémité des axes, et dans les **bourgeons axillaires**, à l'aisselle des feuilles (Figure 1). La zone d'insertion des feuilles sur l'axe est appelée le **nœud** tandis que la portion d'axe entre deux nœuds successifs correspond à l'**entre-nœuds** (Figure 1). L'entité botanique élémentaire est le **métamère** : il

comprend un nœud, une feuille, un bourgeon axillaire et un entre-nœud (White, 1979). L'apparition successive des métamères forme un axe dont l'extension peut résulter de différents types de croissance :

- Un axe à **croissance déterminé** possède un apex qui disparaît à un moment donné ou se transforme en une structure spécialisée (en inflorescence par exemple). Un axe à **croissance indéterminé** possède un méristème apical qui fonctionne de manière permanente.

- L'extension périodique des axes, ponctuée par des périodes de repos, correspond à une **croissance rythmique**. A l'inverse, la **croissance continue** est associée aux axes en extension permanente, ou du moins en extension pendant une période de plusieurs semaines ou mois.

En fonction du type de croissance, un axe ou une portion d'axe peuvent être entièrement **préformée** ou entièrement **néoformée**. L'axe ou sa portion peuvent aussi comporter une partie préformée suivie d'une partie néoformée. La préformation correspond à la formation d'une grande partie de l'axe à l'état primordial avec une période de repos avant l'extension, tandis que la néoformation implique l'extension continue du primordia immédiatement après l'initiation, sans période de repos intermédiaire (Hallé *et al.*, 1978).

La croissance rythmique des axes est la plus répandue parmi les espèces, avec une alternance de périodes de repos des bourgeons et de périodes d'extensions aussi appelées **flushs**. C'est le cas d'arbres tropicaux tels que l'hévéa (*Hevea brasiliensis*) et le manguier (*Mangifera indica*), chez qui on définit **l'unité de croissance** (**UC**) comme étant une portion d'axe qui s'allonge de façon ininterrompue (Hallé et Martin, 1968). On distingue 3 types d'UCs en fonction de l'origine des organes foliaires émis (Sabatier, 1999) : des UCs entièrement **préformées**, des UCs avec une partie préformée et une partie néoformée et des UCs entièrement **néoformées.**

La ramification

Les processus de croissance conduisent à l'édification de la structure aérienne de l'arbre, constituée d'axes répétés, les branches. Ces branches résultent de divisions successives appelées ramifications. La ramification est dite **terminale** si elle résulte de la division du bourgeon apical (phénomène rare chez les angiospermes). La ramification est **latérale** si elle est issue d'un bourgeon axillaire. La zone d'apparition des branches latérales le long d'une branche principale permet de distinguer trois catégories. L'**acrotonie** est le développement des nouvelles branches dans la zone terminale. La **basitonie** est le développement des nouvelles branches à la base de la branche principale, et la **mésotonie** dans la partie médiane. L'orientation des branches (**orthotrope** pour les branches érigées ou **plagiotrope** pour les branches horizontales).

Les critères de l'analyse architecturale permettent de définir un modèle architectural qui représente la stratégie de croissance de l'arbre (Barthélémy et al., 1989). Pour une espèce donnée, l'expression de ce modèle architectural a été appelée l'unité architecturale (Edelin, 1977). Certaines espèces conservent une seule unité architecturale (par exemple les palmiers)

tandis que d'autres la répètent. La répétition de l'unité architecturale d'un arbre est appelée **réitération** (Hallé et al., 1978).

A.2 Dynamique de l'architecture

Nous avons vu dans la section précédente que selon l'expression d'un programme de développement propre à chaque espèce, le modèle architectural de l'arbre s'établit. Durant ces phases de développement, des entités sont ajoutées et d'autres disparaissent sur la structure aérienne. Dans cette section sont présentés certains facteurs endogènes à l'arbre qui affectent l'apparition et la disparition des entités.

Effet de la topologie et de la morphologie

La **position** des entités sur la structure est associée à des différences **morphologiques** qui affectent leur probabilité de débourrement, en fonction des espèces. On observe chez le noyer (*Junglans regia*) que les bourgeons axillaires dans la zone médiane de la branche ont des dimensions supérieures à celles des bourgeons apicaux et des bourgeons axillaires à la base (Sabatier et Barthélémy, 2001). Dans ce contexte, l'effet positif de la position latérale et du diamètre du bourgeon sur sa probabilité de débourrement explique la mésotonie de la ramification. Au contraire, chez plusieurs variétés de chênes, les bourgeons apicaux ont des dimensions et une probabilité de débourrer supérieures par rapport aux bourgeons axillaires (Alla et al., 2003). Les différences morphologiques entre les bourgeons à différentes positions se retrouvent aussi à des échelles supérieures, comme celle des UCs. Chez le manguier, les UCs présentent un dimorphisme très prononcé selon leur position, apicale ou latérale. Les UCs apicales sont plus longues, ont un diamètre de base supérieur et plus de feuilles que les UCs latérales. Ce dimorphisme est associé à un effet sur la probabilité du débourrement végétatif et reproducteur qui est plus élevée pour les UCs apicales (Normand et al., 2009a).

Le contrôle du débourrement à l'échelle d'un axe, selon la position relative des bourgeons, résulte de la **dominance apicale** : l'inhibition de croissance que le bourgeon apical exerce sur les bourgeons axillaires (Cline, 1997). L'effet de la **dominance apicale** est médié par les transporteurs d'auxine PIN. Les protéines PIN créent un flux descendant d'auxine qui inhibe le débourrement des bourgeons axillaires (Schneider et al., 2019). L'auxine agit aussi localement au niveau des nœuds en régulant la synthèse des hormones CK et SLs. Les **CK ont un effet positif** sur le débourrement et les **SLs un effet négatif** (Figure 2). CK et SLs agissent dans le bourgeon notamment via le régulateur transcriptionnel BRANCHED1 (BRC1). BRC1 inhibe localement le débourrement et son niveau de transcription peut être réduit par les CKs et augmenté par les SLs (Barbier et al., 2019). BRC1 régule aussi positivement la biosynthèse de l'**ABA**, qui est un **inhibiteur du débourrement** (Corot et al., 2017). Chez les plantes ligneuses, les GAs ont également un rôle local et positif sur le débourrement. Le statut nutritionnel des bourgeons axillaires est aussi impliqué dans cette régulation du débourrement (Champagnat 1989), avec un effet positif marqué des sucres (Figure 2).

La dominance apicale est plus ou moins forte selon les espèces et elle peut être supprimée naturellement (exemple : disparition de l'apex, transformation d'une UC en inflorescence) ou artificiellement par la taille de l'axe terminal.

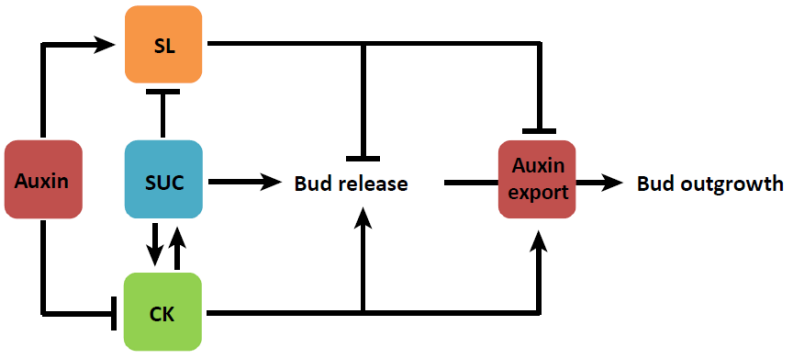


Figure 2. Schéma synthétique de la régulation du débourrement végétatif à l'échelle du bourgeon. L'Auxine ("Auxin") et les strigolactones ("SL") ont un effet négatif sur le débourrement, à l'inverse des cytokines ("CK") et des sucres. *Source :* D'après Barbier et al. (2019).

Effet de l'âge physiologique

La succession des phases de développement au cours de la vie de l'arbre est associée à des changements morphologiques, anatomiques, physiologiques et biochimiques qui définissent des stades **ontogéniques** (Barthélémy et al., 1997). Une notion d'âge physiologique s'applique ainsi au niveau de la structure globale de l'arbre et à l'échelle de ses entités élémentaires avec des conséquences biologiques importantes.

L'**âge** des entités, axes ou feuilles, est un facteur qui détermine leur capacité à produire des descendants et leur disparition. L'âge d'un axe a notamment un effet négatif sur son **potentiel de croissance** : on observe sur les axes âgés une réduction du nombre de métamères chez le pommier (Costes et al., 2003) et une augmentation de la mortalité des bourgeons chez le chêne (Alla et al., 2003). Chez le manguier, l'âge d'une UC affecte négativement sa probabilité de débourrement (Dambreville et al., 2013a).

L'âge des feuilles est souvent décrit comme un facteur important dans le processus de senescence et leur **chute** (Wingler et al., 2009), conjointement à l'effet de facteurs environnementaux. Pour les espèces d'arbres à feuilles caduques des climats tempérés, des variations saisonnières de température et de lumière coordonnent la sénescence et la chute des feuilles chaque année en automne (Aikio et al., 2019). Pour les arbres à feuilles persistantes, la longévité des feuilles atteint plusieurs années. On sait que chez ces espèces aussi, il existe des dynamiques annuelles de la chute des feuilles liées aux variations climatiques saisonnières et à la phénologie des arbres (Yang et al., 2021). L'âge des feuilles entraîne toutefois une dégradation des fonctions cellulaires et la diminution des capacités photosynthétiques (Rodrígues-Calcerrada et al., 2012; Locke et Ort, 2014). La relation entre la capacité photosynthétique et l'âge des feuilles pourrait donc déterminer leur longévité chez les arbres à feuilles persistantes (Kitajima, et al., 1997). Un autre mécanisme potentiellement impliqué dans la chute des feuilles est la réaffectation interne des ressources contenues dans la feuille lors de

phases de développement, comme les flushs végétatifs (Nitta et Ohsawa, 1997) ou la reproduction, sans être une conséquence directe de l'âge (Thomas, 2013).

Nous avons montré dans cette section que la dynamique d'apparition et de disparition des entités de la structure de l'arbre résulte en partie de processus endogènes. Il convient donc pour chaque espèce, de décrire les effets de traits spécifiques tel que la position, la morphologie et l'âge sur cette dynamique et sur la forme finale de la partie aérienne de l'arbre. Cette dynamique est aussi affectée par des **contraintes environnementales.** L'interaction entre le déterminisme génétique et les contraintes environnementales confère à l'arbre une très grande **plasticité phénotypique**. Par exemple, la résistance au vent et la compétition pour la lumière jouent un rôle essentiel dans l'élaboration de l'architecture d'un arbre (Eloy et al., 2017), tout comme la disponibilité en eau et la température et (Li et al., 1989; Patel et al., 2009; Dambreville et al., 2013b). Dans le cadre de ce travail, seul l'effet de la lumière sera abordé (**Partie I. B**).

A.3 Modélisation de l'architecture et de sa dynamique

Définition d'un modèle

Un modèle correspond à la représentation simplifiée d'un processus. Il permet de structurer l'information. La **modélisation** est une approche largement répandue pour décrire la croissance et le développement des plantes ou des parcelles cultivées (DeJong et al., 2011). Cette section traite exclusivement de ce type de modèle décrivant le fonctionnement des plantes. Selon les objectifs de recherche, un modèle peut être **statique**, lorsqu'il décrit la forme d'une plante à un moment donné, ou **dynamique**, lorsqu'il inclut l'évolution de la structure dans le temps (Prusinkiewicz, 2004). Un modèle dynamique est « **descriptifs** » lorsqu'il représente les données acquises par rapport à l'architecture de la plante et « **mécaniste** » lorsqu'il simule les processus physiologiques entre les différents compartiments de la plante en interaction avec son environnement (Kurth, 1994).

Les modèles structure-fonction

Au cours des dernières décennies, l'augmentation de la puissance de calcul et les développements en infographie ont permis l'émergence de modèles informatiques quantitatifs qui considèrent les interactions entre la structure modulaire de la plante, ses processus fonctionnels et l'environnement, dans leurs contextes spatiaux et temporels (Godin et Sinoquet, 2005; Vos et al., 2010). Ces modèles dit structure-fonction (***functional-structural plants models,* FSPMs**) ont trois objectifs principaux (Louarn et Song, 2020) :

- Comprendre le fonctionnement de la plante à différentes échelles, de l'organe à la communauté et les interactions entre la plante et son environnement.
- Intégrer des connaissances interdisciplinaires permettant de tester des hypothèses relatives à la structure de la plante et à son fonctionnement.
- Développer des modèles prédictifs dans des domaines appliqués où l'architecture de la plante joue un rôle critique.

Dans les FSPMs, les plantes sont considérées comme une association de composants discrets (modules) spécifiquement disposés dans l'espace selon la topologie de la plante. La simulation a lieu à l'échelle du module et peut s'étendre jusqu'à différentes plantes présentes dans un même espace 3D. Pour parvenir à des simulations réalistes, il est nécessaire de réunir dans le FSPM des informations qui concernent l'architecture de la plante, ses processus fonctionnels et les interactions avec l'environnement.

Reconstruction de l'architecture 3D d'une plante

La structure topologique complexe d'une plante, notamment d'un arbre, peut être décrite grâce au formalisme « **multi scale tree graph » (MTG)** développé par Godin et Caraglio (1998). Ce formalisme est utilisé pour traiter les informations sur l'orientation spatiale et la forme des organes d'une plante, collectées avec des équipements simples tels que des règles et des rapporteurs (Casella et Sinoquet, 2003) ou à partir de digitaliseurs (Massonnet et al., 2004). Les digitaliseurs permettent de mesurer précisément la position d'un point dans un espace 3D. Cependant, pour une structure aussi complexe que la couronne d'un arbre, cette méthode est très fastidieuse. Plus récemment, la technologie du LiDAR terrestre a été utilisée pour collecter rapidement une très grande quantité de données 3D liées à l'architecture des arbres (Ai et al., 2020; Calders et al., 2020). Les nuages de point 3D obtenus permettent la reconstruction du squelette des arbres mais des problèmes d'occlusion limitent encore son potentiel pour décrire complètement l'architecture, en particulier lorsque le feuillage est présent sur l'arbre (Dassot et al., 2011).

L'acquisition et le traitement des informations décrivant l'architecture d'une plante permettent de générer in silico une représentation en 3D statique, appelée maquette. Cette maquette est le support utilisé pour simuler la dynamique de croissance de l'architecture en implémentant des informations sur la fréquence et la durée de l'apparition, de l'extension et la disparition des modules. La majorité des FSPM utilisent le formalisme mathématique Lindenmayer-Systems ou **L-Systems** pour simuler la dynamique du développement (Prusinkiewicz et Lindenmayer 1990). Les L-Systems sont une grammaire formelle qui permet de décrire un système ramifié et sa dynamique, par des règles de réécriture simples. L'ensemble des modules de la plante forme une chaîne de caractères auquel des paramètres tels que l'âge ou la morphologie peuvent être associés. Des règles, dites de production, permettent de simuler l'évolution de ces modules au cours du temps. Les règles de réécriture d'un module peuvent dépendre du module précédent et l'on parle alors de L-systems « sensibles au contexte ». Ces règles de production peuvent être écrites dans différents langages de programmation (C++ : L+C (Karwowski et Prusinkiewicz, 2003) ; Java : GroImp (Hemmerling et al., 2008) ; Python : (Boudon et al., 2012)).

Exemples d'utilisation de FSPM

- Dauzat et al. (2001) ont utilisé un FSPM statique pour évaluer l'effet de l'environnement (lumière et température) sur la conductance stomatique et la transpiration des feuilles dans un peuplement de caféiers au Costa Rica. Leur approche a consisté à reconstruire *in silico* la structure 3D des caféiers sur la base de données topologiques. Des données

écophysiologiques pour la validation ont également été collectées. L'environnement lumineux et le bilan énergétique des feuilles sur la maquette 3D ont ensuite été simulés.

- Un modèle FSPM a été développé pour le rosier (Buck-Sorlin et al., 2011). Il simule dans une serre virtuelle l'interception de la lumière par des rosiers modularisés (bourgeons axillaires, feuilles, entre-nœuds, fleurs), la photosynthèse des feuilles et le développement des modules (Figure 3). Cette démarche a pour objectif de comprendre comment la position, la nature des modules et la lumière affectent leur destin.

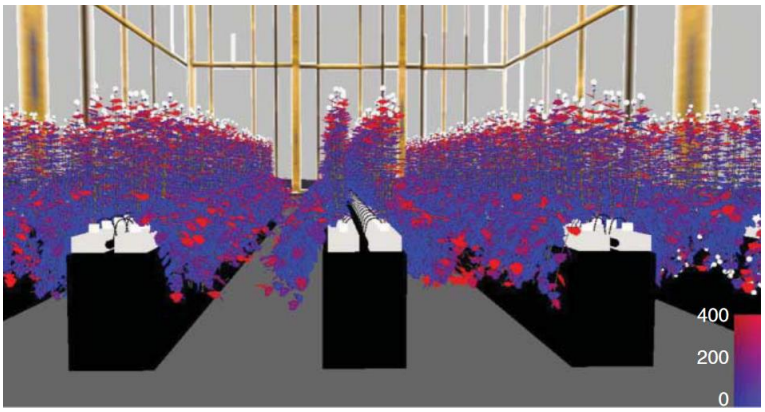


Figure 3. Simulation de la canopée des roses, avec un gradient de couleur (du bleu au rouge) indiquant l'augmentation de la quantité de lumière (µmol photons m^{-2} surface foliaire s^{-1}) absorbée par feuille. *Source* : D'après Buck-sorlin et al. (2011).

Nous avons vu dans cette **partie I. A** que l'établissement du modèle architectural de l'arbre s'exprime par l'effet de facteurs endogènes, mais il est aussi fortement régulé par la lumière dans la majorité des processus de croissance et de développement mis en place (Kami et al., 2010). La **partie I. B** a donc pour objectif de présenter les processus physiques impliqués dans la distribution du rayonnement incident et ces effets sur la plante. L'interaction entre la lumière et l'architecture modifie les deux composantes de la lumière (la quantité et la qualité) et génère des relations mathématiques entre elles qui sont ensuite décrites.

B - La lumière, source d'énergie et signal pour la plante

B.1 Définitions et processus physiques

Les deux composantes de la lumière

Le rayonnement solaire incident est l'ensemble des ondes électromagnétiques émises par le soleil. Chaque onde électromagnétique est caractérisée par une fréquence (v) ou par sa **longueur d'onde** (λ) et transporte de l'énergie sous la forme de **photons**. Le rayonnement solaire présente un spectre d'irradiance qui illustre la répartition de la puissance du rayonnement par unité de surface perpendiculaire à sa direction en fonction des longueurs d'ondes (Figure 4). Les longueurs d'ondes "courtes" telles que les UV sont plus énergétiques que les longueurs d'ondes "longues" telles que les infrarouges (Grant et al., 1997). On peut donc définir deux composantes du rayonnement solaire :

- La **quantité du rayonnement**, qui correspond à l'énergie lumineuse interceptée par unité de surface horizontale et par unité de temps. Elle peut être exprimée par le rayonnement global (*Rg*, $W.m^{-2}$) qui intègre l'énergie solaire entre 300 et 3000 nm. En biologie végétale, on utilise plus généralement le Photosynthetic Photon Flux Density (*PPFD*) comme mesure de la quantité de lumière. Le *PPFD* (µmol m^{-2} s^{-1}) est l'intégration de l'énergie des photons entre les longueurs d'ondes 400 et 700 nm. Ce sont les longueurs d'ondes utilisées par les plantes pour la photosynthèse. On pourra également utiliser le Yield Photon Flux (*YPF*), qui correspond à l'intégration de l'énergie des photons entre 360 et 760 nm (Barnes et al., 1993), pondérée en fonction de la réponse photosynthétique de la plante.

- La **qualité du rayonnement**, qui correspond à sa composition spectrale. Elle affecte la photomorphogenèse des plantes (voir section **B.2**).

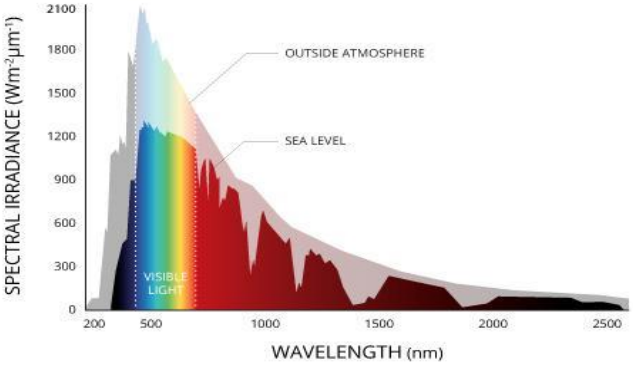


Figure 4. Spectre d'irradiance solaire en fonction de la longueur d'onde au sommet de l'atmosphère et au niveau de la mer. *Source* : fondriest.com

Rayonnement direct et rayonnement diffus

Le rayonnement solaire peut être **direct** ou **diffus**. Le rayonnement direct atteint une surface avec une seule direction. Le rayonnement diffus résulte de la collision du rayonnement avec des particules de l'atmosphère (vapeur d'eau, aérosols) qui le renvoient dans plusieurs directions et réduisent son intensité. La collision entre le rayonnement et les particules de

l'atmosphère correspond à la diffusion de **Rayleigh** tandis que la collision avec les grandes particules (par exemple les nuages) est la diffusion de **Mie.**

Des facteurs environnementaux tels que la composition atmosphérique et l'angle d'élévation du soleil sont connus pour affecter la quantité et la qualité du rayonnement incident, notamment en modifiant la direction du rayonnement et la longueur de son trajet dans l'atmosphère.

Effet de la condition de ciel sur la lumière

La quantité et la qualité de la lumière sont modifiées par la présence de particules dans l'atmosphère (**condition de ciel**), en raison de l'absorption et de la diffusion différentielle des rayons selon la longueur d'onde et la nature des particules qu'ils rencontrent (Durand et al., 2021). Ainsi, la présence de nuages augmente les diffusions dans l'atmosphère avec pour conséquences : (i) une réduction de la quantité de lumière ; (ii) un enrichissement du spectre dans les domaines de l'UV et du Bleu (300 - 500 nm) ; et (iii) un appauvrissement du spectre dans le domaine du rouge sombre (700 - 800 nm) en raison de la bande d'absorption de la vapeur d'eau atmosphérique à 730 nm (Lee and Downum, 1991). La condition de ciel peut être quantifiée grâce à un indice de clarté, (*Clearness index, kt*), calculé comme l'irradiance au niveau du sol divisée par l'irradiance incidente sur un plan horizontal au sommet de l'atmosphère (Muñoz et Ochoa, 2021). On peut aussi calculer la proportion de lumière diffuse dans la lumière incidente (voir **Partie II. B-1**).

Effet de l'angle d'élévation du soleil sur la lumière

L'**angle d'élévation du soleil** (Figure 5.A) varie au cours de la journée et de l'année. Il modifie la longueur du trajet des photons, en particulier lorsque le ciel est clair (Holmes et Smith, 1977). En condition de ciel clair, le *PPFD* au cours de la journée augmente ou diminue suivant la position du soleil dans le ciel (Figure 5.B) et cet effet est atténué en présence de nuages. Lorsque le soleil est proche de l'horizon, le trajet des photons dans l'atmosphère est le plus long et des changements importants de qualité de lumière ont lieu. Pour des angles inférieurs à 20°, le spectre est enrichi dans le domaine du bleu comparé au reste de la journée, et à l'opposé il est appauvri dans les domaines du rouge clair (600 - 700 nm) et rouge sombre (Chiang et al., 2019; Kotilainen et al., 2020).

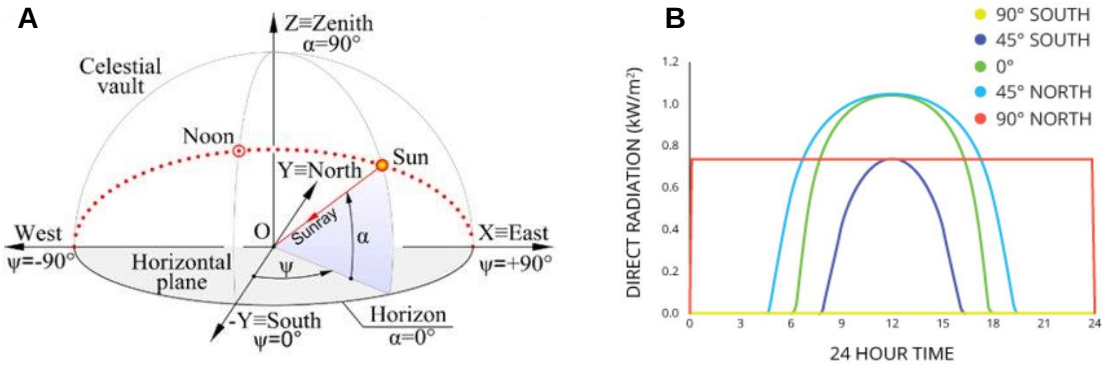


Figure 5. Angle d'élévation du soleil (α) and angle azimuth (ψ) extrait de Visa et al. (2016) (A); Irradiance du rayonnement solaire suivant les positions du soleil aux heures de la journée en fonction de la latitude. *Source* : fondriest.com (B).

B.2 Effets de la lumière sur les plantes

La quantité de la lumière (intensité du rayonnement) est l'énergie lumineuse entre 400 et 700 nm utilisée par les feuilles pour la photosynthèse. Ce processus fondamental pour la plante, permet de convertir l'énergie lumineuse interceptée sur ses surfaces en énergie chimique sous forme de sucres (John, 2013). La quantité de lumière affecte ainsi directement la productivité mais aussi l'architecture de la plante, par exemple en régulant le débourrement végétatif (voir section **B-4**).

La durée, la direction et la composition du rayonnement, notamment entre 350 et 800 nm (rayonnement morphogénétiquement actif ou MAR pour Morphogenetically Active Radiation) constituent également des signaux perceptibles par la plante. La modification de ces signaux provoque des **réponses morphogénétiques** qui permettent d'adapter la croissance et le développement de la plante à son environnement (Smith, 1982). La durée du rayonnement est impliquée dans le contrôle photopériodique de la floraison et la chute des feuilles chez certaines espèces (Jackson, 2009; Michelson et al., 2018). La direction du rayonnement affecte le phototropisme et/ou l'héliotropisme (Christie et Murphy, 2013) tandis que certaines longueurs d'ondes affectent spécifiquement la morphogenèse des plantes (Franklin et al., 2008). Ces réponses morphogénétiques à la lumière résultent des mécanismes de la **photomorphogénèse** induits par la perception de la qualité de la lumière (Smith et Holmes, 1984). La qualité de la lumière est perçue par l'intermédiaire de **photorécepteurs** dont les caractéristiques et les mécanismes d'action sont présentés dans la section suivante.

B.3 Perception de la qualité de la lumière par les plantes

La qualité de la lumière est perceptible par les plantes grâce à des photorécepteurs présents dans tous les tissus. Un **photorécepteur** est une protéine spécialisée capable d'absorber un rayonnement sur une certaine gamme de longueurs d'onde, ce qui provoque sa modification et son activation.

Les photorécepteurs qui absorbent la lumière dans le domaine UV-A/bleu (*UVA-BL*, 350-500 nm) sont les **cryptochromes** (CRY) et la famille des **phototropines** (PHOT) (Banerjee et Batschauer, 2005). Chez la plante modèle *Arabidopsis thaliana*, la perception de la lumière bleue par les phototropines est notamment impliquée dans le contrôle du phototropisme, de l'ouverture des stomates et du mouvement des chloroplastes (Kagawa, 2002).

Les photorécepteurs de la famille des phytochromes ont des pics d'absorption dans la lumière rouge clair (660 nm), rouge sombre (730 nm) et bleue (470 nm). Chez *Arabidopsis thaliana*, il existe cinq gènes fonctionnels PHY (PHYA-E) qui codent des phytochromes (Li et al. 2011). Les phytochromes existent sous deux formes. La perception de certaines longueurs d'onde morphogénétiquement actives provoque leur transition d'une forme inactive (Pr) en une forme biologiquement active (Pfr) et permet via des cascades de signalisations moléculaires de contrôler l'expression des gènes de la **photomorphogénèse**. Une photo conversion réversible entre les deux formes du phytochrome a été caractérisé par ζ (Smith 1982), le rapport entre l'intégration des densités de flux de photons sur les bandes de longueurs d'ondes 655-665 nm

(rouge clair étroit, *Rn*) et 725-735 nm (rouge sombre étroit, *FRn*). La perception du ζ par les phytochromes, est une source d'information cruciale pour la plante, notamment pour échapper à l'ombre en induisant l'élongation des organes (Franklin et al., 2008). Un faible ζ réduit aussi le débourrement chez plusieurs espèces (Desmotes-Mainard et al., 2016) mais la quantité de la lumière est elle aussi impliquée dans cette régulation, comme illustré dans la section suivante. Les phytochromes sont aussi impliqués dans différents processus comme l'induction de la germination (Franklin et Quail, 2010 ; Strasser et al, 2010), la qualité des fruits en affectant la quantité de composés phénoliques (González et al., 2015), l'élongation des racines (Salisbury et al., 2007 ; Costigan et al., 2011) et la tolérance à certains facteurs de stress biotiques et abiotiques (Ballaré et al., 2012). Enfin, l'interaction entre la voie de signalisation des phytochromes et l'horloge circadienne permet chez certains arbres de percevoir les variations journalières et saisonnières de la lumière impliquées dans le contrôle photopériodique de la croissance et de la floraison, ainsi que dans la sénescence et la chute des feuilles associées au raccourcissement de la durée du jour en automne dans les régions tempérées (Singh et al., 2020).

B.4 Processus impliqués dans le débourrement des bourgeons

La quantité de lumière a un effet positif sur le débourrement végétatif chez des espèces telles que le kiwi, la vigne, le pêcher et le frêne (Morgan et al., 1985; Erez, 1966; Barlett et Remphrey, 1998). Il a aussi été montré que la qualité de la lumière, indépendamment de sa quantité, affecte le débourrement. La caractérisation des effets dissociés de la qualité et de la quantité de la lumière est possible en utilisant des filtres colorés spécifiques qui permettent par exemple de diminuer le ζ tout en conservant une quantité de lumière non limitante pour le débourrement. Un faible ζ réduit le tallage chez le blé (Evers et al., 2006), le prunier (Muleo et al., 2001) et le rosier (Girault et al., 2008). Les travaux sur le rosier ont aussi permis de montrer que le bourgeon est un site actif de perception du signal lumineux.

L'accumulation de connaissances grâce à la biologie fonctionnelle et la génétique permettent aujourd'hui d'avoir une vue d'ensemble sur le contrôle du débourrement avec l'implication conjointe de la lumière, des hormones (auxine, cytokinines (CK), strigolactones (SLs), acide abscissique (ABA), gibbérellines (GAs)) et des sucres (Barbier et al., 2019 ; Schneider et al., 2019). Comme décrit dans la **section A.2** de la **partie I,** à l'échelle d'un axe végétatif le flux d'auxine (IAA) descendant médié par les transporteurs PIN maintient la dominance apicale et réprime le débourrement des bourgeons axillaires. Cette dominance peut être supprimée naturellement ou artificiellement. De plus, les **CK ont un effet positif** sur le débourrement tandis que les **SLs** et **l'ABA** ont un effet négatif.

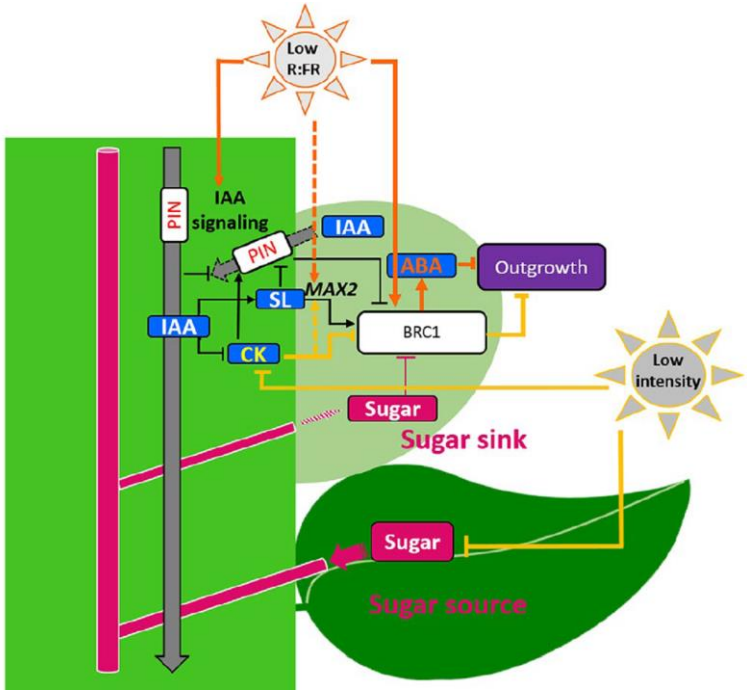


Figure 6. Interactions entre la quantité de la lumière ("intensity"), sa qualité (R:FR) et les hormones végétales (IAA = Auxine, ABA = Acide abscissique, CK = cytokinines, SL = strigolactones), les transporteurs d'auxines (PIN) et les gènes BRC1 et MAX2. *Source* : D'après Schneider et al. (2019).

La **quantité de lumière (*PPFD*)** stimule la synthèse de CK dans l'axe et induit le débourrement (Roman et al., 2016 ; Corot et al., 2017). Ce premier effet du *PPFD* sur le débourrement pourrait impliquer la répression de BRANCHED1 (BRC1), un régulateur transcriptionnel de l'ABA (Figure 6), et la régulation positive des transporteurs PIN (Waldie et Leyser, 2018). La quantité de lumière a aussi un effet positif sur la photosynthèse et la production de sucres. L'effet du *PPFD* sur l'activité photosynthétique affecte indirectement le débourrement car il existe à l'échelle des axes une **concurrence entre les bourgeons pour les sucres.** Les sucres agissent comme un signal antagoniste à l'auxine, atténuent la dominance apicale et augmentent l'intensité du débourrement. L'effet positif du sucre sur le débourrement est accompagné d'une stimulation de la synthèse de CK dans la tige et une régulation négative d'un gène de la signalisation des SLs (MAX2).

La perception d'un **faible ζ** par l'intermédiaire du phytochrome PHYB, entraine la production d'ABA et réprime le débourrement (Figure 6). Un faible ζ affecte aussi positivement un gène de la signalisation des SLs (MAX2).

Localement, l'interception de la lumière sur les organes de la plante permet ainsi de réguler le débourrement et d'orienter l'apparition des nouveaux axes végétatifs dans les environnements lumineux les plus favorables. De plus, le passage de la lumière à travers la structure de la plante modifie sa quantité et sa qualité, à cause d'interactions physiques complexes. Les sections **B.5** et **B.6** exposent ces phénomènes et les relations qui peuvent être établies entre les deux composantes de la lumière.

B.5 Interactions entre la lumière et l'architecture de l'arbre

La lumière interagit avec les composants de la couronne des arbres (les feuilles et les axes), par réflexion, transmission et absorption sélectives des longueurs d'onde. Ces interactions

dépendent de la structure de la couronne (géométrie et densité des composants) ainsi que des **propriétés optiques** des composants (Grant, 1997; Kim, 2011), c'est-à-dire le facteur de réflexion et de transmission du composant pour chaque longueur d'onde du spectre. Les photons de certaines longueurs d'onde sont captés par les pigments contenus dans les tissus verts pour la photosynthèse. Ces pigments absorbent préférentiellement certaines longueurs d'onde bleues et rouge clair et réfléchissent ou transmettent la plupart des longueurs d'onde rouge sombre (Casal, 2013). Ce processus de **filtration de la lumière** entraîne un changement simultané de la quantité et de la qualité de la lumière à l'intérieur de la couronne de l'arbre. La quantité de lumière diminue et on observe des modifications dans la gamme du MAR. Par exemple, la diminution du ζ.

B.6 Relations fonctionnelles entre la quantité et la qualité de la lumière

Les **relations fonctionnelles** présentées dans cette thèse correspondent aux relations complémentaires et interactives établies entre les MAR et le *PPFD* dans des couverts végétaux (Escobar-Gutiérrez et al., 2009) et qui sont associées à des effets biologiques chez les plantes.

Etablir les relations pour différents types de couvert

Des relations mathématiques entre la **quantité** et la **qualité** de la lumière ont été établies dans des forêts tempérées (Muraoka et al., 2001 ; Pecot et al., 2005 ; Leuchner et al., 2007), dans une forêt tropicale humide (Capers et al., 2004), et plus rarement dans un couvert de plante annuelle (Escobar-Gutiérrez et al., 2009) ou au sein d'une couronne d'arbre (Combes et Escobar-Gutiérrez, 2009). Les relations varient de façon marquée en fonction des caractéristiques de la couronne, par exemple entre les peuplements de feuillus et de conifères (Leuchner et al., 2007) et de la condition du ciel. Ces relations permettent de décrire rapidement et de manière détaillée la distribution de la qualité de la lumière à l'intérieur du couvert sur la base de simples mesures de quantité de lumière, plus facile à mettre en œuvre (Combes et Escobar-Gutiérrez, 2009).

Intégrer l'effet des facteurs environnementaux dans les relations

Évaluer l'effet de **la condition de ciel** sur les relations entre quantité et qualité de lumière est important car ce facteur modifie la distribution de la lumière à l'extérieur et à l'intérieur de la couronne et le fonctionnement de l'arbre. En condition de ciel nuageux, la pénétration plus importante de la lumière diffuse incidente à l'intérieur de la couronne pourrait être associée à une meilleure absorption du CO_2 (Emmel et al., 2020). De plus, l'enrichissement en lumière bleu dans la lumière incidente stimule la photosynthèse en favorisant l'ouverture des stomates (Zeiger et al., 1985; Urban et al., 2007). Chez certaines espèces, on observe aussi des interactions entre les effets de la condition de ciel et ceux de l'architecture sur la qualité de la lumière à l'intérieur de la couronne (Navrátil et al., 2007; Hertel et al., 2011). **L'angle d'élévation du soleil** modifie aussi la quantité et la qualité de la lumière mais son effet sur les relations entre ces grandeurs n'a pas été évalué. Cette connaissance pourrait permettre d'explorer de nouvelles questions de recherche, notamment les effets des changements de la qualité de la lumière au lever et au coucher du soleil qui sont susceptibles d'impacter des processus phénologiques saisonniers (Brelsford et Robson, 2018; Brelsford et al., 2019).

B.6 Simulation de la quantité et de la qualité de la lumière dans les FSPM

Principes généraux

À la vue de l'importance des effets de la lumière sur l'architecture et le fonctionnement des plantes, la plupart des FSPM sont couplées à un modèle de simulation de la lumière. Parmi les algorithmes de références (Vos et al., 2010) on trouve :

- Le **lancer de rayons** par la méthode de Monte Carlo et de Quasi-Monte Carlo (Cieslak et al., 2008). Ces méthodes stochastiques consistent à projeter des rayons lumineux issus d'une source lumineuse, dans différentes directions et à suivre leurs trajectoires à travers la maquette 3D de la plante, divisée en polygones. A chaque contact entre le rayon et l'un des polygones de la maquette, la trajectoire du rayon est modifiée, principalement en fonction des propriétés optiques du polygone. Cette méthode n'implique que quelques hypothèses et permet de calculer la diffusion multiple dans les différentes longueurs d'onde du spectre.

- La **méthode de radiosité** permet de calculer les échanges d'énergie entre tous les polygones de la maquette. Chelle et al. (1998) et Chelle et Andrieu (1998) ont développé le modèle de radiosité imbriquée (NR), qui couple la méthode de radiosité pour calculer les échanges d'énergie entre surfaces proches avec une approche statistique pour les échanges entre surfaces éloignées. Le modèle NR a par la suite été couplé au formalisme des L-systèmes en utilisant l'interface Caribu (Chelle et al., 2004). NR est disponible sur la plateforme OpenAlea (Pradal et al., 2008). Cette méthode permet de quantifier les diffusions multiples avec des coûts de calcul généralement inférieurs à ceux du lancer de rayons.

Exemple de simulation du signal lumineux dans un FSPM

De nombreux FSPMs simulent uniquement l'interception de la quantité de lumière sur les polygones de la maquette 3D pour calculer la photosynthèse et l'assimilation carbonée. D'autres FSPMs vont jusqu'à simuler la quantité et la qualité de la lumière, en prenant en compte les rediffusions des MAR. C'est une approche très coûteuse en temps de calcul mais nécessaire pour répondre à des hypothèses de recherche sur la photomorphogénèse des plantes. Une telle approche a par exemple été utilisée en couplant le modèle ADELwheat et le modèle NR (Chelle et al., 2007). ADELwheat a été développé pour le blé (*Triticum aestivum L.*) (Evers et al., 2005), avec le formalisme des L-systèmes. L'unité de base du modèle est le phytomère du blé (un entre-nœud, un bourgeon de tallage à la base, un nœud, une gaine et un limbe) et chaque module est défini par des paramètres tels que la topologie, la géométrie ou l'âge.

À partir d'une architecture initiale, le modèle calcule la croissance et le développement, la forme et l'orientation dans l'espace des modules en fonction de la température. Le modèle NR a permis de simuler la distribution du rapport ζ dans un couvert de blé 3D et de mettre en évidence l'effet de l'architecture des plants et de la densité de plantation sur la distribution du rapport ζ. Les résultats montrent aussi l'effet limitant des faibles ζ sur le débourrement chez le blé.

L'utilisation des relations fonctionnelles entre la qualité et la quantité de la lumière pour simuler les MAR à partir du *PPFD* est une voie prometteuse pour simplifier les simulations des MAR dans ce type d'approche (Escobar-Gutiérrez et al., 2009).

Nous avons vu dans cette section (**partie I. B**) que la lumière affecte l'architecture de la plante, régule son fonctionnement par de multiples voies de signalisations et qu'il est donc primordial d'intégrer ces effets dans les modèles de plantes. Beaucoup d'autres facteurs environnementaux modifient aussi l'architecture de la plante, ainsi que les interventions humaines. La taille et ses effets sur l'arbre sont présentés dans la section suivante (**partie I. C**) pour illustrer les conséquences qu'elle peut engendrer sur l'architecture de l'arbre et son fonctionnement.

C - La taille des arbres fruitiers

C.1 Objectifs de la taille et différents types de taille

La taille est une pratique culturale très commune sur les arbres fruitiers. Le retrait de certains axes ciblés permet d'**orienter l'apparition de nouveaux axes**, et de modifier l'architecture de l'arbre. La taille répond à des objectifs, communs entre les arbres fruitiers cultivés en climat tempéré ou tropical :

- Développer une charpente solide capable de supporter des récoltes importantes.
- Contrôler la forme et les **dimensions de la couronne**.
- Maintenir une couronne ouverte pour faire pénétrer la **lumière,** favoriser la circulation de l'air, **limiter le développement des populations de bioagresseurs en milieu confiné,** et faciliter les traitements en cas de besoin**.**
- Retirer les branches cassées ou malades.
- **Maintenir le potentiel de production** des arbres au cours du temps
- Améliorer la qualité des fruits en favorisant l'**équilibre entre la croissance végétative et la croissance reproductive** (Zhang et al., 2018)

La date et le type de taille réalisés sur un arbre fruitier dépendent des objectifs recherchés, de l'âge et de l'architecture de l'arbre (Zhang et al., 2018). La stratégie de taille doit tenir compte du schéma de croissance et de floraison de l'espèce (voire de la variété), tels que la position des bourgeons reproducteurs ou encore la période de floraison.

Selon l'objectif recherché, il existe différents types de taille (Davenport, 2006) :

- La **taille de formation,** réalisée sur des jeunes arbres afin de leur donner leur forme ou sur les arbres adultes afin de diminuer les dimensions de l'arbre.
- La **taille sévère (ou taille de rejuvénilisation)**, réalisée sur les arbres qui sont devenus trop grands et qui ne sont plus productifs.
- La **taille de renouvellement,** qui est une taille légère qui permet de maintenir l'arbre en bonne santé.

Il existe deux types de coupe réalisables lors d'une taille de formation et de renouvellement : l'étêtage (**heading**) et l'éclaircissage (**thinning**). L'étêtage consiste à enlever la partie terminale des axes sur l'arbre (Figure 7.A). En supprimant la dominance apicale, l'étêtage stimule le débourrement des bourgeons axillaires près de la coupe. L'éclaircissage, quant à lui, consiste à

retirer l'axe jusqu'à son point d'origine (Figure 7.B). La dominance apicale est maintenue sur les axes non taillés et le débourrement est stimulé à leur l'extrémité.

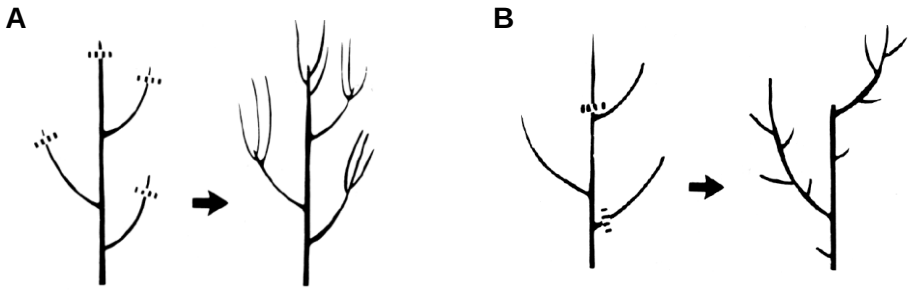


Figure 7. L'étêtage retire la partie terminale d'un axe A) alors que l'éclaircissage consiste à enlever la totalité de l'axe B). *Source* : D'après Wade and Westerfield (2009).

Les arbres fruitiers à feuilles caduques cultivés en climat tempéré et les arbres fruitiers à feuilles persistantes cultivés en climat tropical ont des physiologies et des cycles de production différents. On peut donc s'attendre à ce que la taille sur ces arbres n'ait pas tout à fait les mêmes effets.

C.2 Effets de la taille chez les arbres fruitiers tempérés

Pour les arbres fruitiers cultivés en climat tempéré, la taille a lieu majoritairement en **hiver**, après la chute des feuilles et avant l'ouverture des bourgeons floraux et végétatifs au printemps. Cette taille hivernale vise à maintenir les dimensions des arbres en retirant le bois apparu pendant l'année précédente, tout en **favorisant un équilibre entre croissance végétative et floraison pour le cycle à venir** (Zhang et al., 2018). La suppression d'une partie des bourgeons floraux induit une réduction du rendement l'année suivante mais permet d'augmenter les dimensions et la **qualité des fruits**. La suppression de certains axes stimule l'apparition de nouveaux axes au printemps (Naor et al., 2003), lorsque les conditions environnementales permettent le débourrement des bourgeons. En remplaçant des axes âgés par des axes jeunes et vigoureux, la taille permet ainsi de **maintenir le potentiel de production** des arbres fruitiers adultes.

Les effets de la taille ont été étudiés chez des arbres fruitiers tempérés tels que le pêcher (Grechi et al 2008), le cerisier (Springmann et al., 2011) et le pommier (Fumey et al., 2011). Chez le pommier, la taille a un **effet local** en stimulant le débourrement végétatif sur les axes taillés. On observe aussi un **effet distant** de la taille, à l'échelle de l'arbre entier. Cet effet à distance se traduit sur les axes non taillés par une stimulation du débourrement végétatif. Ces réponses distantes pourraient être liées à la **concurrence pour les nutriments et les sucres** entre les bourgeons. Plus tard dans la saison, l'effet de la taille à l'échelle de l'arbre s'observe par une réduction du débourrement végétatif et de la floraison en raison de la diminution du nombre potentiel de sites de débourrement végétatif et reproducteur.

Une deuxième taille, plus légère, peut également avoir lieu pour certaines espèces durant l**'été**. Elle induit aussi de la croissance végétative (Fumey et al., 2011), mais surtout améliore la

pénétration de la lumière, ce qui favorise la coloration des fruits (Figiel-Kroczyńska et al., 2021).

C.3 Effets de la taille chez les arbres fruitiers tropicaux

Les arbres fruitiers tropicaux sont majoritairement des espèces à feuilles persistantes, vigoureuses et cultivées dans des conditions climatiques très favorables. Plusieurs flushs végétatifs peuvent avoir lieu chaque année et augmentent rapidement les dimensions de la couronne. Pour ces espèces comme l'avocatier, le litchi, le macadamia ou le manguier, une taille annuelle est indispensable pour **contrôler les dimensions des arbres** et faciliter les opérations culturales et la récolte (Menzel et al., 2000; Wilkie et al., 2009).

La taille chez les arbres à feuilles persistantes, tels que le litchi (Olesen et al., 2013) et le manguier (Persello et al., 2019) entraîne un retrait de bois et de surface foliaire et induit un redémarrage immédiat de la croissance végétative grâce aux conditions environnementales favorables (Figure 8). Chez le manguier, la taille a lieu durant la saison chaude et humide, après la récolte. Comme pour le pommier, l'effet de la taille chez le manguier est à la fois **local** et **distant** sur la croissance végétative (Persello et al., 2019). L'augmentation de l'intensité de la taille (rapport de la biomasse fraîche retirée par unité de volume de la couronne) induit localement (UCs taillées) et à distance (UCs non taillées) une croissance végétative plus importante, en termes de nombre de bourgeons qui débourrent et de surface foliaire produite. La croissance végétative induite par la taille augmente aussi avec le diamètre des UCs. A l'échelle temporelle, la taille permet de **synchroniser la croissance végétative** et de la rendre plus précoce. La taille induit aussi de la mortalité sur les UCs filles produites (data not published).



Figure 8. UC fille émise sur une UC mère taillée. ©E.Carrié.

Plusieurs hypothèses sont avancées pour expliquer l'effet positif de la taille sur l'apparition de nouvelles UCs chez le manguier (Persello et al., 2019) : (i) la taille supprime localement la **dominance apicale** et augmente le nombre d'UCs latérales produites sur les UCs taillées ; (ii) la taille retire des axes feuillés et modifie l'**environnement lumineux** au sein de la couronne. La quantité et la qualité de la lumière peuvent favoriser le débourrement végétatif chez certaines espèces (Leduc et al., 2014), il est donc probable que la modification de l'environnement lumineux lors d'une taille ait un effet en interaction avec celui de la taille et des traits spécifiques des UCs (tel que le diamètre) sur l'apparition de nouvelles UCs. Ces effets restent à caractériser avec des mesures spécifiques.

Chez le manguier, l'induction florale a lieu juste avant l'ouverture du bourgeon qui donnera naissance à l'inflorescence (Davenport, 2000). Elle est assurée par des températures fraîches en début d'hiver. La floraison a lieu sur les UCs terminales, y compris celles qui se sont développées après la taille. La taille pourrait ainsi **augmenter le nombre de points potentiels de floraison**. Des travaux ont mis en évidence que la taille affecte la floraison chez le manguier (Grechi et al., 2021) en fonction des traits spécifiques des UCs comme leur position (apicale, latérale), leur âge (issues de la taille ou plus anciennes), et leur historique (taillées ou non taillées). Des interactions complexes entre les traits spécifiques et l'âge conduisent à des effets contrastés sur l'occurrence et la dynamique de floraison entre les UCs taillées et non taillées. De nouvelles méthodes de taille sont à rechercher pour permettre de **synchroniser la floraison** du manguier.

C.4 La taille et l'alternance de production

L'alternance de production, phénomène fréquent chez les arbres fruitiers tempérés et tropicaux, se traduit par la succession d'années de forte et de faible production, à différentes échelles spatiales, de l'arbre à la région. On observe par exemple chez le pommier et le prunier une floraison réduite suite à une production élevée l'année précédente. Cet effet pourrait être lié au chevauchement des cycles successifs de production chez ces espèces (Couranjou, 1983), en particulier car l'induction florale chez les fruitiers tempérés à lieu en général durant l'été de l'année précédente lorsque l'arbre porte des fruits en croissance, ou juste après leur récolte. La forte production d'une année entraine deux effets à l'origine de l'alternance de production : une réduction de la croissance végétative (qui portera la reproduction de l'année suivante) et une réduction de l'induction florale.

Les processus sous-jacents sont principalement la compétition pour le carbone entre la croissance des fruits et la croissance végétative, et des processus hormonaux entre les fruits en croissance et les bourgeons dans lesquels a lieu l'induction florale pour la floraison de l'année suivante (Génard et al., 2008 ; Pallas et al., 2018). Par exemple, la croissance et le développement des branches du caféier sont fortement réduits sur les arbres avec une forte production de fruits, entraînant souvent le dépérissement des branches et donnant lieu à une production alternante (Cannell 1971 ; Vaast et al. 2005). La limitation du phénomène d'alternance de production passe avant tout par la sélection de cultivars peu alternants. Plusieurs pratiques permettent aussi de limiter ce phénomène. L'éclaircissage manuel (suppression) des fleurs ou des jeunes fruits est une solution efficace pour réduire le nombre de fruits une année de forte production et ainsi limiter l'alternance de production. Une fois que la structure de l'arbre fruitier est établie, une taille d'entretien annuelle est préconisée pour équilibrer les nombres de sites de floraison et de croissance végétative, et stimuler cette dernière (Lauri et al., 2004; Costes et al., 2006; Crane, 2008).

Nous avons vu dans les **sections C. 1 - C. 4**, que la taille d'un arbre fruitier est une pratique indispensable pour le maintien de la production dans le temps et entraîne des réponses complexes chez l'arbre. Globalement, la taille est susceptible de modifier l'architecture et la distribution du feuillage de l'arbre, avec de potentielles conséquences sur sa capacité

d'interception de la lumière, d'assimilation et d'allocation du carbone entre ces compartiments (Costes et al., 2006). Puisque l'allocation du carbone entre les organes de l'arbre conditionne la croissance de ses fruits (Pallas et al., 2016) certaines pratiques de tailles peuvent avoir un impact bénéfique sur la qualité et la taille des fruits (Seehuber et al. 2011). Les modèles FSPMs sont une approche intéressante pour mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à la réponse des arbres fruitiers à la taille et explorer ces effets. Un exemple est présenté dans la section **C. 5**

C.5 Exemple de l'intégration de la taille dans les FSPMs

QualiTree est un FSPM dédié au pêcher qui permet de simuler les effets de diverses pratiques culturales telles que la taille d'été et d'hiver sur le développement et la qualité des fruits (Lescourret et al., 2011). Ce modèle "source-puits" intègre une fonction empirique qui simule l'impact des distances entre compartiments de l'arbre sur les échanges d'assimilats carbonés entre compartiments sources et compartiments puits. La croissance de chaque compartiment à un temps donné, résulte de l'équilibre entre l'offre et la demande en assimilats :

- La demande en assimilats est liée à la force de puits des compartiments, qui comprend la croissance et la respiration d'entretien. La demande en assimilats pour la croissance dépend du taux de croissance relatifs des organes et du temps thermique.

- La fourniture en assimilats est calculée par : (i) l'activité photosynthétique et l'interception lumineuse (Miras-Avalos et al., 2011), (ii) la mobilisation des réserves en carbohydrates et (iii) la réallocation des carbohydrates en fonction des distances entre les compartiments sources et les compartiments puits.

QualiTree intègre également un modèle d'estimation de la qualité du fruit (Lescourret et Génard, 2005) et les transferts d'eau sont considérés en intégrant le potentiel hydrique en entrée du modèle. Lors des simulations, la taille supprime des branches fruitières et selon son intensité, le modèle simule les réactions de coordination entre l'offre et la demande d'assimilats. La taille crée donc un déséquilibre du rapport source-puits qui tend à être restauré en stimulant l'apparition de nouveaux axes.

D - Le manguier

Cette dernière partie est consacrée à la description botanique du manguier, à ses processus de croissance et de développement, aux problèmes agronomiques rencontrés par sa culture, et enfin à la modélisation de son fonctionnement grâce au modèle structure fonction V-Mango.

D.1 Taxonomie, origine et distribution

Le **manguier** (*Mangifera indica L.*) est l'espèce la plus importante du genre *Mangifera*. Il fait partie de la famille des Anacardiaceae qui comprend majoritairement des espèces tropicales comme l'anacardier et le pistachier (Bompard, 2009). Le manguier est originaire de la région Indo-birmane. Des preuves historiques attestent que sa culture en Inde remonte entre 4 000 ans et 6000 ans (Hill, 1952). Aujourd'hui, la mangue est la cinquième production fruitière au monde (FAO, 2020) et sa culture est présente dans toute la ceinture intertropicale, jusque dans les régions méditerranéennes (Andalousie, Sicile, Israël). La mangue tient aussi une place importante dans le régime alimentaire de nombreux pays peu développés des régions subtropicales et tropicales (Mukherjee and Litz, 2009).

D.2 Architecture et description des principales entités constitutives du manguier

Le manguier suit le modèle architectural de Scarrone (Hallé et al., 1978, Figure 9) dont les principales caractéristiques sont :

- Une croissance rythmique des UCs

- Une floraison terminale. Les fleurs du manguier sont regroupées en inflorescences qui apparaissent à partir du bourgeon apical, et parfois des bourgeons axillaires distaux, des UCs terminales. Elles apparaissent donc en périphérie de la couronne de l'arbre. La floraison terminale change la nature du bourgeon apical, de végétatif à reproducteur, et stoppe définitivement la croissance de l'axe.

- La ramification est monopodiale et sympodiale. La ramification monopodiale est la croissance des axes par l'activité du bourgeon apical. Elle correspond à la croissance végétative des UCs qui n'ont pas encore fleuri. La transformation du bourgeon apical en inflorescence conduit à l'émergence de nouvelles UCs en position latérale correspondant à la ramification sympodiale.

- La ramification est acrotone. Le débourrement a lieu dans la partie distale des UCs.



Figure 9. Modèle architectural de Scarrone. *Source* : ecofog.gf

Structure de la couronne du manguier

La croissance du manguier est dite séquentielle, avec le développement successif de nouvelles UCs sur des UCs terminales, dans la zone extérieure de la couronne. L'acrotonie et la floraison terminale chez le manguier conduisent à une croissance végétative, une floraison et une fructification concentrées dans la zone extérieure de la couronne (Figure 10.A), et à l'édification d'une couronne globalement sphérique. A l'inverse, l'intérieur de la couronne est creux, composé d'axes âgés qui ont perdu leurs feuilles (Figure 10.B).

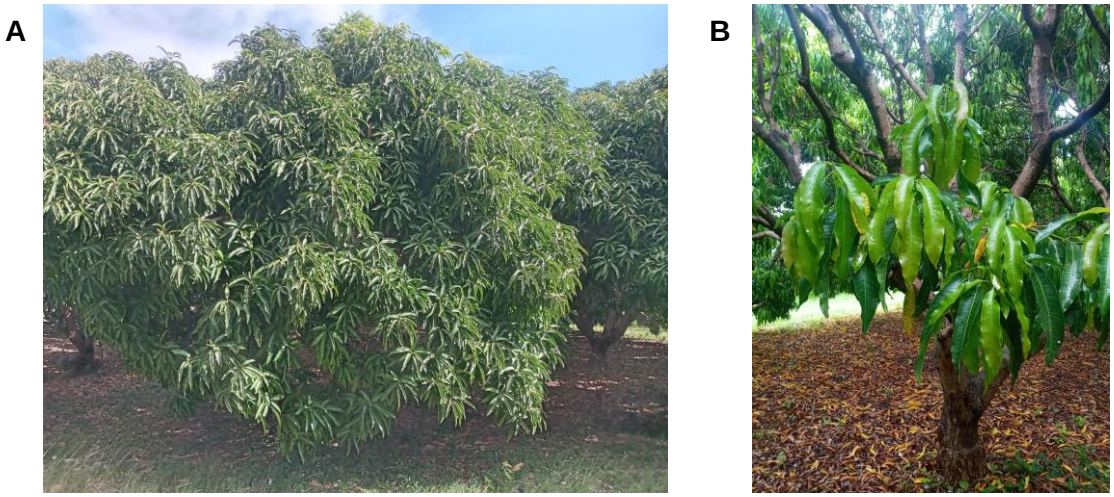


Figure 10. Photographie de la partie extérieure de la couronne d'un manguier adulte A). Photographie de la partie intérieure de la couronne d'un manguier adulte B). ©E.Carrié.

La structure de l'arbre est **une succession d'UCs**, qui sont l'unité de base à laquelle on s'intéresse chez le manguier. Tout d'abord, la croissance très rapide des UCs (voir prochaines sections) et la préformation de la majorité des nœuds permettent de considérer que tous les nœuds d'une UC ont le même âge et qu'il n'est donc pas nécessaire de travailler à l'échelle du métamère. De plus, l'acrotonie et la floraison terminale entraînent une concentration du débourrement et de la fructification sur la partie distale des UCs terminales. Les **UCs terminales** du manguier sont donc essentielles, d'un point de vue structurel et temporel pour le fonctionnement de l'arbre. Les notions associées aux UCs utilisées dans le mémoire de thèse sont présentées dans les deux prochaines sections.

Description des UCs

L'UC du manguier (Figure 11) est une succession de nœuds, chacun composé d'une feuille et d'un bourgeon axillaire et d'entre-nœuds de différentes longueurs (Normand et Lauri, 2018). Les nœuds et les feuilles sont préformés, c'est-à-dire qu'ils sont déjà présents dans le bourgeon à la fin de l'allongement de l'UC mère, lors de l'arrêt de l'organogénèse (Goguey, 1995). La phyllotaxie du manguier est alternée, avec un motif en spirale ⅖. La forme des feuilles varie beaucoup en fonction du cultivar (lancéolée, oblongue, ovale).



Figure 11. Unité de croissance (UC) en position apicale avec deux UCs sœurs en position latérale. ©F.Normand.

Selon l'activité du bourgeon apical et des bourgeons latéraux, on définit la nature d'une UC à un moment donné comme :

- quiescente, lorsque tous les bourgeons d'une UC sont quiescents,
- végétative, lorsqu'au moins un bourgeon débourre et produit une **UC fille**,
- florifère lorsqu'au moins un bourgeon produit une inflorescence,
- fructifère lorsque des fruits se forment à partir de là ou des inflorescences de l'UC.

La nature d'une UC évolue au cours du temps. Elle peut être quiescente, puis florifère, fructifère, et enfin végétative.

Les UCs peuvent être décrites par des caractéristiques structurelles et temporelles. Les caractéristiques structurelles de l'UC concernent sa **topologie** (position de l'UC par rapport à son UC mère) et sa **morphologie** (longueur de l'UC, diamètre à la base, nombre de feuilles et surface foliaire). Les caractéristiques temporelles de l'UC comprennent sa **date d'apparition** sur l'**UC mère** qui la porte, et les dates liées à son activité végétative et reproductive.

Croissance et développement des UCs

La vitesse de **croissance** en longueur des UCs est principalement gouvernée par la **température** (Dambreville et al., 2013b). La durée totale de la croissance des UCs est comprise entre 8 et 12 jours et dépend du cultivar et de la température (Dambreville et al., 2013b). La croissance de l'axe dure en moyenne 7,3 jours pour la variété Cogshall. Après l'extension de la tige et des feuilles, leurs dimensions sont fixées. Par contre, le diamètre de l'UC se stabilise à la fin du développement de l'UC, puis continue d'augmenter lorsque l'UC donne une ou des UCs filles (Normand et al., 2008 ; Normand et Lauri, 2012) suite à la croissance secondaire.

Des **stades de développement**, également appelés stades phénologiques, ont été définis pour caractériser les changements dans le développement de l'UC (ou de l'inflorescence) durant la période entre la quiescence du bourgeon et la fin de la croissance. Pendant cette période, l'UC présente une combinaison précise de caractères morphologiques pour chaque stade phénologique, présentés en détail par Dambreville et al. (2015).

L'inflorescence et le fruit

Les fleurs sont regroupées en inflorescences sur les UCs terminales. Les inflorescences sont des structures ramifiées, pyramidales (Figure 12) qui comportent des fleurs hermaphrodites (ou parfaites) et des fleurs mâles. La proportion de ces deux types de fleurs dépend des conditions environnementales et de la variété. La pollinisation des fleurs de manguier est entomophile et anémophile. La mangue est une drupe plus ou moins aplatie latéralement et présentant diverses formes selon les variétés : oblongue, réniforme, cordiforme ou ovoïde.



Figure 12. Inflorescences du manguier, composées de milliers de fleurs. ©E.Carrié.

D.3 Cycle de production du manguier

Quatre **stades phénologiques** successifs conduisent à la production du fruit : la croissance végétative, le repos végétatif, la floraison et la fructification. Cependant, chez le manguier les interactions entre la croissance végétative et reproductive (voir section **D. 4**) et notamment l'apparition d'inflorescences pendant la croissance végétative, ont conduit à définir le '**cycle de production**' du manguier (Dambreville et al., 2013a, 2015; Capelli et al., 2016).

Ce cycle de production est un repérage dans le temps des stades phénologiques du manguier qui conduisent à la récolte des fruits. Il prend implicitement en compte les effets de la croissance végétative sur la floraison et la fructification au sein du cycle de croissance (voir section **D. 4**). Le cycle de production comprend ainsi la croissance végétative, le repos, la floraison et la fructification, de la nouaison à la maturité des fruits (Figure 13) et la durée du cycle s'étend au-delà d'une année. Pour un cultivar précoce, tel que Cogshall, qui est cultivé à l'île de la Réunion, il dure environ 18 mois, d'août de l'année n à février de l'année n + 2 (Figure 13 ; Capelli et al., 2016). Il y a donc une période où deux cycles de production se superposent sur l'arbre, le début d'un cycle (début de la croissance végétative) pouvant démarrer en fin de floraison du cycle précédent. Ce chevauchement représente l'interaction entre les deux cycles, c'est-à-dire les effets de la reproduction sur la croissance végétative (Normand et Lauri, 2018).

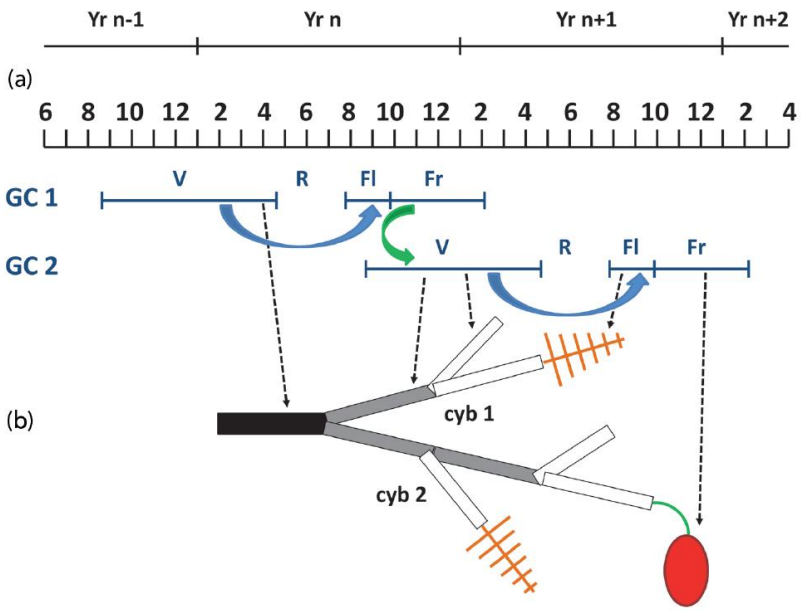


Figure 13. Représentation schématique de deux cycles de production (CG 1 et CG 2) correspondant au cultivar Cogshall sur l'île de la Réunion, (a) et de la succession des UCs pendant deux cycles de croissance (b). Les périodes phénologiques sont la croissance végétative (V), le repos (R), la floraison (Fl) et la fructification (Fr). Les flèches bleues représentent les interactions intra-cycle entre la croissance végétative et la reproduction, et la flèche verte représente l'interaction entre la reproduction pendant un cycle et la croissance végétative avec le cycle suivant. L'UC terminale du cycle 1 est noire. Elle produit deux branches de l'année en cours (cyb) pendant le cycle de croissance 2. La première (cyb 1) est composée de trois UCs, une UC non terminale (en gris) et deux UCs terminales (en blanc). La seconde (cyb 2) est composée de cinq UCs, deux UCs non terminales et trois UCs terminales. Pendant la saison de reproduction du cycle de croissance 2, trois des UCs terminales ont fleuri (symboles orange) et l'une d'entre elles a produit un fruit (ellipse rouge). *Source* : D'après Normand et Lauri (2018).

Certains stades phénologiques des UCs sont influencés par les conditions climatiques :

- A l'entrée de la saison sèche à la Réunion (avril/mai), la diminution des températures et des précipitations entraîne la période de **repos végétatif** pour le manguier. Ce repos permet aux UCs d'atteindre une maturité (un âge) nécessaire à la floraison.

- La **floraison** du manguier a lieu durant la saison fraîche, dont les températures basses permettent l'induction florale (Davenport, 2009). Chez le manguier, la nature végétative ou reproductive des bourgeons n'est pas déterminée avant que leur croissance soit initiée. L'induction florale dépend de l'âge de l'UC (Núñez-Elisea et Davenport, 1995), de la lumière et de la température.

Pour comprendre et prédire le fonctionnement du manguier, l'effet de facteurs endogènes à l'arbre sur son développement végétatif et sa reproduction ont été étudiés à l'échelle de l'UC (Normand et al., 2009c ; Dambreville et al., 2013 ; Capelli et al., 2016). Ces effets sont présentés dans la section suivante.

D.4 Interactions entre croissance végétative et reproduction chez le manguier

Effet de la croissance végétative sur la croissance végétative ultérieure

Tout d'abord, les caractéristiques structurelles végétatives et temporelles (**traits spécifiques**) de l'UC affectent son débourrement végétatif. La **position** apicale des UCs et leur **diamètre** ont un effet positif sur le débourrement végétatif des bourgeons (Normand et al., 2009c). De plus, l'âge de l'UC mère (sa date de débourrement) affecte la probabilité qu'elle produise des UCs filles : une UC apparue précocement à plus de chance de donner de nouvelles UCs filles (Dambreville et al, 2013a).

Comme nous l'avons décrit dans le cycle de production du manguier, des interactions fortes existent entre la croissance végétative et la reproduction par : (ii) l'effet de caractéristiques structurelles végétatives et temporelles de l'UC sur sa reproduction (floraison et fructification) et (ii) l'effet des caractéristiques structurelles liées à la reproduction de l'UC sur son débourrement.

Effet de la croissance végétative sur la reproduction

A l'échelle de l'UC, la **date d'apparition** d'une UC affecte sa probabilité de **floraison** et de fructification (Davenport, 2009; Ramírez et al., 2010, 2014). Par exemple, une UC qui est apparue tardivement au cours de la période de croissance végétative aura moins de chance de fleurir (Dambreville et al., 2013a). La **position** et le **diamètre basal** de l'UC affectent aussi sa probabilité de **floraison** et de fructification (Normand, 2009c).

A l'échelle de la pousse de l'année (toutes les UCs issues d'une même UC ancêtre), le nombre de fruits produits est positivement et linéairement lié à la croissance végétative établies avant la floraison (Capelli et al., 2016).

Effet de la reproduction sur la croissance végétative

Un **effet négatif** de la reproduction sur la croissance végétative suivante est observé à l'échelle de l'UC (Issarakraisila et al., 1991; Capelli et al., 2016) et à l'échelle de l'arbre entier (Issarakraisila et al., 1997 ; Normand et al., 2016). La nature quiescente, florifère et fructifère d'une UC terminale lors de la période de floraison d'un cycle de production affecte sa croissance végétative au cycle suivant. Les UCs reproductives, et en particulier les UCs fructifères, ont ainsi une probabilité plus faible de débourrement végétatif que les UCs qui n'ont pas fleuri (Dambreville et al., 2013a ; Capelli et al., 2016). Et quand le débourrement végétatif a lieu, il est plus tardif.

D.5 Disparition des feuilles et des UCs

Le manguier est un arbre tropical à feuilles persistantes. On observe cependant que le nombre de feuilles portées par les UCs diminue quand leur âge augmente, et dans les environnements lumineux défavorables comme l'intérieur de la couronne (Boudon et al., 2020a). On estime que la durée de vie moyenne des feuilles chez le manguier est de trois ans (Holdsworth, 1963), mais on ne connaît pas la dynamique de chute des feuilles au cours de de l'année, ni les facteurs

environnementaux ou architecturaux (y compris l'âge des UCs) qui sont impliqués dans cette dynamique.

Chez le manguier, on ne connaît pas non plus les facteurs qui affectent la disparition des axes dans la couronne. On observe cependant que les UCs âgées et défoliées situées dans la partie intérieure de la couronne sont le plus affectées par la mortalité (Figure 14). Cela suggère que la perte des feuilles et/ou un environnement peu lumineux favorise la mortalité des UCs. A l'opposé, on observe très peu de mortalité sur les UCs terminales ou subterminales qui se situent en périphérie de la couronne. De plus, il n'y a pas de ravageur des parcelles végétatives (axes, feuilles) conduisant à la mortalité des UCs.

A  B 

Figure 14. Jaunissement et chute des feuilles sur un manguier adulte A). Mortalité des axes à l'intérieur de la couronne sur un manguier adulte B). ©E.Carrié.

Nous avons vu dans les sections **D.1** à **D.5** comment l'architecture du manguier se met en place et quels sont les facteurs endogènes connus qui affectent l'apparition et la disparition des UCs sur l'arbre. La prochaine section est dédiée aux problèmes agronomiques qui limitent la production du manguier, en partie liés aux interactions complexes que nous venons de décrire entre la croissance végétative de l'arbre et sa reproduction.

D.6 Problèmes agronomiques liés à la culture du manguier

Le manguier est un arbre marqué par une forte **alternance de production** qui pénalise les producteurs de mangue et conduit à un rendement faible des vergers moyenné sur plusieurs années. Le manguier est aussi caractérisé par des **asynchronismes phénologiques** intra- et inter-arbres. Les asynchronismes sont définis par la présence d'un stade phénologique particulier (par exemple croissance végétative, floraison) sur une longue période au sein d'un arbre ou entre les arbres d'un verger. En particulier, les asynchronismes reproductifs génèrent des problèmes agronomiques importants. Ils maintiennent des stades sensibles aux ravageurs et aux maladies (par exemple la floraison et la récolte des fruits) sur une longue période dans le verger, ce qui ne facilite pas le contrôle de ces bioagresseurs et peut conduire à une utilisation répétée de produits phytosanitaires pour les contrôler sur une longue période. Les asynchronismes entraînent aussi une récolte étalée, avec des problèmes de logistique et de variabilité dans la qualité et le degré de maturité des fruits (Normand et Lauri, 2018). Les asynchronismes au sein de l'arbre sont principalement générés par la nature des UCs terminales pendant la période de reproduction. La croissance végétative du début de cycle suivant est en effet plus tardive sur les unités de croissance reproductrices, en particulier les fructifères

(Dambreville et al., 2013a; Capelli et al., 2021). Ce retard est ensuite maintenu par des rythmes de croissance endogènes (Dambreville et al., 2013a). A l'échelle de l'arbre, la charge en fruits retarde aussi la croissance végétative et constitue un facteur déclenchant des asynchronismes entre arbres.

Différents leviers sont envisagés face à ces contraintes. Tout d'abord le matériel végétal : le génotype a un effet sur les processus de l'élaboration du rendement comme l'apparition des nouvelles UCs et la floraison/fructification (Dambreville et al., 2013a; Capelli et al., 2016). Des génotypes plus réguliers en termes de production et moins sujets aux asynchronismes phénologiques sont donc privilégiés. Ensuite la taille. C'est une pratique culturale incontournable dans les vergers modernes. Elle permet entre autres de mieux synchroniser le débourrement, qu'il soit végétatif ou reproducteur chez le manguier (Persello et al., 2019), et chez certains fruitiers, elle régularise les rendements d'une année sur l'autre. Enfin la **conception assistée par des modèles** de nouveaux itinéraires techniques. L'évaluation et la conception de nouveaux itinéraires techniques nécessitent le développement d'outils de modélisation spécifiques qui rendent compte des caractéristiques particulières du système de culture étudié (Tixier, 2004). Ce type de modèle existe par exemple pour la culture de l'ananas à la Réunion (Dorey et al., 2018). C'est dans ce contexte que des études successives ont eu pour objectifs d'identifier, à différentes échelles, les facteurs impliqués dans le fonctionnement complexe et multifactoriel du manguier, tels que les mécanismes de l'élaboration du rendement, les facteurs environnementaux et les pratiques culturales qui les impactent. Le FSPM V-Mango, pour *Virtual-Mango*, intègre et structure ces connaissances.

D.7 V-Mango, un modèle d'élaboration de la production et de la qualité de la mangue

V-Mango (Boudon et al., 2020b) est un modèle qui synthétise les connaissances acquises sur le développement architectural du manguier, et notamment sur le rôle important des interactions entre la croissance végétative et la reproduction chez cette espèce (Dambreville et al., 2013a), et sur la croissance et l'élaboration de la qualité des mangues (Léchaudel et al., 2002, 2005). Un premier objectif de ce modèle était de simuler l'effet de différents facteurs, architecturaux et environnementaux, sur le nombre, la croissance et la qualité des fruits (Boudon et al., 2020b).

V-Mango simule l'élaboration du rendement et de la qualité de la mangue à l'échelle de l'arbre pour la variété Cogshall. L'échelle temporelle du modèle est le cycle de production pour l'ensemble de l'élaboration du rendement, mais certains processus sont simulés à l'échelle du jour ou de l'heure. La plupart des processus sont simulés à l'échelle est l'entité architecturale (UC, inflorescence, fruit), mais l'échelle des sorties du modèle est l'arbre entier, par agrégation des sorties obtenues à des échelles plus fines. Enfin, le modèle peut simuler plusieurs cycles de production successifs en prenant en compte les interactions entre croissance végétative et reproduction.

Le modèle est constitué de plusieurs modules interconnectés qui représentent chacun un processus (Figure 15) : (i) le développement architectural, y compris l'apparition des

inflorescences et des fruits, (ii) la croissance et le développement des UCs et des inflorescences, et (iii) la croissance et l'élaboration de la qualité des fruits.

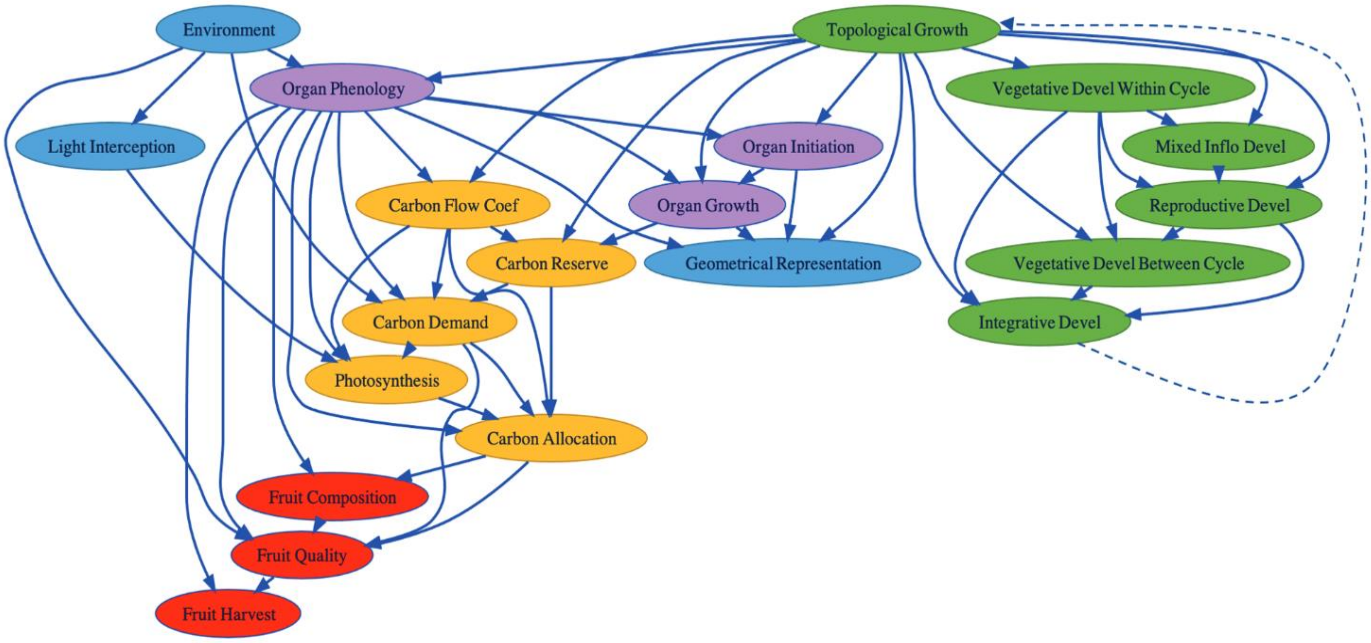


Figure 15. Processus du modèle V-Mango. En vert, les processus qui simulent l'apparition des entités botaniques dans l'architecture à différents pas de temps. En violet, les processus qui simulent le développement et la croissance des entités individuelles. La croissance des fruits en termes de matière sèche est modélisée à l'aide du modèle de bilan carbone pour la branche fruitière en jaune. La croissance du fruit en matière fraîche et la qualité du fruit sont simulées par les processus en rouge. *Source* : D'après Vaillant et al. (2022).

Croissance et développement des UCs végétatives et florifères

La croissance végétative est simulée à l'échelle de chaque UC par trois processus stochastiques : l'occurrence du débourrement, le nombre d'UCs filles qui apparaissent si l'UC débourre, et la date de débourrement (date d'apparition des UC filles). Les probabilités de ces processus stochastiques sont conditionnées par des facteurs architecturaux dont l'effet a été montré significatif (par exemple la position de l'UC, sa nature, sa date d'apparition, Dambreville et al., 2013a). De la même façon, la floraison est simulée (occurrence, nombre d'inflorescences et date de floraison) sur les UCs en position terminale au moment de la période de floraison. Puis l'occurrence de la fructification et le nombre de fruits portés sont simulés pour les UCs florifères. La croissance en longueur et les différents stades phénologiques du développement des UCs et des inflorescences (Dambreville et al., 2015) sont modélisés et simulés sur la base d'une échelle de temps exprimée en degrés-jours.

Croissance et élaboration de la qualité des fruits

La croissance du fruit et l'élaboration de sa qualité sont simulées sur la base des relations hydriques et carbonées entre la branche fruitière, le fruit et le milieu extérieur (Léchaudel et al., 2005, 2007). L'estimation des relations sources-puits à l'échelle de la branche fruitière permet d'établir un bilan carboné pour la croissance du fruit. Les produits de la photosynthèse des feuilles et les réserves disponibles dans les feuilles et les axes forment un pool de carbone qui

est utilisé prioritairement pour la respiration d'entretien de ces entités, puis pour la croissance en matière sèche du fruit. Un bilan hydrique réalisé à l'échelle du fruit permet de simuler sa croissance en matière fraîche (matière sèche + eau).

Le rapport feuilles/fruits et la date de pleine floraison (date de départ de la simulation du modèle de croissance des fruits) de chaque branche fruitière sont déterminés par les modèles de développement architectural (des UCs et des inflorescences. A l'échelle de l'arbre, les données simulées pour chaque fruit sont agrégées afin d'obtenir la distribution du poids individuel des fruits à maturité, la distribution de différents critères de qualité des fruits (sucres, acides…), ainsi que la distribution des dates de récolte des fruits.

Simulations dans V-Mango

Le modèle est implémenté dans un environnement virtuel de modélisation, v-mango lab (Vaillant et al., 2022) basé sur les Jupyter notebooks et le langage Python. L'utilisation de conda, un gestionnaire d'environnement logiciel, ou de Docker, un service de virtualisation, permet de déployer facilement l'environnement, localement sur un ordinateur et à distance sur un serveur. Le formalisme L-systems a été intégré dans les notebooks en utilisant le cadre L-Py (Boudon et al., 2012) qui combine le formalisme L-systems avec le langage Python. Ce formalisme permet de construire des maquettes 3D dynamiques à partir des sorties du modèle.

Pour organiser et exécuter les simulations, l'environnement virtuel est basé sur la bibliothèque Python xarray-simlab (Bovy et al. 2021). La bibliothèque xarray-simlab fournit un cadre permettant de composer des modèles de calcul complexes à partir d'ensembles de composants réutilisables, appelés processus. Une collection de processus peut être combinée pour former un modèle, et leur ordre de calcul est entièrement déduit des dépendances entre ces processus (Figure 14). Ces dépendances sont créées explicitement en déclarant des variables de sortie de certains processus (processus de production) comme des variables d'entrée d'autres processus (processus de consommation). Le modèle, la collection prédéfinie de processus reliés entre eux, peut être modifié dynamiquement en branchant ou débranchant certains processus, ou en remplaçant un processus particulier par une implémentation alternative.

L'exécution du modèle et la visualisation des sorties (Figure 16) sont effectuées dans les Jupyter notebooks en utilisant le module plantgl-jupyter (Vaillant et Boudon, 2021).

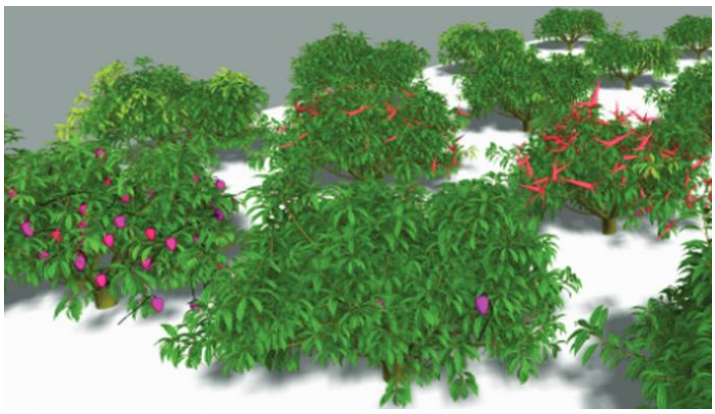


Figure 16. Rendu 3D d'un manguier à des étapes de simulation sélectionnées pendant plusieurs cycles de production successifs. Les étapes de simulation vont de l'arrière, le plus à gauche, à l'avant le plus à droite. *Source* : D'après Vaillant et al. (2022).

Nous avons montré dans la **partie I. C**, que la taille est une pratique culturale indispensable pour la conduite des arbres fruitiers. Dans la section **C. 3**, les effets de la taille chez un arbre tropical tel que le manguier s'avèrent complexes et soulèvent plusieurs hypothèses concernant les mécanismes sous-jacents. Une meilleure compréhension des réactions du manguier à la taille est cependant indispensable pour optimiser la production de mangues. Nous avons vu dans la **partie I. D** que le manguier présente de fortes interactions entre la croissance végétative et la reproduction. De plus, les traits spécifiques des UCs (exemple : diamètre) ont un effet important sur la reproduction. La taille modifie l'architecture de l'arbre et crée de l'hétérogénéité dans les traits spécifiques des axes taillés et non taillés avec de potentiel effet sur la floraison (Grechi et al., 2021) et la fructification des axes. Pour mieux comprendre les effets de la taille sur le rendement, cette pratique et ces effets sur l'arbre ont récemment été implémentés dans V-Mango (Persello et al., 2019).

Taille virtuelle dans V-Mango

Les effets de la taille ont été caractérisés dans le verger expérimental de la station de Bassin Plat, sur la croissance végétative et la floraison de manguier adultes (Persello et al., 2019). Ces effets sont décomposés à l'échelle de l'UC selon le facteur sévérité de taille (la profondeur de taille le long de l'axe : trois modalités sont possibles, en taillant un (n1), deux (n2) ou trois (n3) étages de croissance depuis l'apex) et à l'échelle de l'arbre selon le facteur intensité de taille (rapport entre la biomasse fraîche retirée et le volume de la couronne).

Les effets de la taille ont été intégrés dans V-Mango en utilisant les paramètres des modèles construits pour chaque variable simulant un processus de croissance (occurrence du débourrement, intensité du débourrement, dynamique du débourrement …). Les paramètres des modèles ont ainsi permis de développer de nouvelles équations simulant la croissance végétative, en fonction de la taille.

La taille virtuelle est simulée sur la maquette 3D de l'arbre. En fonction de l'intensité et de la sévérité de taille qu'il souhaite appliquer, l'opérateur choisit le nombre de coupes pour chacune des trois modalités de sévérité de taille. Le modèle sélectionne ensuite aléatoirement les UCs à tailler, en respectant les gammes de diamètres au point de coupe réellement observées durant les expérimentations. Les structures à tailler sont ensuite caractérisées en termes de nombre d'UCs terminales enlevées, de biomasse et surface foliaire globale selon des relations allométriques établies chez la variété Cogshall (Persello et al., 2019). Elles sont ensuite supprimées de la structure.

La croissance végétative est simulée à partir des nouvelles équations simulant le développement architectural de l'arbre en fonction de l'intensité et de la sévérité de taille appliquées, et des traits spécifiques des UCs (diamètre au point de coupe pour les UCs taillées, diamètre basal de l'UC et présence ou non d'un bourgeon terminal pour les UCs non taillées).

Limites actuelles de V-Mango

Le modèle V-Mango présente encore certaines limites qui empêchent son utilisation comme modèle d'assistance à la conception d'itinéraires techniques :

- La réponse à la taille dans V-Mango est surestimée, car les UCs terminales, taillées ou pas taillées, produisent des UCs filles quelle que soit leur localisation dans la couronne, alors que les observations montrent que la croissance végétative est principalement localisée à l'extérieur de la couronne.

- La floraison est également surestimée, car on observe l'apparition d'inflorescence à l'intérieur de la maquette 3D alors que chez le manguier, on observe une floraison concentrée sur la partie extérieure de la couronne, dans les zones les plus éclairées.

- Les processus de la chute des feuilles et de la mortalité des UCs ne sont pas implémentés dans le modèle, ce qui diminue la qualité des estimations de la distribution du feuillage et de l'architecture de l'arbre.

- V-Mango n'est pas couplé à un modèle d'interception de la lumière. La lumière prise en compte pour la photosynthèse repose donc actuellement sur des environnements lumineux empiriques donnés en entrée du modèle.

- L'intégration de l'effet du stress hydrique serait aussi un avantage pour ce type de modèle.

E- Hypothèses et objectifs spécifiques à la thèse

Le modèle V-Mango, intègre et structure les connaissances actuelles sur le fonctionnement du manguier, un arbre d'intérêt agronomique majeur à l'échelle mondiale. V-Mango a été développé pour devenir un modèle d'appui à la conception d'itinéraires techniques de production de mangues plus durables.

V-Mango se compose d'un modèle architectural, couplés à des modèles de croissances et de fonctionnement du manguier (Boudon et al., 2020b). A l'échelle des unités de croissances (UCs), il simule la croissance végétative et la floraison par des processus stochastiques ainsi que la croissance du fruit et l'élaboration de sa qualité. Les effets des facteurs endogènes sur le fonctionnement de l'arbre et des interactions entre la croissance végétative et la reproduction mis en évidence chez le manguier (Normand et al., 2009 ; Dambreville et al., 2013a) ont été intégrés dans ces processus. La croissance et le développement des UCs et des inflorescences sont simulés sur la base d'une échelle de temps exprimée en degrés jours pour rendre compte des effets de la température chez le manguier (Dambreville et al., 2013b). La croissance du fruit et l'élaboration de sa qualité sont basées sur les relations hydriques et carbonés entre la branche fruitière, le fruit et son environnement (Léchaudel et al., 2005; Léchaudel et al., 2007). La taille est une pratique très fréquente des itinéraires techniques du manguier et ces effets sur la croissance végétative et la floraison ont récemment été intégrés à V-Mango (Persello et al., 2019). La taille pourrait permettre de limiter l'irrégularité de production de l'arbre (Amouroux et al., 2009) et les dommages causés par certaines maladies (Rehman et al., 2015). V-Mango est donc un outil prometteur pour tester des hypothèses de fonctionnement et rechercher de nouveaux itinéraires techniques de taille.

Nous avons vu que V-Mango présente encore plusieurs limites quant à son utilisation. V-Mango n'est pas couplé à un modèle d'interception de la lumière. La lumière prise en compte pour la photosynthèse repose donc actuellement sur des environnements lumineux empiriques donnés en entrée du modèle. Les processus de la chute des feuilles et de la mortalité des UCs ne sont pas implémentés dans le modèle, ce qui diminue la qualité des estimations de la distribution du feuillage et de l'architecture de l'arbre. De plus, la réponse à la taille dans V-Mango est surestimée, car les UCs terminales, taillées ou pas taillées, peuvent produire des UCs filles quelle que soit leur localisation dans la couronne. De même pour la floraison, on constate des incohérences dans la spatialisation du débourrement reproducteur.

La quantité et la qualité de la lumière diminuent simultanément à l'intérieur de la couronne d'un arbre (Hertel et al., 2011). La quantité de la lumière affecte la croissance des plantes car elle est la source d'énergie nécessaire à la photosynthèse. La qualité de la lumière est un signal perceptible par la plante qui modifie sa croissance et sa morphologie. La quantité et la qualité de la lumière sont notamment impliquées dans la régulation du débourrement végétatif (voir **partie I. B**). Des relations existent entre la quantité et la qualité de la lumière et varient en fonction du type de couvert et du rayonnement incident (Leuchner et al., 2007). Une première hypothèse est que l'établissement de ces relations chez le manguier permettra de caractériser l'environnement lumineux à l'échelle des UCs et d'améliorer son estimation dans V-Mango. Nous faisons également l'hypothèse qu'une meilleure prise en compte du rôle de la lumière

dans les processus de débourrement végétatif du manguier, de chute des feuilles et de mortalité des UCs, et l'intégration de ces effets dans V-Mango peut conduire à une amélioration significative des sorties du modèle.

A notre connaissance il n'existe pas d'information sur les effets de la lumière comme signal chez le manguier. L'évaluation de nos hypothèses nous amène donc à proposer plusieurs axes de recherche, ou objectifs spécifiques, pour la thèse :

1- Décrire la variabilité de la quantité et de la qualité de la lumière dans une canopée de manguier ; identifier les relations entre ces deux dimensions et évaluer les effets de facteurs environnementaux sur ces relations.

2- Caractériser les effets de la taille, de l'environnement lumineux et de traits spécifiques des unités de croissance sur l'occurrence, l'intensité et la dynamique de leur débourrement, et leur mortalité à la suite d'une taille de l'arbre.

3- Evaluer les rôles respectifs de la quantité et de la qualité de la lumière sur le débourrement et le développement végétatif du manguier.

4- Établir la dynamique de chute des feuilles du manguier au cours de l'année et caractériser les effets de l'environnement lumineux et de traits spécifiques des unités de croissance sur cette chute.

5- Intégrer dans V-Mango les effets de la lumière sur les processus de débourrement végétatif du manguier, de chute des feuilles et de mortalité des UCs. Cet axe de recherche implique de coupler un modèle d'interception de la lumière à V-Mango, d'intégrer les réponses à la taille, à l'environnement lumineux et à des facteurs architecturaux dans V-Mango, puis de valider les simulations ainsi obtenues avec des données indépendantes.

Après la **partie II** présentant les dispositifs expérimentaux et les méthodes de recherche déployées, la **partie III** exposera les résultats obtenus sous forme de chapitres. La **partie III** sera divisée en quatre chapitres. Un premier chapitre sera consacré à la caractérisation et à la modalisation de l'environnement lumineux dans la couronne du manguier. Un second chapitre intitulé "Effet de l'environnement lumineux, de l'architecture et de la taille sur l'apparition et la disparition des UCs" regroupera les travaux correspondants aux axes 2 et 3 de recherche. Le troisième chapitre présentera la dynamique annuelle de la chute des feuilles chez le manguier et les facteurs qui l'affectent. Un quatrième chapitre intitulé "Intégration des effets de la lumière, de l'architecture et de la taille dans V-Mango" sera dédié à l'axe 5 de recherche.

Enfin, un chapitre de discussion générale et une conclusion compléteront le mémoire de thèse.

Partie II. Matériel et méthodes

Cette seconde partie du mémoire a pour premier objectif de donner des éléments généraux sur le contexte climatique et les parcelles expérimentales utilisées pendant la thèse. Un second objectif est d'illustrer les méthodes utilisées lors des dispositifs expérimentaux mis œuvre, qui sont présentés individuellement dans la **partie II. B**. Ces mêmes dispositifs expérimentaux, méthodologies de mesure et stratégies d'analyses statistiques sont détaillés dans chaque chapitre de la **partie III** du mémoire.

A - Site expérimental

Les expérimentations ont été menées entre 2019 et 2021 sur la station du Cirad de Bassin Plat à Saint-Pierre de La Réunion (21°19'S, 55°29'E, altitude : 125 m) (Figure 17).



Figure 17. Localisation de la station expérimentale de Bassin Plat (CIRAD) sur l'île de la Réunion. ©Google Maps

Le climat de La Réunion est tropical humide. La géographie de l'île génère une grande hétérogénéité thermique et pluviométrique. Il existe deux saisons marquées à La Réunion : (i) la **saison des pluies,** chaude et humide, entre janvier et mars et (ii) la **saison fraîche et sèche**, plus longue, qui débute au mois de mai pour s'achever au mois de novembre (Figure 18). Avril et décembre sont des mois de transition, parfois très pluvieux mais pouvant également être très secs. Située à proximité du Tropique du Capricorne, la Réunion bénéficie d'un ensoleillement annuel important. Les côtes sont les plus ensoleillées à cause de l'effet du relief sur le taux d'ensoleillement (Figure 19). L'ensoleillement varie aussi au cours de l'année en fonction des saisons : les journées d'hiver, plus courtes, étant éclairées par un soleil plus bas (Figure 18).

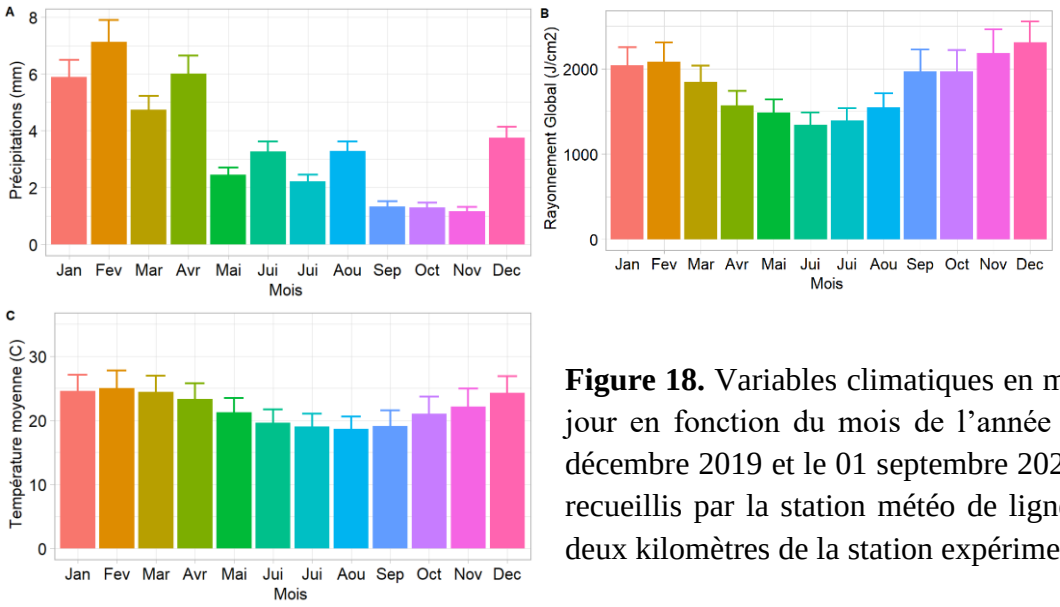


Figure 18. Variables climatiques en moyenne par jour en fonction du mois de l'année entre le 01 décembre 2019 et le 01 septembre 2022. Données recueillis par la station météo de ligne paradis, à deux kilomètres de la station expérimentale.

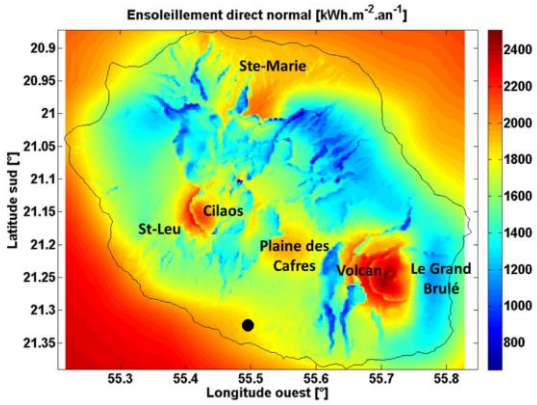


Figure 19. Ensoleillement direct normal annuel reçu sur La Réunion (irradiance directe reçue). Le point noir localise la station expérimentale de Bassin Plat. *Source* : D'après Tapachès (2015).

Matériel végétal

La plupart des expérimentations ont été conduites sur la parcelle expérimentale MA05, que nous appellerons par la suite "parcelle manguiers âgés", encadrée en rouge sur la Figure 20. Cette parcelle est composée de 153 arbres du cultivar Cogshall greffés sur le porte-greffe Maison Rouge. Cogshall est cultivé sur plus du quart des surfaces de manguier à La Réunion (Vincenot, 2004). C'est un cultivar monoembryoné qui a été sélectionné en Floride à partir du cultivar Haden (Knight et al., 2009). Les arbres ont été plantés en 2004 avec un espacement de 6 m entre les rangs et de 5m entre les arbres sur les rangs, ce qui correspond à une densité de plantation de 333 arbres par hectare. Les arbres sont irrigués par un système de goutte-à-goutte. Leur première production a eu lieu en 2007.

Une expérimentation dédiée à la dissociation des effets de la quantité et de la qualité de la lumière a été conduite sur la parcelle encadrée en bleu sur la Figure 20, que nous appellerons "parcelle jeunes manguiers". Vingt manguiers greffés de la variété Cogshall, âgés d'un an, ont été plantés sur la parcelle le 11 avril 2020 avec un espacement de 6 m entre les rangs et de 5 m sur les rangs. Les arbres sont plantés en 4 rangs de 5 arbres, orientés Nord/Sud pour qu'il y ait autant de lumière reçue de chaque côté des arbres au cours de la journée.



Figure 20. Parcelles expérimentales de la station utilisées durant la thèse, en rouge la "parcelle manguiers âgés" et en bleu la "parcelle jeunes manguiers". ©Google Maps

B - Démarches expérimentales

Cinq expérimentations ont été conduites durant la thèse, afin de répondre à nos objectifs de recherche : (i) "Variabilité de la quantité et de la qualité de la lumière dans la couronne du manguier", (ii) "Effet de l'environnement lumineux sur le débourrement végétatif et reproducteur en 2020", (iii) Débourrement végétatif et mortalité selon la taille en 2021", (iv) Dissociation des effets de la quantité et de la qualité de la lumière sur le développement végétatif et la morphologie des UCs" et (v) "Dynamique annuelle de la chute des feuilles".

B.1 Expérimentation ***"Variabilité de la quantité et de la qualité de la lumière dans la couronne du manguier"***

Cette expérimentation a été conduite entre le 18 décembre 2019 et le 17 janvier 2020 sur quatre manguiers choisis au hasard dans la "parcelle manguiers âgés". L'objectif de l'expérimentation était de caractériser l'environnement lumineux au sein de la couronne de manguiers adultes par des mesures ponctuelles de spectre lumineux, selon un gradient de profondeur dans la couronne et des conditions de ciel et d'élévation du soleil contrastées. L'acquisition de la quantité et la qualité de la lumière par ces mesures ponctuelles avait aussi pour but d'établir des relations fonctionnelles entre les variables qualitatives et quantitatives de la lumière, et d'évaluer l'impact de la profondeur dans la couronne et des facteurs environnementaux sur ces relations. Les résultats issus de cette expérimentation sont présentés dans le **chapitre I** de la **partie III.**

Des UCs ont été échantillonnées à trois profondeurs de la couronne des arbres (extérieur, couche feuillées intermédiaire, intérieur sans feuille, Figure 20.A) et selon deux orientations orthogonales dans la couronne, le long du rang de plantation, et perpendiculaire au rang de plantation (Figure 20.B).

Des mesures ponctuelles de lumière au-dessus de ces UCs ont été répétées pour trois élévations solaires et deux conditions de ciel. L'élévation solaire se référait à l'heure locale (UTC+4:00), avec des mesures à 7h00, 12h00 et 17h00, sachant qu'à la Réunion 12h00 correspond à peu près au midi solaire. Les conditions de ciel (clair et nuageux) ont été définies en fonction du pourcentage moyen de lumière diffuse dans la lumière incidente pendant les mesures.

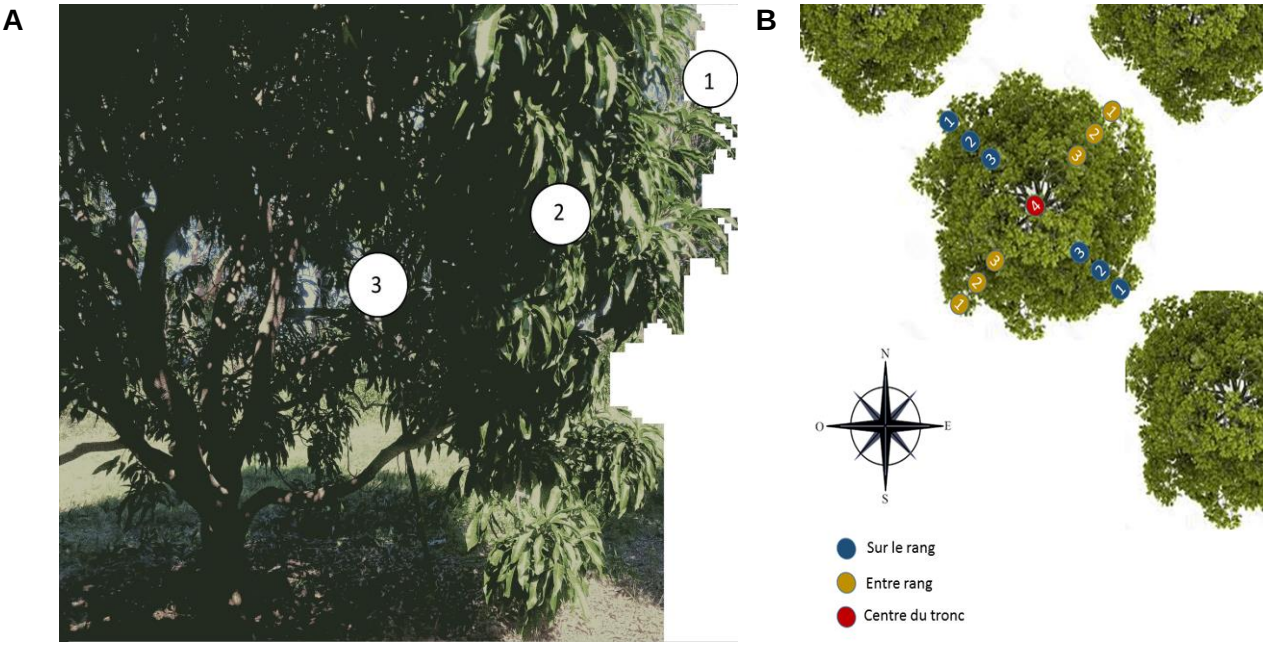


Figure 20. Profondeurs des mesures avec le spectroradiomètre dans la couronne des manguiers (1) zone extérieure de la couronne, (2) zone médiane feuillue, (3) zone intérieure de la couronne sans feuille A). Position des mesures avec le spectroradiomètre dans la couronne des manguiers par rapport à l'orientation du rang de plantation B). ©E.Carrié.

Mesures manuelles de l'environnement lumineux des UCs

Le spectroradiomètre JAZ (Ocean Insight, USA) est l'outil utilisé durant la thèse pour faire des mesures ponctuelles de spectre lumineux (Figure 21) au-dessus des UCs. Il mesure l'irradiance spectrale de la lumière (µW cm^{-2} nm^{-1}) entre 200 et 1100 nm avec une résolution de 1 nm. Le capteur à l'extrémité de la fibre optique était maintenu horizontal pendant les mesures grâce à un stabilisateur à cardan.

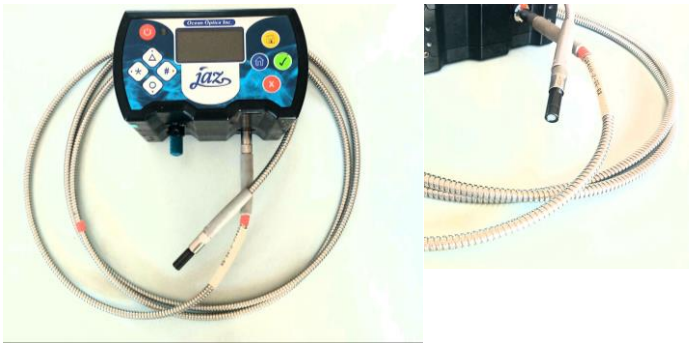


Figure 21. Spectroradiomètre JAZ (Ocean Insight, USA), relié à son capteur par une fibre optique. ©E.Carrié.

Sur la base de l'irradiance mesurée avec le spectroradiomètre, la densité de flux de photons (µmol m^{-2} s^{-1}) est calculée pour chaque longueur d'onde en utilisant une série de conversions et en tenant compte de la localisation géographique du site et du temps d'intégration enregistré dans les fichiers JAZ, suivant les instructions du constructeur (détails dans le chapitre I, partie III). Ensuite, les variables de la lumière sont calculées en intégrant la densité de flux de photons dans leur gammes spécifiques de longueurs d'onde ou en faisant des rapports entre variables (Tableau 1).

Tableau 1. Variables quantitatives et qualitatives de la lumière mesurées dans la couronne du manguier. Les variables quantitatives sont le flux de photons intégré dans le domaine du PAR entre 400-700 nm (*PPFD*) et le *PPFD* relatif transmis (*TrPPFD*). Les variables qualitatives de la lumière sont les flux de photons intégrés : dans l'UVA-Bleu entre 350 - 500 nm (*UVA-BL*), le rouge clair étroit entre 655 - 665 nm (*Rn*) et le rouge sombre étroit entre 725 - 735 nm (*FRn*).

Variable	**Gamme de λ**	**Unité**
PPFD	[400 - 700 nm]	µmol.m^{-2}.s^{-1}
UVA-BL	[350 - 500 nm]	µmol.m^{-2}.s^{-1}
Rn	[655 - 665 nm]	µmol.m^{-2}.s^{-1}
FRn	[725 - 735 nm]	µmol.m^{-2}.s^{-1}
$\zeta : \frac{Rc}{Rs}$	-	sans unité
$TrPPFD : \frac{PPFD\ transmis}{PPFD\ incident}$	-	sans unité

La quantité de lumière incidente (photosynthetic photons flux density, ***PPFD* incident**) au-dessus des manguiers était mesuré en parallèle des mesures au spectroradiomètre, dans une zone dégagée à 100 m du verger avec un capteur quantique PAR PQS1 (Kipp & Zonen, Pays-Bas)

connecté à un enregistreur de données CR1000 X (Campbell, USA) (Figure 22). Ces mesures ont servi d'une part à calculer le ***PPFD* transmis relatif** (*TrPPFD*), rapport entre le *PPFD* transmis mesuré avec le spectroradiomètre au-dessus de l'UC et le *PPFD* incident, et d'autre part à caractériser la condition de ciel en calculant le pourcentage de lumière diffuse incidente.

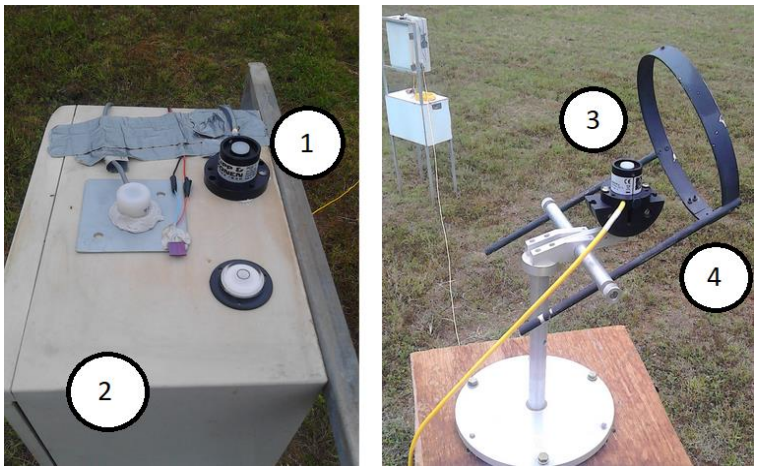


Figure 22. Dispositif de mesure du PPFD incident et du pourcentage de lumière diffuse incidente. (1) Capteur PAR PQS1 dédié à la mesure du PPFD global incident relié à l'enregistreur de données CR1000X (2). Capteur PAR PQS1 dédié à la mesure du PPFD diffus incident relié à l'enregistreur de données CR1000X et positionné dans un arceau d'ombrage (4). ©E.Carrié.

Le pourcentage de lumière diffuse incidente est le rapport entre le *PPFD* diffus et le *PPFD* global incident (direct + diffus), exprimé en pourcentage. Pour calculer ce pourcentage, le dispositif était complété par un second capteur, identique au précédent et placé dans un anneau d'ombrage (Figure 22) Le premier capteur exposé en plein soleil mesurait donc le PPFD global incident tandis que le second capteur installé dans l'arceau d'ombrage mesurait uniquement le *PPFD* diffus incident. Chaque spectre mesuré avec le spectroradiomètre pouvait ainsi être associé au *PPFD* incident et au pourcentage de lumière diffuse calculé au même moment.

B.2 Expérimentation "Effet de l'environnement lumineux sur le débourrement végétatif et reproducteur en 2020"

L'expérimentation "Effet de l'environnement lumineux sur le débourrement végétatif et reproducteur en 2020" a été conduite à deux périodes : (i) en saison chaude et humide entre le 03 février 2020 et le 09 mars 2020 pour le débourrement végétatif puis, (ii) en saison fraîche et sèche entre le 01 juillet 2020 et le 16 septembre 2020 pour le débourrement reproducteur. L'objectif de cette expérimentation était de caractériser les effets de l'environnement lumineux et de caractéristiques des UCs (position, diamètre basal, localisation au sein de la couronne) sur leur débourrement végétatif et reproducteur. Les résultats issus de cette expérimentation sont présentés dans le **chapitre II - A** de la **partie III.**

Dans les deux périodes, 110 UCs terminales (non taillées), en position apicale (20 UCs) et latérale (20 UCs), ont été échantillonnées dans la partie extérieure (80 UCs) et dans la partie intérieure (30 UCs) de la couronne de quatre arbres dans la "parcelle manguiers âgés" (Figure 23). Cinq mesures avec le spectroradiomètre ont été réalisées à intervalles réguliers (8:00, 10:00, 12:00, 14:00 et 16:00) pendant une journée ensoleillée au-dessus de chaque UC pour caractériser leur environnement journalier moyen.



Figure 23. Localisation des UCs échantillonnées dans la couronne des manguiers pour l'expérimentation 'Effet de l'environnement lumineux sur le débourrement végétatif et reproducteur en 2020", (1) zone extérieure de la couronne, (2) zone intérieure de la couronne. ©E.Carrié.

Pour chaque période, nous avons suivi le débourrement des bourgeons à l'échelle des UCs :
(i) Pour le débourrement végétatif, une taille normale a été appliquée sur les arbres au début de l'expérimentation. Un suivi de la date d'apparition de toutes les nouvelles UCs (UCs filles) a ensuite été effectué sur les UCs échantillonnées (UCs mères). La date d'apparition correspond au stade phénologique végétatif C, c'est-à-dire l'ouverture des bourgeons, lorsque les feuilles apparaissent et que l'axe des UCs n'est pas encore apparent (Figure 24.A) (Dambreville et al., 2015).

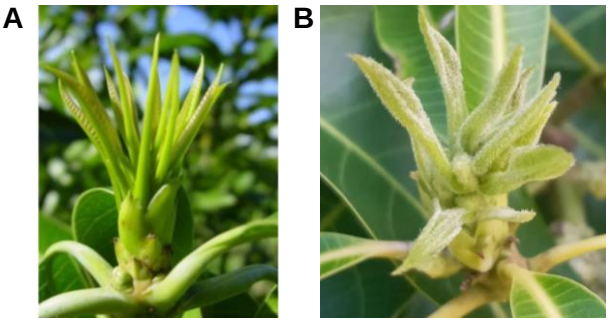


Figure 24. Stade C du développement d'une unité de croissance (A). Stade C du développement d'une inflorescence (B). ©M.Capelli et ©E.Carrié.

(ii) De la même façon, le débourrement reproducteur a été suivi en relevant la date d'apparition des inflorescences sur les UCs terminales. La date d'apparition d'une inflorescence correspond à l'ouverture du bourgeon (stade phénologique reproducteur C (Dambreville et al., 2015)), lorsque les écailles basales commencent à tomber et que les bractées de l'inflorescence sont bien visibles (Figure 24.B).

Les données collectées ont été transformées en facteurs binaires (0/1) qui traduisent l'**occurrence du débourrement végétatif (**respectivement **reproducteur)** sur l'UC échantillonnée si au moins une UC fille (resp. une inflorescence) est apparue. Une seconde variable correspondant au nombre d'UCs filles produites par UC échantillonnée, et représentant l'intensité **du débourrement végétatif**, a également été construite. Comme une seule inflorescence est majoritairement apparue sur les UCs échantillonnées, il n'était pas justifié d'analyser l'intensité du débourrement reproducteur. La distribution des dates de débourrement végétatif et reproducteur a montré deux flushs. Chaque UC où le débourrement s'est produit a donc été classé comme appartenant au premier ou au deuxième flush, en fonction de sa date de débourrement. La **dynamique du débourrement végétatif** et **reproducteur** a été décrite par deux variables : 1) un facteur binaire (0/1) correspondant à l'occurrence du débourrement

pendant le second flush, et 2) le délai en nombre de jours à partir de la taille (rep. échantillonnage des UCs) du débourrement végétatif (resp. reproducteur), pour les UCs qui ont débourré pendant le second flush.

B.3 Expérimentation "Effets de l'environnement lumineux et de la taille sur le débourrement et la mortalité des UCs en 2021"

L'expérimentation "Effets de l'environnement lumineux et de la taille sur le débourrement et la mortalité des UCs en 2021" a été menée sur la "parcelle manguiers âgés" entre le 23 février 2021 et le 22 mai 2021. L'objectif de cette expérimentation était de caractériser à l'échelle des UCs les effets de l'environnement lumineux, des traits spécifiques (topologie, morphologie) et de la taille sur le débourrement végétatif et la mortalité. Les résultats issus de cette expérimentation sont présentés dans le **chapitre II - A** de la **partie III.** Des données à l'échelle de l'arbre entier ont également été collectées en vue de la validation ultérieure des simulations de V-Mango (**partie III Chapitre IV)**.

Application des modalités de taille

La taille a été caractérisée par deux facteurs : la **sévérité** de la taille, définie au niveau de l'axe comme la profondeur du point de taille le long de l'axe, et l'**intensité** de la taille, définie au niveau de l'arbre comme la quantité de biomasse fraîche retirée par unité de volume de la couronne. Trois modalités de sévérité de taille ont été considérées : une taille sous la dernière (n1), l'avant-dernière (n2) ou la troisième (n3) UC à partir de l'extrémité de l'axe (Figure 25). Si les UCs étaient ramifiées au point de taille sélectionné, le point était déplacé en dessous pour enlever également les ramifications.

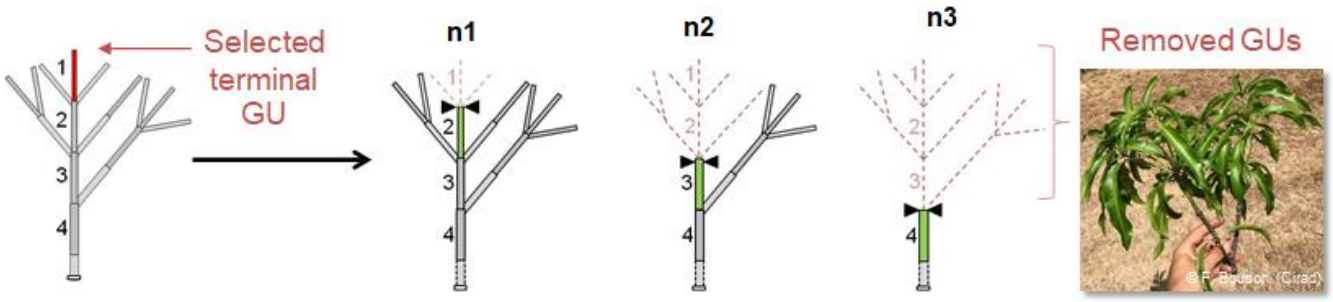


Figure 25. Représentation schématique des trois modalités de sévérité de la taille, n1, n2 et n3. En pointillé rouge sont représentés les UCs retirées. La portion verte correspond à l'UC restante sous le point de coupe, qui peut correspondre à une UC taillée échantillonnée (UC mère). © I.Grechi.

Douze arbres du verger ont été sélectionnés pour cette expérimentation. Trois modalités d'intensité de taille ont été appliquées et répétées sur quatre arbres : témoin non taillé (C), légèrement taillé (LP) et intensément taillé (HP). Avant la taille, le volume de la couronne de chaque arbre du verger a été calculé comme le produit de la hauteur de la couronne et des largeurs de la couronne le long du rang et perpendiculaire au rang de plantation (cuboïde rectangulaire). Sur chaque arbre, 30 UCs terminales non taillées (15 apicales et 15 latérales) ont été échantillonnées. Pour les arbres LP et HP, 30 points de coupe pour chaque modalité de

sévérité de taille ont ensuite été appliqués en suivant une répartition préétablie dans la totalité de la couronne. La biomasse fraîche retirée a été collectée et pesée et l'intensité de taille calculée pour chaque arbre. Si nécessaire, l'intensité de la taille a ensuite été ajustée avec de nouveaux points de coupe à 0,15 ± 0,04 kg de biomasse retirée par m^3 de couronne pour les arbres LP, et à 0,50 ± 0,04 kg de biomasse retirée par m^3 de couronne pour les arbres HP.

Evaluation de l'environnement lumineux des UCs

Des photographies hémisphériques avec un angle de vue de 150° ont été acquises juste au-dessus de chaque UC échantillonnées (taillée et non taillées) sous un ciel couvert avec le Plant Canopy Imager (CID 110 Bio-Science, Inc., Camas, WA, USA) (Figure 26). Ces photographies ont été utilisées pour évaluer l'environnement lumineux de chaque UC en simulant la course du soleil et en calculant le *PPFD* incident et transmis au niveau des UCs.



Figure 26. Plant Canopy Imager (CID 110 Bio-Science, Inc., Camas, WA, USA) ©Bio-Science.

Les images doivent être préparées avant de pouvoir simuler l'environnement lumineux des UCs sur le logiciel R avec le package 'Hemiphot' (Ter Steege, 2018). L'orientation par rapport au nord enregistré par la boussole de la caméra est utilisée pour réorienter toutes les images vers le nord. Les images sont ensuite retournées (pour inverser l'Est et l'Ouest) et un fond noir calibré est ajouté derrière l'image pour porter l'angle de vue à 180°. L'ajout de ce fond noir, qui équivaut à l'absence d'arrivée lumineuse entre 75° et 90° par rapport à la verticale, est justifié car cette partie de l'hémisphère correspond surtout au feuillage de la couronne de l'arbre ou des arbres voisins. Les images sont analysées dans le canal bleu qui offre le meilleur contraste entre le ciel et les feuilles (Brusa et Bunker 2014), puis converties en noir et blanc avec la fonction ThresholdImage() (Figure 27).

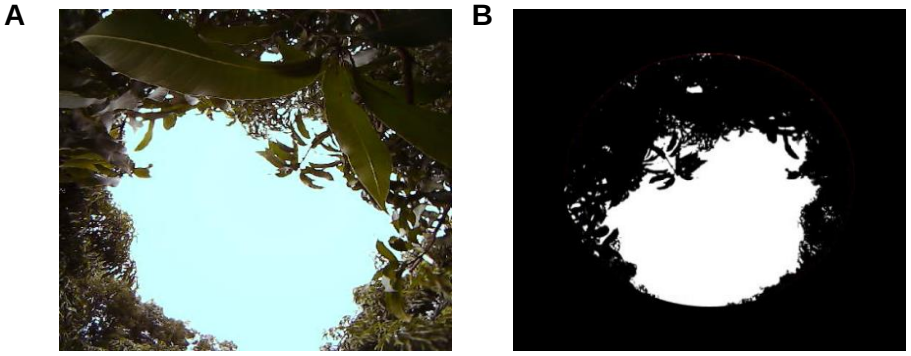


Figure 27. Photographie hémisphérique prise avec le CID 110 au-dessus d'une UC, avant traitement (A) et après traitement sur le logiciel R (B). © E.Carrié.

Les fonctions du package 'Hemiphot' permettent de calculer la trajectoire du soleil sur les images, en fonction de la localisation du verger et de la date simulée. Selon cette trajectoire sur l'image, le *PPFD* (µmol.$m^{-2}s^{-1}$) incident au-dessus de l'arbre et le *PPFD* (µmol.$m^{-2}s^{-1}$) transmis

au niveau de UC au cours de la journée sont estimés (Gates, 1980). La fraction diffuse de la lumière incidente (à l'échelle horaire) sur le site expérimental a été utilisée pour prendre en compte les conditions du ciel dans ce calcul. La fraction diffuse est estimée à partir d'un indice de clarté (Kt) grâce au modèle d'Erbs (Erbs et al. 1982). L'indice Kt est calculé par le rapport entre le rayonnement solaire incident G mesuré sur une surface horizontale dans un environnement ouvert ($MJ.m^{-2}$) et le rayonnement extraterrestre estimé G0 ($MJ.m^{-2}$). G est mesuré avec un pyranomètre d'une station météorologique automatique située à deux kilomètres du verger expérimental, donnant des valeurs horaires. G0 est estimé pour chaque jour et chaque heure à l'aide de la fonction extrat() du paquet 'sirad' du logiciel R (Bojanowski, 2016). Le *TrPPFD* est ensuite calculé comme le rapport entre le *PPFD* transmis au niveau de l'UC et le *PPFD* incident au-dessus de l'arbre. Le *TrPPFD* est moyenné par heure et cette valeur horaire est utilisée pour estimer une valeur de ζ grâce à la relation non linéaire entre ζ et le *TrPPFD* établie dans la couronne du manguier (chapitre I de la partie III). Sur la base de ces simulations journalières, les valeurs de *TrPPFD* et ζ ont ensuite été intégrée à différentes échelles de temps (heure, journée, semaine) en prenant la valeur moyenne, maximale ou minimale pour explorer la nature des signaux impliqués dans le débourrement et la mortalité des UCs chez le manguier (**chapitre II, partie III**).

Suivi du débourrement et de la mortalité

Le suivi du débourrement végétatif sur les UCs échantillonnées (Figure 28) a été réalisé par le relevé de la date d'apparition des UCs filles (stade phénologique végétatif C, Figure 24.A). A partir de ces données, le débourrement végétatif a été décomposé en trois processus :

- L'**occurrence du débourrement végétatif**, variable binaire (0/1) qui correspond à l'apparition d'au moins une UC fille sur une UC échantillonnée
- L'**intensité du débourrement végétatif**, qui correspond au nombre d'UCs filles sur les UCs échantillonnées qui ont débourré.
- La **dynamique du débourrement** qui correspond à la distribution des dates d'apparition de la première UC fille sur les UCs échantillonnées qui débourrent.

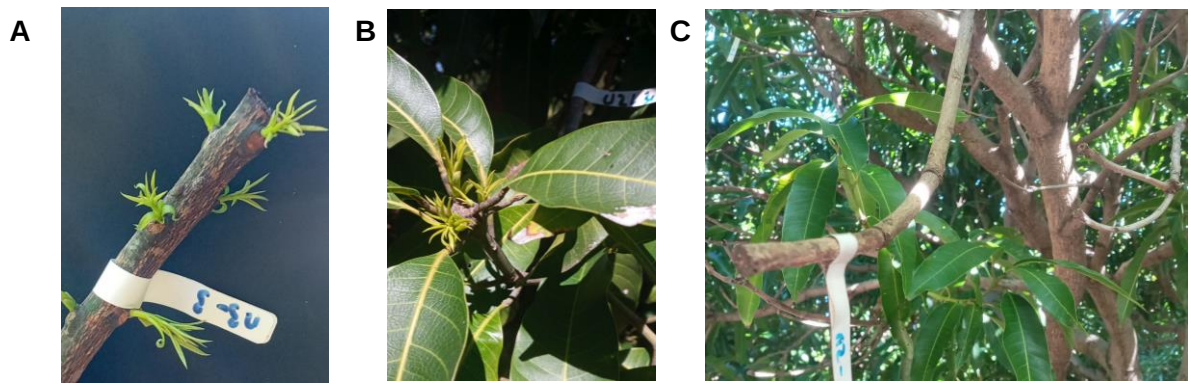


Figure 28. Débourrement végétatif sur une UC taillée A), débourrement végétatif sur une UC non taillée B) et mortalité d'une UC mère taillée C). ©E.Carrié.

La mortalité a été quantifiée sur les UCs échantillonnées, taillées et non taillées, ainsi que sur les UCs filles apparues sur les UCs échantillonnées. Pour les UCs échantillonnées, une variable binaire décrit l'**occurrence de la mortalité** pendant les trois mois du suivi après la taille. Pour

les UCs filles, la mortalité a été décomposée en deux processus qui se rattachent à l'UC (mère) échantillonnée : l'**occurrence** est une variable binaire qui indique si au moins une UC fille est morte sur l'UC échantillonnée au cours du suivi, et l'**intensité** est une variable qui indique le nombre d'UCs filles mortes sur l'UC échantillonnée pendant le suivi.

Données de validation à l'échelle de l'arbre

A l'échelle de l'arbre, des images hémisphériques au centre de la couronne (à 1.20 m de hauteur) ont été acquises avec le CID 110, avant la taille puis après la taille, chaque semaine durant toute l'expérimentation. Les images ont été traitées et analysées avec le package Hemiphot sur le logiciel R pour calculer la gap fraction, définie comme la fraction du ciel visible à travers la canopée. De plus, des vols de drones réalisés avant la taille, puis après la taille, au début de l'expérimentation et à la fin de l'expérimentation, ont permis d'obtenir des nuages de points 3D des arbres du verger, à partir desquels les dimensions des arbres ont été estimées. Ces données ont été utilisées dans le **chapitre IV** de la **partie III** pour valider les simulations de taille et de croissance dans V-Mango, notamment pour la dynamique du débourrement, la biomasse retirée lors d'une taille et ajoutée suite à la croissance végétative induite.

B.4 Expérimentation "Dissociation les effets de la quantité et de la qualité de la lumière sur le développement végétatif et la morphologie des UCs"

Cette expérimentation a été mise en place durant la thèse sur la "parcelle jeunes manguiers" (Figure 29), afin de dissocier les effets de la quantité et de la qualité de la lumière sur le développement végétatif et la morphologie des UCs. Dans les expérimentations précédentes, l'effet de l'environnement lumineux des UCs a été analysé sur le débourrement végétatif, le débourrement reproducteur et la mortalité des UCs. Cependant, la quantité et la qualité de la lumière sont naturellement corrélées dans un couvert végétal et il n'était pas possible de déterminer précisément si les effets observés proviennent de la quantité et/ou de la qualité de la lumière. Pour le savoir, il est nécessaire d'avoir recours à des dispositifs spécifiques utilisant des filtres colorés pour décorréler la réduction de la quantité et de la qualité de la lumière afin de mettre en évidence leurs effets respectif sur le fonctionnement de la plante. L'effet des traitements lumineux appliqués sur les jeunes arbres a été analysé sur des variables caractérisant le développement végétatif et la morphologie des UCs sur la période n°1, décrivant le développement végétatif pendant l'applications des traitements lumineux, et sur la période n°2, décrivant le développement végétatif après le retrait des cages. Les résultats issus de cette expérimentation sont présentés dans le **chapitre II - B** de la **partie III.**

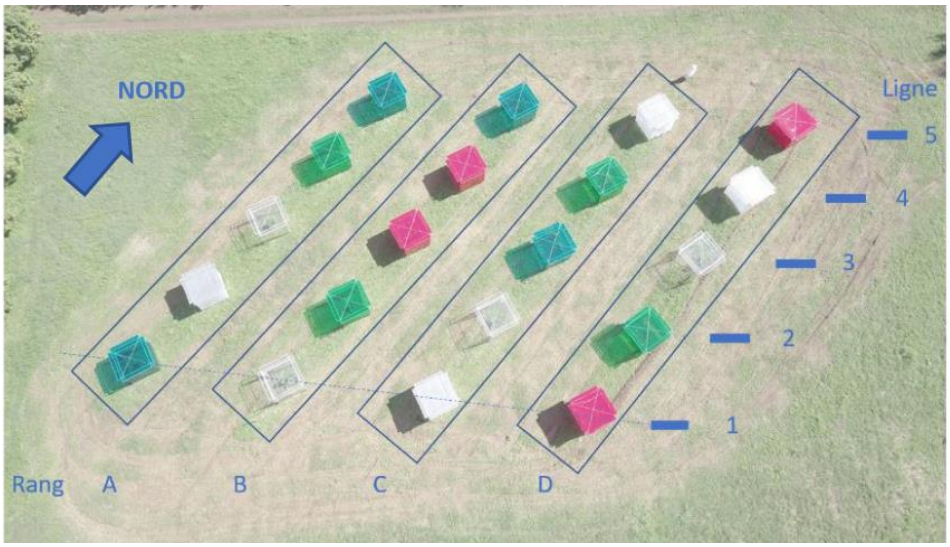


Figure 29. Vue aérienne de la parcelle expérimentale des jeunes manguiers recouverts par des cages avec des filtres colorés pour créer différents traitements lumineux. © H.Guidez.

Traitement lumineux

Cinq traitements lumineux ont été appliqués aux jeunes arbres, avec n = 4 arbres par traitement. Ces traitements, obtenus par l'utilisation de filtres colorés avec des spectres d'absorption et de transmission spécifiques, ont permis de modifier l'environnement lumineux des arbres en dissociant les caractéristiques quantitatives et qualitatives de la lumière, à savoir le pourcentage de *PPFD* transmis (%), le ζ, le pourcentage de *YPF* transmis (%) et le pourcentage d'*UVA-BL* transmis (%). Le choix des filtres utilisés, basé sur leurs caractéristiques d'absorption et de transmission du spectre lumineux, a été établi sur la base des résultats de l'expérimentation "Débourrement végétatif et reproducteur en 2020". Les cinq traitements sont (Tableau 2) :

- Le **traitement témoin** ne modifie presque pas la quantité de lumière sous la cage (*PPFD* transmis proche de 100%) et ne modifie pas le spectre lumineux de la lumière.
- Le **traitement neutre** réduit la quantité de lumière sous la cage (*PPFD* transmis de 35%), sans modifier le spectre lumineux. C'est un traitement témoin 'sombre'.
- Le **traitement rouge** réduit le *PPFD* transmis à 30% et filtre les longueurs d'onde du rouge (600-700 nm), réduisant ainsi fortement le ζ.
- Le **traitement bleu** réduit le *PPFD* transmis à 28% et filtre les longueurs d'onde dans la gamme de l'*UVA-BL* (350-500 nm) et réduit la proportion de lumière bleu transmise.
- Le **traitement vert** imite un ombrage naturel sous végétation. Il réduit le *PPFD* transmis à 29% et absorbe les longueurs d'onde dans le rouge et le bleu et réduit le ζ, mais pas autant que le traitement rouge.

Tous les traitements colorés ont à peu près le même *PPFD* transmis que le traitement neutre, ce qui les distingue du traitement témoin. Les effets potentiels de la modification du spectre lumineux seront mis en évidence par des différences entre les traitements colorés et le traitement neutre. A noter que les traitements rouge et bleu ne se trouvent pas dans le milieu naturel.

Les arbres ont été placés sous des cages recouvertes par les filtres sélectionnés. Les cages sont des structures rectangulaires de 2,20 m de largeur sur 2 m de hauteur construites en tubes PVC (Figure 30). Deux ouvertures sans filtre, au niveau du sol et sous le toit, permettent une aération ascendante à l'intérieur de la structure. Celle-ci est surmontée d'un toit de 2,20 m de largeur comportant quatre ailettes de 20 cm de largeur de chaque côté de façon à éviter l'entrée de rayonnement solaire direct par l'ouverture située sous le toit. Pour le traitement neutre, une ombrière noire occultant à 50% a été rajoutée à l'extérieur du filtre opaque afin d'atteindre le niveau de *PPFD* transmis souhaité. Les cages ont été posées sur les arbres le 07 mai 2021 et retirées le 14 décembre 2021.

Tableau 2. Caractéristiques des traitements lumineux appliqués aux jeunes manguiers. Les traitement témoin, neutre, rouge, vert et bleu sont les cinq traitements appliqués aux arbres, les variables *PPFD* %, *YPF* % et *UVA-BL*% sont exprimées en pourcentage par rapport à la lumière incidente

Traitement	***PPFD* %**	***YPF* %**	***UVA-BL*%**	**ζ**	**Références filtres (Lee Filters, USA)**
témoin	96	96	96	1.1	Filtre transparent (L130)
neutre	35	34	33	1.1	Filtre transparent (L130) + Filtre half white diffusion (opaque) (L250) + ombrière noire
rouge	30	26	55	0.03	Filtre peacock blue (L115)
vert	29	28	20	0.2	Filtre fern green (L122)
bleu	28	31	1	1.1	Filtre flame red (L164)



Figure 30. Cages en PVC recouvertes de filtres, au-dessus des jeunes manguiers (traitements Vert à gauche et Témoin à droite). © F. Normand.

Suivi du microclimat sous les cages

L'effet de chaque traitement lumineux sur la composition de la lumière perçue par les arbres à l'intérieur des cages a été contrôlé avec le spectroradiomètre tout au long de l'expérimentation. La température à l'extérieur et à l'intérieur de chaque cage a également été contrôlée mensuellement avec des Thermoboutons programmés.

Description de l'architecture et collecte des données

Au sein de chaque arbre, les UCs sont identifiées par un code unique qui correspond au code de l'arbre sur lequel se trouve l'UC et à une combinaison de chiffres entiers. Cette combinaison de chiffres entiers traduit la position par rapport à son UC mère lors du débourrement (0 correspond à une UC apparue en position apicale, et 1-n correspond à une UC apparue en position latérale, n étant le nombre d'UCs en position latérale sur l'UC mère). La combinaison unique de chiffres permettant d'identifier sans ambiguïté une UC dans l'architecture est formée par la succession des chiffres attribués aux UCs formant le chemin entre une UC et le greffon (= le tronc de l'arbre) (Figure 31).

Les variables collectées au cours de l'expérimentation pour décrire le développement architectural et végétatif des arbres sont :

- Les **mensurations globales de l'arbre**, aux dates clés de l'expérimentation (hauteur totale de l'arbre (Harbre, en m); hauteur de la jupe (Hjupe, en m), entre le sol et les feuilles les plus basses de la canopée; largeur de la couronne sur le rang (lrang, en m); largeur de la couronne perpendiculaire au rang (linter-rang, en m); diamètre du greffon mesuré au-dessus du bourrelet de greffe; diamètre du porte-greffe mesuré en-dessous du bourrelet de greffe)

La couronne est considérée comme un ellipsoïde et son volume (Vcouronne, en m^3) a été calculé par la formule :

$$Vcouronne = \left(\frac{4}{3} \times \pi \times \left(\frac{Harbre - Hjupe}{2} \text{ x } \frac{lrang}{2} \text{ x } \frac{linter_rang}{2}\right)\right) \text{ x } 10^{-6} \qquad \text{Eq. 1}$$

- Le **débourrement végétatif** des UCs. Toutes les UCs terminales des arbres sont suivies quotidiennement (Figure 31) et les dates de débourrement des nouvelles UCs (stade végétatif C) sont relevées et leur code unique leur est attribué. Ces données permettent de calculer de nouvelles variables comme le nombre total d'UCs ou le nombre d'UCs terminales par arbre à une date donnée, ou la distance moyenne (exprimée en nombre d'UCs) entre les UCs terminales et le greffon.
- La **morphologie des UCs**. Pour chaque UC, le nombre de feuilles, la longueur, le diamètre basal et la longueur et la largeur de la feuille médiane ont été collectés.

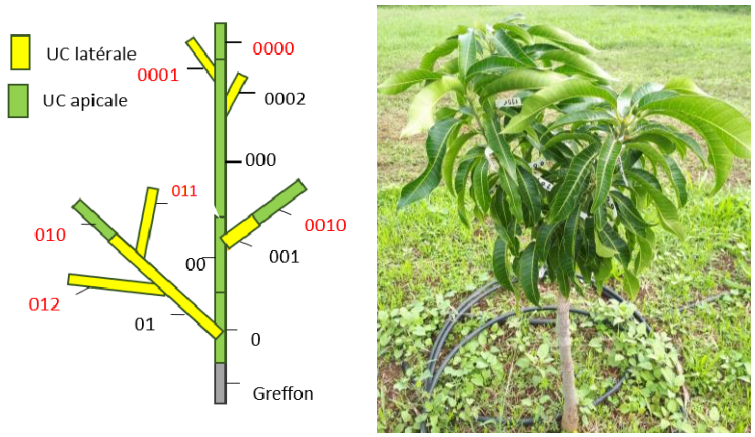


Figure 31. Système de codification unique des UCs sur les jeunes manguiers. © F. Normand.

La surface de chaque feuille médiane (Sfeuille med, en cm²) a été estimée à partir de sa longueur et de sa largeur avec la formule :

Sfeuille med = c x longueur x largeur Eq. 2

Avec *c* = 0.77, coefficient de forme estimé par une relation allométrique établie entre le produit de la longueur et la largeur du limbe de 40 feuilles et leur surface réelle mesurée avec un planimètre. Elle concorde avec de précédentes estimations pour cette variété (Dambreville, Normand, et Lauri 2013).

La surface foliaire d'une l'UC (Sfeuille Uc) a été estimée à partir de son nombre de feuilles (nfeuilles) et de la surface de sa feuille médiane, sachant que les deux feuilles les plus distales de chaque UC sont plus petites que les autres Normand et Lauri (2018). Sur cette base, la formule utilisée est :

Sfeuille UC = (nfeuilles - 2) x Sfeuille med + 0.52 x S feuille med + 0.38 x S feuille med
Sfeuille UC = (nfeuilles - 1.1) x Sfeuille med Eq. 3

B.5 Expérimentation "Dynamique annuelle de la chute des feuilles"

L'expérimentation "Dynamique annuelle de la chute des feuilles" a été conduite entre le 1er janvier 2021 et le 31 janvier 2022 dans la "parcelle manguiers âgés". L'objectif de cette expérimentation était de caractériser à l'échelle des UCs les effets de facteurs endogènes (âge, position, longueur), temporels et de l'environnement lumineux sur la dynamique de chute des feuilles. Les résultats issus de cette expérimentation sont présentés dans le **chapitre III** de la **partie III.**

Chez le manguier, la croissance rythmique par flushs végétatifs successifs en position terminale donne lieu à une succession d'UCs le long des branches. Le rang d'une UC sur l'axe par rapport à l'UC terminale a donc été utilisé comme une approximation de son **âge** et de celui de ses feuilles (Figure 32). En janvier 2021, 240 UCs ont été échantillonnés sur cinq arbres du verger, répartis sur 3 modalités de rang le long des branches : rang 1, rang 2 et rang 4 (80 UCs par rang). La longueur et la position (apicale ou latérale par rapport à l'UC précédente) des UCs échantillonnées ont été relevés. Selon la même méthodologie que celle utilisée dans la **partie II B. 3**, l'environnement lumineux moyen journalier (*TrPPFD*) de chaque UC échantillonnée a été simulé à l'aide d'une photo hémisphérique le 15 de chaque mois.

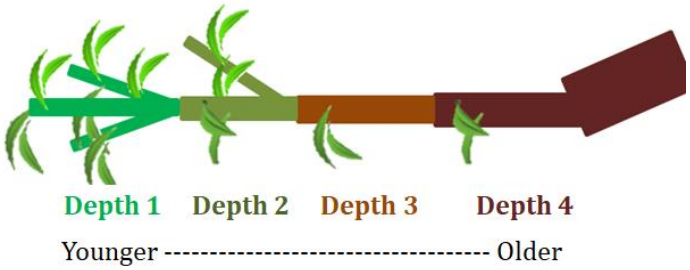


Figure 32. Schéma des rangs ("Depth") successifs des UCs le long d'un axe. ©E.Carrié.

Au début de l'expérimentation en janvier 2021, l'**état initial** des UCs a été caractérisé par :

- Le nombre de nœuds des UCs. C'est la somme des feuilles encore présentes sur l'UC et des cicatrices en écusson qui résultent de la chute d'une feuille. Le nombre de nœuds représente donc le nombre de feuilles initiales de l'UC.
- Le nombre de feuilles restantes sur l'UC.
- Un **suivi mensuel** a ensuite été réalisé de février 2020 à janvier 2021 pour relever sur chaque UC le nombre de feuilles restantes et si elle était vivante (occurrence de la mortalité). L'occurrence du débourrement végétatif à l'extrémité distale de l'axe portant l'UC a également été notée.

Plusieurs analyses statistiques ont été réalisées dans ce travail. Une première analyse a été réalisée avec les données collectées en janvier 2021 afin d'évaluer les effets du rang, de la position et de la longueur des UCs sur le nombre de nœuds, le nombre de feuilles restantes et la probabilité initiale de chute des feuilles depuis l'apparition des UCs (*P_ilf*). *P_ilf* a été définie comme le rapport entre le nombre de feuilles manquantes et le nombre de nœuds pour chaque.

Ensuite pour les données récoltées entre février 2021 et janvier 2022, l'effet du mois a été analysé sur la probabilité mensuelle de la chute des feuilles afin d'évaluer si cette dernière fluctue au cours de l'année. La **probabilité mensuelle de la chute des feuilles** (*P_mlf)* a été définie comme étant :

$P_mlf = \Delta\text{Feuilles}_{n\text{-}1\sim n} / \text{Nb nœuds}$

Avec $\Delta\text{Feuilles}_{n\text{-}1\sim n}$ le nombre de feuilles qui chute entre le mois précédent et le mois considéré, et Nb noeuds le nombre de nœuds de l'UC (= nombre de feuilles initial de l'UC). Cette analyse a mis en évidence la variabilité significative de *P_mlf* au cours de l'année. Trois périodes au cours desquelles *P_mlf* varie de façon non significative ont été définies (voir chapitre XX).

L'effet des facteurs architecturaux (mois, rang, longueur, position) et environnemental (lumière) a ensuite été analysé sur deux processus à l'échelle de l'UC au cours de chacune des périodes définies précédemment :

- La **probabilité mensuelle d'occurrence de la chute des feuilles** (*P_mlfo*), une variable binaire (0/1) qui indique si l'UC a perdu ou pas au moins une feuille depuis le mois précédent.
- La **probabilité mensuelle de l'intensité de la chute des feuilles** (*P_mlfi*), calculée uniquement pour les UCs ayant perdu au moins une feuille, et définie comme :

$P_mlfi = \Delta\text{Feuilles}_{n\text{-}1\sim n} / \text{Nb nœuds}$

Avec $\Delta\text{Feuilles}_{n\text{-}1\sim n}$ le nombre de feuilles qui tombe entre deux mois successifs et Nb noeuds le nombre de nœuds de l'UC.

Partie III. Résultats

Chapitre I. Caractérisation et modélisation de l'environnement lumineux dans la couronne du manguier

Ce premier chapitre présente les résultats sur la variabilité de la qualité et de la quantité de la lumière dans une couronne de manguier et sur les relations fonctionnelles entre ces deux caractéristiques, établis en considérant un gradient de profondeur dans la couronne et deux facteurs environnementaux, la condition de ciel et l'élévation du soleil. Ces résultats sont issus de l'expérimentation "Variabilité de la quantité et de la qualité de la lumière dans la couronne du manguier" présentée dans la **partie II. B** du mémoire. Ce chapitre est présenté sous la forme d'un article scientifique soumis à la revue Frontiers in Ecology and Evolution et qui est actuellement en cours de reviewing.

Modeling functional relationships between morphogenetically active radiation and photosynthetic photon flux density in mango tree crown.

Emma CARRIÉ[1,2,a], Isabelle GRECHI[1,2], Frédéric BOUDON[3,4], Elzbieta FRAK[5], Didier COMBES[5] and Frédéric NORMAND*[1,2]

[1]CIRAD, UPR HortSys, F-97455 Saint-Pierre, La Réunion, France; [2]HortSys, Univ. Montpellier, CIRAD, Montpellier, France; [3]CIRAD, UMR AGAP Institut, F-34398 Montpellier, France; [4]UMR AGAP Institut, Univ. Montpellier, CIRAD, INRAE, Institut Agro, Montpellier, France; [5]INRAE, UR P3F, F-86600 Lusignan, France

*** Correspondence:**
Corresponding Author
frederic.normand@cirad.fr

Keywords: crown depth, light spectrum, *Mangifera indica*, modeling, red:far red ratio, sky condition, solar elevation

Abstract
Light is a key factor in plant ecophysiological modeling because of its crucial effects on plant growth and development. However, solar light quantity and quality change with environmental factors such as sky condition and solar elevation. When passing through a tree crown, light is modified by its interaction with the phytoelements, leaves and axes. This leads to a variability of light quantity and quality within the crown, with consequences on light-related processes such as photosynthesis and photomorphogenesis. We evaluated the effects of positional (depth within the crown) and environmental (sky condition, solar elevation) factors on light quantity and quality within the crown of the tropical evergreen mango tree. Functional relationships were modeled between morphogenetically active radiation variables that describe light quality (narrowband red (*Rn*), narrowband far-red (*FRn*), the ratio ζ=*Rn:FRn*, and UVA-blue (*UVA-BL*)) and light quantity (photosynthetic photon flux density (*PPFD*) and relative transmitted *PPFD* (*TrPPFD*)). Light quantity and quality varied within the mango tree crown in a wide range similar to that of a forest. This variability was structured by the depth within the crown as well as by sky condition and solar elevation. Linear relationships linked *Rn*, *FRn* and *UVA-BL* to *PPFD*, and non-linear relationships linked ζ to *TrPPFD*. These relationships were strong, accurate and unbiased. They were affected by positional and environmental factors. The results suggested that these relationships were shaped by the characteristics of incident solar light and/or by the interactions between light and phytoelements. Two consequences of interest emerged from this research: i) the modeled relationships allow to infer light quality, that is difficult and time-consuming to simulate, from light quantity modeling within a tree crown, and ii) sky condition and solar elevation should be considered to improve light modeling within a tree crown.

1. Introduction

Light is a key factor for plant growth and development, and is therefore of major importance for ecophysiological modeling (DeJong et al., 2011). It is characterized by two dimensions, light quantity, i.e., the quantity of photons per area and time units, that is relevant for photosynthesis, and light quality, i.e., the spectral composition of light, that is relevant for photomorphogenesis and photosynthesis. Modeling ecophysiological and developmental light-related processes in plant models requires an accurate estimation of light quantity and quality

at the level of specific organs (e.g., leaves, buds), which might be difficult in complex architecture like trees. The difficulty arises from two points. First, the quantity and quality of incident solar light may vary with environmental conditions, and light quantity and quality vary within the tree (Durand et al., 2021). Second, light models focus mostly on simulating the quantity of light at the level of plant organs. Simulating light quality is more complex and time-consuming (Henke and Buck Sorlin 2017) since the whole spectral composition of each ray has to be computed with wavelength-specific processes during the interactions with each organ. Consequently, characterizing the effects of factors affecting light quantity and quality from the sun to the organs, and modeling light quality from light quantity would help improving the simulation of light for ecophysiological and developmental plant models.

Solar radiation interacts with tree crown phytoelements, i.e., the leaves and the stems, by wavelength-selective reflection, transmission and absorption of photons. The proportion of light components (direct and diffuse beams from above the canopy, scatterings from within the canopy) is affected by the crown structure (i.e., the geometry and arrangement of the phytoelements) and by the optical properties of the phytoelements (Grant, 1997; Kim, 2010). The optical properties of phytoelements are partly related to their species-specific composition and concentration in pigments, including chlorophyll. In this way, leaves absorb radiation in blue and red wavelengths and reflect or transmit radiation most far-red wavelengths (Casal, 2013), leading to a simultaneous change in the quantity and quality of light at any point within and below a crown or canopy. Light modification mostly occurs in the range of photosynthetically active radiation (*PAR*, 400-700 nm) and of morphogenetically active radiation (*MAR*, 350-800 nm) (Varlet-Grancher et al., 1993; Combes et al., 2000). The simultaneous modification of light quantity and quality can be modeled by functional relationships between variables related to light quality (i.e., the photon flux density integrated into bands specific to the *MAR* variables or the ratio between red and far-red photon flux density (see below)) and variables related to light quantity (the photosynthetic photon flux density (*PPFD*), i.e., the photon flux density integrated into the *PAR* band, or the relative transmitted *PPFD* (*TrPPFD*), i.e., the ratio between *PPFD* within the vegetation and incident *PPFD*). These relationships have been mostly described in temperate forests (Muraoka et al., 2001; Pecot et al., 2005; Leuchner et al., 2007), in a wet tropical forest (Capers et al., 2004), and more rarely in a stand of a single annual species (Escobar-Gutiérrez et al., 2009) or within a single tree crown (Combes and Escobar-Gutiérrez, 2009). The functional relationships can vary with species and crown characteristics, e.g., between deciduous and coniferous stands (Leuchner at al., 2007).

MAR is perceived by different plant photoreceptors, mainly phytochromes and cryptochromes (Casal, 2013). Phytochromes are sensitive to the narrowband red (*Rn*: 655-665 nm) and the narrowband far-red (*FRn*: 725-735 nm) wavelengths. The *Rn:FRn* ratio, denoted ζ, regulates various adaptive responses such as seed germination, stem growth, leaf expansion and branching (Franklin, 2008; Demotes-Mainard et al., 2016). Cryptochromes are sensitive to the *UVA-BL* wavelengths (350–500 nm). *UVA-BL* promotes bud burst, stomatal opening and regulates the time of flowering (Leduc et al., 2014; Bresford and Robson, 2018). Thus, the knowledge of light distribution (i.e., range of values taken by variables that describe light quantity and quality) within a plant or a stand is of great importance when studying or modeling light-related processes such as photosynthesis and photomorphogenesis. Most of the studies that focus on light distribution are related to ecology and describe *PPFD* and *MAR* under deciduous, coniferous and mixed temperate forests, as well as under tropical forests (Chazdon and Fetcher, 1984; Turnbull and Yates, 1993; Capers and Chazdon, 2004; Navràtil et al., 2007; Hertel et al., 2011). Studies measuring light distribution in annual crops (Chelle et al., 2007) or

individual deciduous (Combes et al., 2009) or evergreen (Ladux et al., 2021) tree crowns are rare. Within an evergreen tree crown, the contrasting light environment between the outer and the inner part of the crown is permanent throughout the year, with probable effects on bud burst and architectural development, contrary to deciduous trees where light environment, at the time of bud burst in spring, varies little between the buds which are exposed to direct solar light.

Light within the plant stand or tree crown depends on the characteristics of incident solar light, which is influenced by environmental factors such as solar elevation and atmospheric composition. The quantity of incident light above the canopy follows the solar elevation angle α during the day. Light quality may also vary throughout the day. At low solar elevation ($\alpha < 20°$), the fraction of blue wavelengths is higher than at high solar elevation ($\alpha > 20°$), whereas the opposite is observed for the fraction of red wavelengths (Chiang et al., 2019). Similarly, high variability of ζ values is observed at twilight, compared to stable values during the rest of the day (Kotilainen et al., 2020). The effect of solar elevation can vary with the position within the canopy and the atmospheric composition (Navràtil et al., 2007). Atmosphere with more clouds and/or higher aerosol concentration has a higher proportion of diffuse light because of scatterings. In this way, clouds reduce light quantity compared to clear sky and modify light quality. Under cloudy sky, as compared to clear sky, incident light is depleted in the red and far-red wavelengths and is enriched in the UV and blue wavelengths (Durand et al., 2021). The ratio ζ of the incident light remains constant or slightly increases under cloudy sky (Chiang et al., 2019). However, within the tree canopy, ζ has significantly higher values under cloudy sky compared to clear sky (Leuchner et al., 2007; Hertel et al., 2011; Dengel et al., 2015). Thus, since solar elevation and sky conditions (cloudiness, aerosols) affect the characteristics of incident solar light, they may alter the relationships between light quality and quantity within the plant stand (Capers and Chazdon, 2004; Pecot et al., 2005; Leuchner et al., 2007) and should therefore be considered when modeling these relationships.

Mango tree (*Mangifera indica* L.) is a tropical evergreen tree of economic, nutritional and cultural importance in many countries throughout the tropics. Its crown is roughly spherical and formed by a dense, about 1-m-thick, layer of leafy axes. Leafless scaffolds and branches are in the central part of the crown. To quantify light distribution and model the functional relationships between *MAR* and *PAR* variables within this evergreen fruit tree crown would provide a better understanding of the range and variability of light environment within a complex tree crown. Furthermore, it would improve the simulation of light quantity and quality in the functional-structural plant model V-Mango (Boudon et al., 2020; Vaillant et al., 2021), contributing to improve the modeling of photosynthesis and photomorphogenic processes. We addressed three main questions in this study based on an extensive data set collected in the field. What are the ranges of light quantity and quality within the mango tree crown under different environmental conditions (solar elevation and sky condition)? How can be modeled the functional relationships linking light quality and quantity? How are these relationships affected by environmental conditions and position within the crown?

2. Materials and Methods

2.1 Study site and plant material

The study site is an experimental orchard located at the CIRAD (French Agricultural Research Center for International Development) research station at Saint-Pierre, Reunion Island (21°06’S, 55°32’E, 125 m a.s.l.). The experimental orchard is composed of 153 mango trees

(cultivar ‘Cogshall’ grafted onto ‘Maison Rouge’ rootstock). Trees were planted in 2004 with a spacing of 5 m between trees along the row and 6 m between rows. Row orientation was northeast-southwest (34° from the north). Trees were pruned every two years starting in 2012. Irrigation was applied with a drip system on an evapotranspiration basis (about 5 mm d^{-1} on average) as of flowering, until rainfall was sufficient to maintain soil moisture.

Light measurements were performed during the hot and rainy season, from December 18, 2019, to February 17, 2020, on four mango trees randomly selected in the orchard. The four trees were (mean±s.d.) 4.5±0.4 m high, and their canopy diameter was 5.0±0.3 m along the row and 5.3±0.2 m between rows.

2.2 Experimental design

In order to capture the variability of light quantity and quality within the mango tree crown and the effects of environmental conditions, light was measured on a sample of terminal and non-terminal growth units with different positions within the crown, and under different solar elevations and sky conditions. A growth unit (GU) is a leafy portion of axis stemming from a vegetative bud and whose extension is uninterrupted. In the mango tree, GU extension lasts 8 to 12 days (Dambreville et al., 2013). Twelve GUs were sampled per tree at three different positions (hereafter called ‘depth’) defined according to their depth within the leafy layer of the crown (outer part of the crown, middle leafy part of the crown, inner part of the crown without leaves). For each depth modality, four GUs were sampled at each of four orientation zones (the four zones are defined as the two opposite crown sides of two orientations: on the diameter along the row and on the diameter perpendicular to the row).

The environmental conditions consisted of three solar elevations and two sky conditions. Solar elevation was referred to as the local time of measurement (7:00, 12:00 and 17:00, UTC+4:00). Average solar elevations during the measurement campaign were 22.98° at 7:00, 85.16° at 12:00 and 19.58° at 17:00. Sky conditions (clear and cloudy) were defined according to the average percentage of diffused light in incident light during a measurement series. A series consisted of the 48 light measurements made the same day at a given solar elevation on the 12 GUs of the four trees. Measurement series with an average percentage of diffuse light greater (resp. lower) than 40% were classified as a cloudy (resp. clear) sky condition. The relevance of this sky classification based on the percentage of diffuse light was checked with a second indicator, the clearness index *Kt*. It is a dimensionless number ranging from 0 to 1, with low (resp. high) values under cloudy (resp. clear) sky conditions. Methods to measure and calculate the two indicators are described in Supplementary Material 1. Across our measurement series, the average percentage of diffused light was 21% under clear skies and 63% under cloudy skies, with values ranging from 9%-40% and 45%-77%, respectively. Measurement series were associated with an average $Kt = 0.67$ under clear sky and an average $Kt = 0.30$ under cloudy sky, with values ranging from 0.56-0.81 and 0.17-0.48, respectively. The sky classification of the measurement series therefore appeared to be relevant on the basis of the *Kt* values since *Kt* was > 0.5 (resp. < 0.5) for all series under clear (resp. cloudy) sky conditions (Figure S1 in Supplementary Material).

A total of 31 light measurement series, corresponding to 1488 light spectra, were acquired during the campaign. Series were split into two independent datasets. The first dataset (Dataset 1) consisted of 18 measurement series (three series per solar elevation × sky condition combination) with a total of 864 light spectra. The second dataset (Dataset 2) consisted of the remaining 13 measurement series, with a total of 624 light spectra. Dataset 1 was a balanced

combination of the depth, solar elevation and sky condition factor levels (3 series × 4 trees × 4 GUs × 3 depth × 3 solar elevations × 2 sky conditions) and was used for model calibration. On the contrary, Dataset 2 was unbalanced for solar elevation and sky condition factors (there were four series at 7:00 under clear sky, five series at 12:00 under clear sky, two series at 17:00 under clear sky and two series at 17:00 under cloudy sky) and was used for model validation.

2.3 Light measurement and calculation of PAR and MAR variables

Light spectral irradiance (µW cm^{-2} nm^{-1}) was measured with a JAZ spectrometer (Ocean Insight, USA), with wavelength ranging from 200 to 1100 nm and a spectral resolution of 1 nm. The spectrometer was connected to an optical fiber and a cosine corrector (i.e., optical diffuser) to collect signal with a 180° field of view. Spectrometer was adapted to solar light and to dark using calibration files before measurements. After calibration, the sensor was placed above the apical end of the sampled GUs and maintained horizontally during the measurement thanks to a gimbal stabilizer. At the same time, the incident *PPFD* (µmol m^{-2} s^{-1}) received horizontally above the canopy was measured in an open field at about 100 m from the experimental orchard using a PQS1 PAR quantum sensor (Kipp & Zonen, the Netherlands) connected to a CR1000 X (Campbell, USA) data logger. The output signal of the PQS1 PAR quantum sensor was measured at 5-s intervals and averaged every 30 s. Incident light measured with PQS1 PAR quantum was adjusted to incident light measured with spectrometer using a linear equation establish with series of measurement in the open field.

Based on the spectral irradiance measured in energy (µW cm^{-2} nm^{-1}) with the JAZ spectrometer, irradiance in photon flux density (µmol m^{-2} s^{-1}) was calculated for each wavelength using series of conversions and considering the geographical location of the site and the integration time recorded in JAZ files, according to the manufacturer's instructions described in Supplementary Material 2. Then, *PPFD*, *UVA-BL*, *Rn* and *FRn* variables (µmol m^{-2} s^{-1}) were calculated by integrating the photon flux density in the PAR band (400-700 nm; *PPFD*), UVA-blue band (350-500 nm; *UVA-BL*), narrowband red (655-665 nm; *Rn*) and narrowband far-red (725-735 nm; *FRn*). The variable ζ (dimensionless) was calculated as the ratio between *Rn* and *FRn*. Relative transmitted *PPFD* (*TrPPFD*) was calculated as the ratio between the *PPFD* measured with the spectrometer in the mango tree crown and the incident *PPFD* measured at the same time with the PQS1 PAR quantum sensor.

2.4 Data analysis

2.4.1. Light variability in the mango tree crown in response to positional and environmental factors

Three-way analyses of variance (ANOVAs) were used to test the effects of the positional (depth within the crown) and environmental (sky condition and solar elevation) factors and their second- and third-order interactions on the six light variables (*PPFD*, *TrPPFD*, *UVA-BL*, *Rn*, *FRn* and *ζ*). Light variables were log-transformed prior to analysis to conform to normality, except *ζ* for which a square-root-transformation was applied. Analyses were performed on Dataset 1.

2.4.2 Functional relationships between MAR and PAR variables

2.4.2.1 Calibration and validation of the functional relationships

UVA-BL, *Rn* and *FRn* were related to *PPFD* with linear models (Eq. 1).

$$y = a + b\,PPFD \quad \text{(Eq. 1)}$$

where y represents *UVA-BL*, *Rn* or *FRn*, a (µmol m^{-2} s^{-1}) is the y-intercept, and b (dimensionless) is the slope. The y-intercept a was set at 0 for *Rn* since the wavelength range of this variable is totally included in the *PAR* band; consequently, $y = 0$ when $PPFD = 0$. On the contrary, the wavelength range of *UVA-BL* and *FRn* is partially or completely, respectively, outside the *PAR* band. In such a case, y might be > 0 when $PPFD = 0$ due to the contribution of broadband irradiance. Therefore, the y-intercept a was not set at 0 for *UVA-BL* and *FRn*.

The relationship between ζ and *TrPPFD* was non-linear and modeled using the Schnute equation (Schnute, 1981) (Eq. 2).

$$\zeta = \left[c^b + (d^b - c^b)\frac{1-e^{-a(TrPPFD-x1)}}{1-e^{-a(x2-x1)}}\right]^{1/b} \quad \text{(Eq. 2)}$$

where parameters a and b define the shape of the curve, x_1 and x_2 are the first and last values of the *TrPPFD* domain for which the model was fitted, and parameters c and d are the values of ζ at x_1 and x_2, respectively. All parameters are dimensionless. On the basis of the range of *TrPPFD* measurements (see results), the lower and upper bounds for *TrPPFD*, x_1 and x_2, were set to 0 and 1, respectively. When $TrPPFD = x_1 = 0$, $Rn = 0$ and $FRn > 0$ then $\zeta = 0$. The parameter c was therefore set to 0. Consequently, the Schnute equation was simplified as follows:

$$\zeta = d\left[\frac{1-e^{-a\,TrPPFD}}{1-e^{-a}}\right]^{1/b} \quad \text{(Eq. 3)}$$

The functional relationships were calibrated globally, i.e., independently of the positional and environmental factors, on Dataset 1 using the least-squares method.

Model goodness-of-fit was assessed on the calibration data (Dataset 1) with calculation of model bias (systematic errors) and accuracy (random errors). A common bias measurement is the average error *ME* (Eq. 4; Walther and Moore, 2005). It indicates if the model, on average, overestimates (*ME* > 0) or underestimates (*ME* < 0) the data. The expected value is 0. A scaled statistic was used to assess model accuracy in terms of the percentage relative root mean square error with mean normalization (*RRMSE)* (Eq. 5). Model accuracy is considered excellent when *RRMSE* < 10%, good if 10% < *RRMSE* < 20%, fair if 20% < *RRMSE* < 30%, and poor if *RRMSE* > 30% (Despotovic et al., 2016).

$$ME = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(\hat{y}_i - y_i) \quad \text{(Eq. 4)}$$

$$RRMSE = \frac{100}{\bar{y}}\sqrt{\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(\hat{y}_i - y_i)^2} \quad \text{(Eq. 5)}$$

where y_i is the i^{th} observed value, $\hat{y}_i$ is the corresponding value estimated by the model, $\bar{y}$ is the mean of observed values, and n is the number of observed data.

The models were also evaluated by assessing their predictive quality on independent data (Dataset 2). Values predicted with the model were compared to observed values using the previous statistics (*ME* and *RRMSE*) and a plot analysis. The regression line between predicted and observed values was computed. The expected values for the slope, the y-intercept and the coefficient of determination of the regression are 1, 0 and 1, respectively. It was then checked

if 1 and 0 were included in the 95% confidence interval of the slope and y-intercept, respectively.

2.4.2.2 Effect of positional and environmental factors on the functional relationships

The effects of positional (depth within the crown) and environmental (sky condition and solar elevation) factors on the linear relationships linking *UVA-BL*, *Rn* and *FRn* to *PPFD* (Eq. 1) were tested using analyses of covariance (ANCOVAs), with the studied *MAR* variable as the response variable, *PPFD* as the independent variable, and the tested factor as the covariable. The interaction between *PPFD* and the factor was tested first. A significant interaction indicated an effect of the factor on the slope, and no conclusion could be drawn on the effect of the factor on the y-intercept in this case. If the interaction was not significant, then the analysis of covariance was performed without interaction to test for the effect of the factor on the y-intercept. When a significant effect of a factor with more than two levels was detected on the slope (or y-intercept) of the relationship, pairwise comparisons were performed with Bonferroni P-value adjustment for multiple comparisons in order to identify groups of homogeneous slopes (or y-intercepts).

The effects of positional and environmental factors on the non-linear relationship between ζ and *TrPPFD*, modeled with the simplified Schnute equation (Eq. 3), were analyzed using the likelihood ratio methodology described in Kimura (1980). Kimura's likelihood ratio test (LRT) provides a general method for the statistical comparison of non-linear curves fitted to data, under the assumption of independent and normally distributed errors. In our case, considering a factor with I levels, each following the Schnute equation with parameters $(a_i, b_i, d_i), i \in \{1, \dots, I\}$, a base model ($\Omega$) was specified as follows: $\zeta_{i,j} = f_S\left(TrPPFD_{i,j}, a_i, b_i, d_i\right)$, where f_S referred to the Schnute equation and j is the j^{th} observation in the i^{th} factor level. Assuming that all curves were coincident, i.e., the parameters (a_i, b_i, d_i) were not significantly different for the I factor levels, a coincident model (ω) was specified by adding the following set of $r = 3(I-1)$ equality constraints on parameters of base model Ω:

$$\begin{cases} a_i = a_k \\ b_i = b_k \\ d_i = d_k \end{cases}, \forall i \in \{1, \cdots, I\}, \forall k \in \{1, \cdots, I\} \cap k \neq i.$$

Testing the hypothesis that the factor had no effect on the relationship between ζ and *TrPPFD* was thus equivalent to testing the hypothesis that all curves were coincident. The test is based on the LRT statistic, which approximately follows a χ^2 distribution:

$$LRT = -N\ log\left(\frac{RSS_\Omega}{RSS_\omega}\right) \sim \chi^2_{df} \qquad \text{(Eq. 6)}$$

where df is the number of degrees of freedom (equal to the number r of linear constraints), N is the total number of observations (all levels combined), RSS_Ω is the total residual sum of squares derived from fitting the base model Ω (curves were fitted separately for each factor level and their residual sums of squares were summed), and RSS_ω is the residual sum of squares derived from fitting the coincident model ω with the hypothesized constraints. When a significant effect of a factor with more than two levels was detected, the same LRT approach was used to perform pairwise comparisons with Bonferroni P-value adjustment for multiple comparisons in order to identify which pair(s) of curves significantly differed.

Covariance and LRT analyses described above were performed on Dataset 1 in two steps. First, the analyses were performed separately for each factor. All data were used when testing the effects of sky condition and solar elevation. However, only the data subset corresponding to the highest solar elevation (local time = 12:00) was used when testing the effect of depth within the crown in order to have direct, vertical and unmodified light beams reaching the tree crown, and without light beams passing through the crown of the adjacent tree crowns at lower solar elevation. Second, the effect of solar elevation was separately tested under clear and cloudy sky conditions because it was assumed that the effect of solar elevation on the functional relationships was more likely under the clear than the cloudy sky condition. Indeed, directional distribution of light beams is anisotropic under the clear sky condition and isotropic under the cloudy sky condition. Light beams are therefore more homogeneous between the different solar elevations under cloudy than clear sky.

Statistical analyses were performed with R software, version 4.1.2 (R Core Team, 2021). Pairwise comparisons of estimated slopes and y-intercepts were performed with the *emtrends()* and *emmeans()* functions, respectively, of the *emmeans* package (Lenth, 2022). The Schnute non-linear equation was fitted with the *nxlb()* function in the *nlmrt* package (John, 2016). Because of the large sample size and to highlight the main factors affecting light variables and functional relationships, the significance level in statistical tests was set at $P = 0.01$.

3. Results

3.1 Light variability in the mango tree crown in response to positional and environmental factors

During the measurement series (Dataset 1), incident *PPFD* ranged from 119 to 2383 µmol m^{-2} s^{-1}, with an average (± standard error, s.e.) value of 934 (± 17) µmol m^{-2} s^{-1}. *PPFD* measured within the mango tree crown ranged from 1 to 2221 µmol m^{-2} s^{-1}, with an average value of 136 (± 10) µmol.m^{-2}.s^{-1}. *TrPPFD* ranged from 0.001 to 0.94, with an average value of 0.107 (± 0.005). *UVA-BL* ranged from 0.2 to 767.5 µmol m^{-2} s^{-1}, with an average value of 47.8 (± 3.7) µmol m^{-2} s^{-1}. *Rn* ranged from 0.01 to 77.6 µmol m^{-2} $s^{-1}$with an average value of 4.66 (± 0.36) µmol m^{-2} s^{-1}. *FRn* ranged from 0.10 to 73.0 µmol m^{-2} s^{-1} with an average value of 5.02 (± 0.32) µmol m^{-2} s^{-1}. Values of ζ varied from 0.02 to 1.27, with an average value of 0.53 ± 0.01.

Depth within the crown, sky condition and solar elevation significantly affected the *PAR* and *MAR* variables within the mango tree crown (Table 1; Figure 1). The three-way interaction ‘sky condition:solar elevation:depth within the crown’ and the two-way interaction ‘sky condition:depth within the crown’ were not significant for any variable. On the contrary, the depth within the crown had a significant and marked effect on the six studied variables (Table 1).

PPFD, *Rn*, *FRn* and *UVA-BL* displayed a very similar pattern according to the studied factors (Figure 1A,C,D,F). Those variables were markedly affected by depth within the crown and solar elevation (Table 1). As a general rule, average values were higher in the outer part of the tree crown, in particular, at high solar elevation (12:00).

Table 1. *F*- and *P*-values of the three-way ANOVAs testing the effects of sky condition (Sky.), solar elevation (Elev.) and depth within the crown (Depth) on photosynthetic photon flux density (*PPFD*), relative transmitted *PPFD* (*TrPPFD*), narrowband red (*Rn*), narrowband far-red (*FRn*), *Rn*:*FRn* ratio (*ζ*), and UVA-blue (*UVA-BL*) measured within four mango tree crowns. Variables were log-transformed prior to analysis, except ζ for which a square-root transformation was applied. *P*-values in bold are significant at $P < 0.01$.

		PPFD		*TrPPFD*		*Rn*		*FRn*		*ζ*		*UVA-BL*	
Factors	*df*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*
Sky.	1	6.3	0.012	38.7	**<0.001**	0.5	0.462	136.8	**<0.001**	134.6	**<0.001**	13.9	**<0.001**
Elev.	2	105.4	**<0.001**	6.2	**0.002**	95.6	**<0.001**	276.0	**<0.001**	0.6	0.543	94.2	**<0.001**
Depth	2	157.5	**<0.001**	166.1	**<0.001**	136.3	**<0.001**	151.7	**<0.001**	103.0	**<0.001**	173.5	**<0.001**
Sky. : Elev.	2	15.7	**<0.001**	2.1	0.121	14.8	**<0.001**	67.6	**<0.001**	3.6	0.026	14.9	**<0.001**
Sky. : Depth	2	0.4	0.665	0.4	0.640	0.4	0.683	2.1	0.125	0.6	0.547	0.4	0.656
Elev. : Depth	4	3.5	**0.008**	3.7	**0.006**	4.0	**0.003**	4.8	**<0.001**	2.0	0.090	2.8	0.025
Sky. : Elev. : Depth	4	1.4	0.223	1.5	0.207	1.8	0.117	1.7	0.140	1.3	0.266	1.1	0.337
Residuals	846												

Two interactions were significant for these variables. The first one, 'sky condition:solar elevation', expressed the fact that average values for each solar elevation were less variable under cloudy sky than under clear sky where the average value at high solar elevation (12:00) was much higher than those at low solar elevation (7:00 and 17:00). The second interaction, 'solar elevation:depth within the crown' (which, however, was barely significant for *UVA-BL*; Table 1), expressed the fact that average values varied more with solar elevation in the outer part of the crown than within the crown (middle and inner parts). In particular, average values were higher at high solar elevation (12:00).

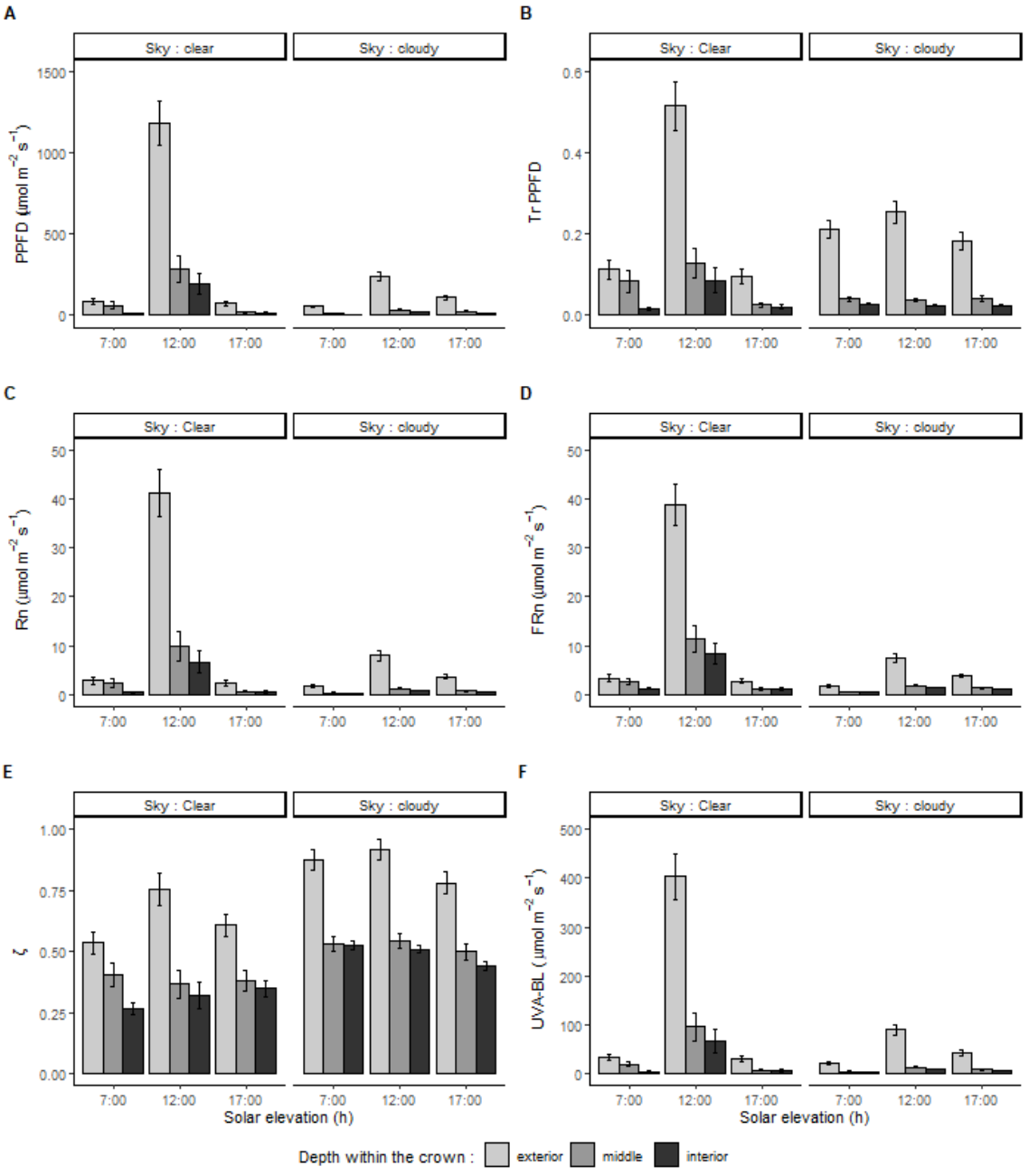


Figure 1. Photosynthetic photon flux density (*PPFD*; A), relative transmitted *PPFD* (*TrPPFD*; B), narrowband red (*Rn*; C), narrowband far-red (*FRn*; D), *Rn*:*FRn* ratio (ζ; E), and UVA-blue (*UVA-BL*; F) measured within four mango tree crowns according to sky condition (clear or cloudy), solar elevation (referred to as local time: 7:00, 12:00, 17:00) and depth within the crown (outer, middle and inner parts). Bars and segments represent means and standard errors (n = 48) of observed data, respectively.

TrPPFD was markedly affected by depth within the crown (*TrPPFD* was on average higher in the outer part of the tree crown), by sky condition (*TrPPFD* was on average higher under clear sky), and by solar elevation (*TrPPFD* was on average higher at high solar elevation). The 'solar elevation:depth within the crown' interaction was significant. Overall, *PPFD, Rn, FRn, UVA-BL* and *TrPPFD* varied more with solar elevation in the outer part of the crown (with the higher values at 12:00) and under clear sky than under cloudy sky. The variable ζ was affected by sky condition (ζ was on average higher under cloudy sky) and by depth within the crown (ζ was on average higher at the outer part of the crown). Solar elevation had no significant effect on ζ, and no interaction was significant.

3.2 Functional relationships between MAR and PAR variables

3.2.1 Calibration and validation of the functional relationships

Fits of the linear models linking *MAR* variables *UVA-BL*, *Rn* and *FRn* to *PPFD* on the calibration Dataset 1 were highly significant ($r^2 > 0.99$; $P < 0.001$), with little variability around the fit (Table 2; Figure S2 in Supplementary Material). Goodness-of-fit indicators showed that the models were not biased (*ME* null or close to 0) and had an excellent (*Rn*) to good (*FRn* and *UVA-BL*) accuracy (*RRMSE* < 20%).

The fit of the non-linear Schnute equation linking ζ to *TrPPFD* on the calibration Dataset 1 was highly significant ($r^2 = 0.92$; $P < 0.001$, Figure 2). Goodness-of-fit indicators showed that the model was not biased (*ME* = 0.002) and had a good accuracy (*RRMSE* = 17.9%).

Table 2. Parameter estimates (standard error, s.e.) of the linear models ($y = a + b\ PPFD$; Eq. 1) linking photosynthetic photon flux density (*PPFD*) in mango tree crowns, and statistics of model calibration and goodness-of-fit (*P*, r^2*: P*-value and coefficient of determination of the regression line between *PPFD and MAR* variables; *ME*: mean error; *RRMSE* : percentage relative root mean square error).

MAR variable	*a*		*b*		*P*	r^2	*ME*	*RRMSE*
	Estimate	(s.e.)	Estimate	(s.e.)				
Rn	0	-	0.035	(2.77e-05)	**<0.001**	0.998	0.12	7.3
FRn	0.73	(0.034)	0.032	(8.02e-05)	**<0.001**	0.999	0	18.5
UVA-BL	1.84	(0.211)	0.338	(5.06e-04)	**<0.001**	0.995	0	12.3

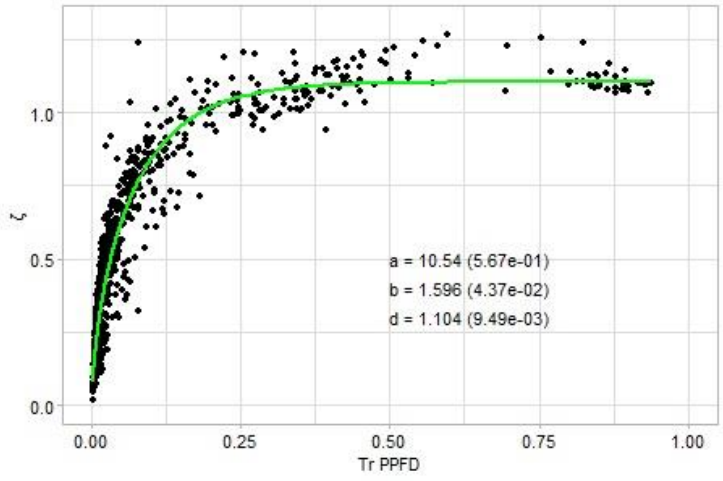


Figure 2. Non-linear functional relationship linking the *MAR* variable ζ (*Rn*:*FRn* ratio) to the relative transmitted photosynthetic photon flux density (*TrPPFD*) to in mango tree crowns. Points are observed data and the green line represents the simplified Schnute equation, $\zeta = d\left[\frac{1-e^{-a\,TrPPFD}}{1-e^{-a}}\right]^{1/b}$ (Eq. 3), fitted to data, with the estimates (± standard error, s.e.) of model parameters indicated on the graph.

The validation of the functional relationships linking *MAR* variables to *PPFD* and *ζ* to *TrPPFD* on the independent Dataset 2 revealed the quality and the relevance of these relationships (Table 3; Figure S2, Figure S3 in Supplementary material). Bias (*ME*) was close to 0 and very small with respect to the range of values of the four variables. The accuracy (*RRMSE*) was excellent for *Rn* and *UVA-BL*, good for *FRn*, and fair for *ζ*. The linear relationships between predicted and observed data were very close to what was expected (i.e., 1 for r^2 and slopes, and 0 for y-intercepts) for *Rn*, *FRn* and *UVA-BL*, and close to what was expected for *ζ* (Table 3). The lowest quality of the functional relationship for *ζ* (with respect to the other variables) was related to the higher, but not biased, variability of observed *ζ* around the predicted values (Figure 2), suggesting that the simplified Schnute non-linear equation with *TrPPFD* as predictor was appropriate, but that factor(s) other than *TrPPFD* contributed to *ζ* variability.

Table 3. Statistics of model validation performed on the independent Dataset 2 for the linear models (Eq. 1) predicting narrowband red (*Rn*), narrowband far-red (*FRn*) and UVA-blue (*UVA-BL*) as a function of the photosynthetic photon flux density (*PPFD*), and for the simplified Schnute non-linear equation (Eq. 3) predicting the *Rn*:*FRn* ratio (*ζ*) as a function of the relative transmitted *PPFD* (*TrPPFD)* in mango tree crowns (*Slope*, *y-intercept*, r^2*:* slope, y-intercept and coefficient of determination of the regression line between predicted and observed values; 95% CI:95% confidence interval around the slope and y-intercept estimates; *ME:* mean error*; RRMSE:* percentage relative root mean square error).

MAR variable		*y-intercept*		*Slope*		r^2	*ME*	*RRMSE*
		Estimate	[95% CI]	Estimate	[95% CI]			
Rn	(Eq. 1)	0.134	[0.108; 0.160]	0.999	[0.998; 1.001]	1	0.129	4.9
FRn	(Eq. 1)	-0.500	[-0.602; -0.397]	1.030	[1.024; 1.036]	0.99	-0.280	17.8
UVA-BL	(Eq. 1)	0.636	[0.150; 1.121]	0.996	[0.994; 0.999]	1	0.383	8.4
ζ	(Eq. 3)	0.084	[0.073; 0.094]	0.888	[0.870; 0.906]	0.94	0.032	21.2

3.2.2 Effects of positional and environmental factors on the functional relationships

3.2.2.1 Linear functional relationships linking Rn, FRn and UVA-BL to PPFD

Sky condition, solar elevation and depth within the crown had a significant effect on the slope of the linear functional relationships linking *Rn* and *UVA-BL* to *PPFD* ($P < 0.001$; Table 4). Only sky condition affected the slope of the relationship linking *FRn* to *PPFD*, and solar elevation and depth within the crown affected the y-intercept of the relationship (Table 4).

The slope of the linear relationship linking *MAR to PPFD* variables was higher under clear sky than under cloudy sky for *Rn* and *FRn*, indicating that the flux of *Rn* and *FRn* photons increased more rapidly with *PPFD* under clear sky. On the contrary, the slope of the relationship was higher under cloudy sky for *UVA-BL*. Similarly, solar elevation and depth within the crown had opposite effects on the slope of the relationships linking *Rn* to *PPFD* and *UVA-BL* to *PPFD*. Thus, photon flux for red and blue wavelengths in the *PPFD* appeared to vary antagonistically. With respect to solar elevation, the slope was the highest at low solar elevation in the morning (7:00) for *Rn*, whereas, at that time, it was the lowest for *UVA-BL*. For *Rn* and *UVA-BL*, slopes were similar at high solar elevation (12:00) and at low solar elevation in the afternoon (17:00). Interestingly, the slopes were significantly different for the low solar elevation in the morning (7:00) and in the afternoon (17:00), suggesting that the slope was affected by factors other than solar elevation, differing between early morning and late afternoon. With respect to depth within the crown, the slope was higher in the middle leafy part of the crown than in the outer and inner parts for *Rn*, whereas the lowest slope was recorded in the middle leafy part for *UVA-BL*. This indicated that the flux of *Rn* or *UVA-BL* photons increased differently with *PPFD* in

the middle leafy part of the crown, on the one hand, and in the outer and inner parts of the crown, on the other.

Table 4. Slope estimates and *F*- and *P*-values of the analyses of covariance testing the effects of sky condition, solar elevation and depth within the crown on the slope of the linear functional relationships linking narrowband red (*Rn*), narrowband far-red (*FRn*), and UVA-blue (*UVA-BL*) to photosynthetic photon flux density (*PPFD*) in mango tree crowns. For each variable and factor, slopes with the same Greek letter are not significantly different at $P = 0.01$ (pairwise comparisons with Bonferroni *P*-value adjustment). *P*-values in bold are significant at $P = 0.01$.

Factor	*Level*	*Rn*	*FRn*[(2)]	*UVA BL*
Sky condition	Clear	0.0353 α	0.0315 α	0.337 β
	Cloudy	0.0333 β	0.0288 β	0.373 α
	$F_{1,860}$	239.1	48.0	211.4
	P	< ***0.001***	< ***0.001***	< ***0.001***
Solar elevation	7:00	0.0376 α	0.0313	0.292 β
	12:00	0.0353 β	0.0312	0.339 α
	17:00	0.0347 β	0.0298	0.349 α
	$F_{2,858}$	74.8	2.5	82.3
	P	< **0.001**	0.087	< **0.001**
Depth within the crown[(1)]	Outer	0.0353 β	0.0314	0.337 α
	Middle	0.0357 α	0.0314	0.330 β
	Inner	0.0352 β	0.0315	0.340 α
	$F_{2,282}$	14.6	0.04	16.4
	P	< **0.001**	0.96	< **0.001**

[(1)]: analysis was performed with the data subset corresponding to the high solar elevation (12:00).
[(2)]: when the factor had no significant effect on the slope, its effect was tested on the y–intercept of the linear relationship. Solar elevation: $F_{2,860} = 93.3$; $\boldsymbol{P < 0.001}$; y-intercept = 0.442 β (7:00), 1.36 α (12:00) and 0.520 β (17:00). Depth within the crown: $F_{2,284} = 6.5$; $\boldsymbol{P = 0.002}$; y-intercept = 0.881 β (outer), 1.56 α (middle) and 1.44 αβ (inner).

The y-intercept of the relationship linking *FRn* to *PPFD* was significantly higher at high solar elevation (12:00) than at low solar elevation (7:00 and 17:00). In addition, it was significantly higher in the middle leafy part of the crown, lower in the outer part of the crown, and intermediate in the inner part of the crown (Table 4). Those results indicated that, on average, the flux of *FRn* photons increased with *PPFD* in a similar way, regardless of solar elevation and depth within the crown (since none of these factors affected the slope), but that it was higher at high solar elevation and in the middle leafy part of the crown for any *PPFD*. However, the difference between significantly different y-intercepts (0.92 and 0.68 µmol m^{-2} s^{-1} for solar elevation and depth within the crown, respectively, Table 4) was very small in comparison to the range of *FRn* values (0.10-73 µmol m^{-2} s^{-1}).

The effects of solar elevation on the linear functional relationships linking *MAR* variables to *PPFD* changed with the sky condition (Table 5). Under clear sky, in accordance with previous results (Table 4), the slope was significantly higher for *Rn* and significantly lower for *UVA-BL* at low solar elevation in the morning (7:00) than at high solar elevation (12:00) and at low solar elevation in the afternoon (17:00). Under cloudy sky, the way solar elevation affected slopes of the relationships linking *Rn* and *UVA-BL* to *PPFD* was reversed from the clear sky condition: the slope was significantly lower for *Rn* and significantly higher for *UVA-BL* at low solar elevation in the morning than at high solar elevation and low solar elevation in the afternoon. The absolute difference between the highest and lowest slope values for *Rn* or *UVA-BL* was approximately two to three times greater under clear sky than under cloudy sky. This probably explained why the results of the global solar elevation analysis (Table 4) were similar to those obtained under clear sky (Table 5).

Table 5. Slope estimates and *F*- and *P*-values of the analyses of covariance testing the effect of solar elevation under clear or cloudy sky condition on the slope of the linear functional relationships linking narrowband red (*Rn*), narrowband far-red (*FRn*), and UVA-blue (*UVA-BL*) to photosynthetic photon flux density (*PPFD*) in mango tree crowns. For each sky condition and variable, slopes with the same Greek letter are not significantly different at $P = 0.01$ (pairwise comparisons with Bonferroni *P*-value adjustment). *P*-values in bold are significant at $P = 0.01$.

Sky condition	*Solar elevation*	*Rn*	*FRn*[(1)]	*UVA BL*
Clear	7:00	0.0382 α	0.0310	0.282 β
	12:00	0.0353 β	0.0307	0.338 α
	17:00	0.0359 β	0.0300	0.328 α
	$F_{2,426}$	*72.0*	*0.66*	*82.3*
	P	***< 0.001***	*0.515*	***< 0.001***
Cloudy	7:00	0.0323 β	0.0268	0.399 α
	12:00	0.0333 α	0.0279	0.373 β
	17:00	0.0332 α	0.0294	0.375 β
	$F_{2,426}$	*9.3*	*5.3*	*16.1*
	P	***< 0.001***	*0.010*	***< 0.001***

(1): when solar elevation had no significant effect on the slope, its effect was tested on the y-intercept of the linear relationship. Solar elevation under clear sky: $F_{2,428} = 264.2$; $\mathbf{P < 0.001}$; y-intercept = 0.792 β (7:00), 2.51 α (12:00) and 0.516 γ (17:00). Solar elevation under cloudy sky: $F_{2,428} = 81.7$; $\mathbf{P < 0.001}$; y-intercept =0.193 β (7:00), 0.777 α (12:00), 0.693 α (17:00).

In accordance with previous results (Table 4), solar elevation had no (clear sky) or only marginal (cloudy sky) effect on the slope of the relationship linking *FRn to PPFD,* but had a significant effect on its y-intercept. Under clear sky, y-intercepts were higher at 12:00 than at 7:00 and 17:00. Under cloudy sky, the *y*-intercept was significantly lower at 7:00 than at 12:00 and 17:00.

3.2.2.2 Non-linear functional relationship linking ζ to TrPPFD

LRT analyses showed that sky condition, solar elevation and depth within the crown significantly affected the non-linear functional relationship linking ζ to *TrPPFD* with the Schnute equation (Table 6; Figure 3).

With respect to sky condition, ζ was higher under cloudy sky than under clear sky, in particular when $TrPPFD \leq 0.30$ (Figure 3A,B). The ζ difference between the two sky conditions reached up to 0.1 for small *TrPPFD* (0.02).

The functional relationships estimated for the three solar elevations were significantly different from each other (Table 6; Figure 3C,D). In particular, the relationships at low solar elevation in the morning (7:00) and in the afternoon (17:00) were significantly different, suggesting that factor(s) other than solar elevation affected the relationship. When $TrPPFD \leq 0.30$ (except for very small *TrPPFD* values), ζ was lower at low solar elevation in the morning (7:00) and in the afternoon (17:00) than at high solar elevation (12:00). The maximal difference was 0.08 at $TrPPFD = 0.10$, and 0.07 at $TrPPFD = 0.14$ for the 7:00 and 17:00 levels, respectively. When $TrPPFD > 0.30$, ζ became higher at low solar elevation in the morning (7:00) than at high solar elevation (12:00), whereas at low solar elevation in the afternoon (17:00), it remained lower than at high solar elevation (12:00).

Table 6. Results of the LRT analysis testing the effects of sky condition, solar elevation and depth within the crown on the non-linear functional relationship linking ζ (ratio between the narrowband red *Rn* and narrowband far-red *FRn*) to the relative transmitted photosynthetic photon flux density (*TrPPFD*) with the simplified Schnute equation, $\zeta = d\left[\frac{1-e^{-a\,TrPPFD}}{1-e^{-a}}\right]^{1/b}$ (Eq. 3), in mango tree crowns. Values are parameter estimates and residual sums of squares (*RSS*) for the coincident model (ω) and the base models (Ω) estimated for each factor level and outputs of LRT tests comparing the coincident and base models for each factor (*N*: sample size; *LRT*: LRT statistics; *df*: number of degrees of freedom; and *P*: *P*-value). For each factor, relationships for factor levels with the same Greek letter are not significantly different at $P = 0.01$ (pairwise comparisons with Bonferroni *P*-value adjustment). *P*-values in bold are significant at $P = 0.01$.

Factor	Model	Levels		Parameters			*RSS*	*N*	*LRT*	*df*	*P*
				a	*b*	*d*					
Sky condition	ω			10.54	1.596	1.104	7.831	864	169.0	3	**<0.001**
	Ω	Clear	α	9.13	1.502	1.113	4.751				
		Cloudy	β	8.64	1.973	1.121	1.689				
Solar elevation	ω			10.54	1.596	1.104	7.831	864	39.0	6	**<0.001**
	Ω	7:00	α	8.53	1.676	1.140	2.893				
		12:00	β	14.63	1.321	1.100	1.643				
		17:00	γ	10.78	1.712	1.062	2.949				
Depth crown[(1)]	ω			14.63	1.32	1.10	1.643	288	76.7	6	**<0.001**
	Ω	Outer	α	13.54	1.129	1.115	0.432				
		Middle	β	16.37	1.240	1.071	0.439				
		Inner	γ	26.87	1.045	1.021	0.388				

[(1)]: analysis was performed with the data subset corresponding to the high solar elevation (12:00).

The functional relationships estimated for the three depths within the crown at the highest solar elevation (12:00) were also significantly different from each other (Table 6). The relationships estimated for the middle leafy part and for the inner part of the crown varied similarly with respect to the relationship estimated for the outer part of the crown and considered as a reference (Figure 3E,F). Values of ζ for the middle and inner parts of the crown were higher than for the outer part of the crown when $TrPPFD < 0.20$, with a maximum difference of 0.17 between the outer and inner parts, occurring at $TrPPFD = 0.05$. When $TrPPFD > 0.20$, ζ for the middle and inner parts of the crown were lower than for the outer part of the crown. Over the whole *TrPPFD* range, ζ differences with the outer part of the crown were higher for the inner part of the crown than for the middle leafy part of the crown. As a consequence, ζ was higher inside than at the periphery of the mango tree crown for low *TrPPFD*, whereas the reverse ranking of ζ was observed for higher *TrPPFD*, with higher values at the periphery than inside the crown.

The non-linear functional relationship linking ζ to *TrPPFD* was affected differently by solar elevation under clear or cloudy sky (Table 7). Under clear sky, the relationships estimated for each solar elevation were significantly different from each other. Under cloudy sky, the relationships estimated at low solar elevation in the morning (7:00) and at high solar elevation (12:00) were not significantly different, and both differed from the relationship estimated at low solar elevation in the afternoon (17:00). As for the previous result obtained on the complete dataset (Table 6), the relationships estimated at low solar elevation in the morning and in the afternoon were significantly different, independently of the sky condition.

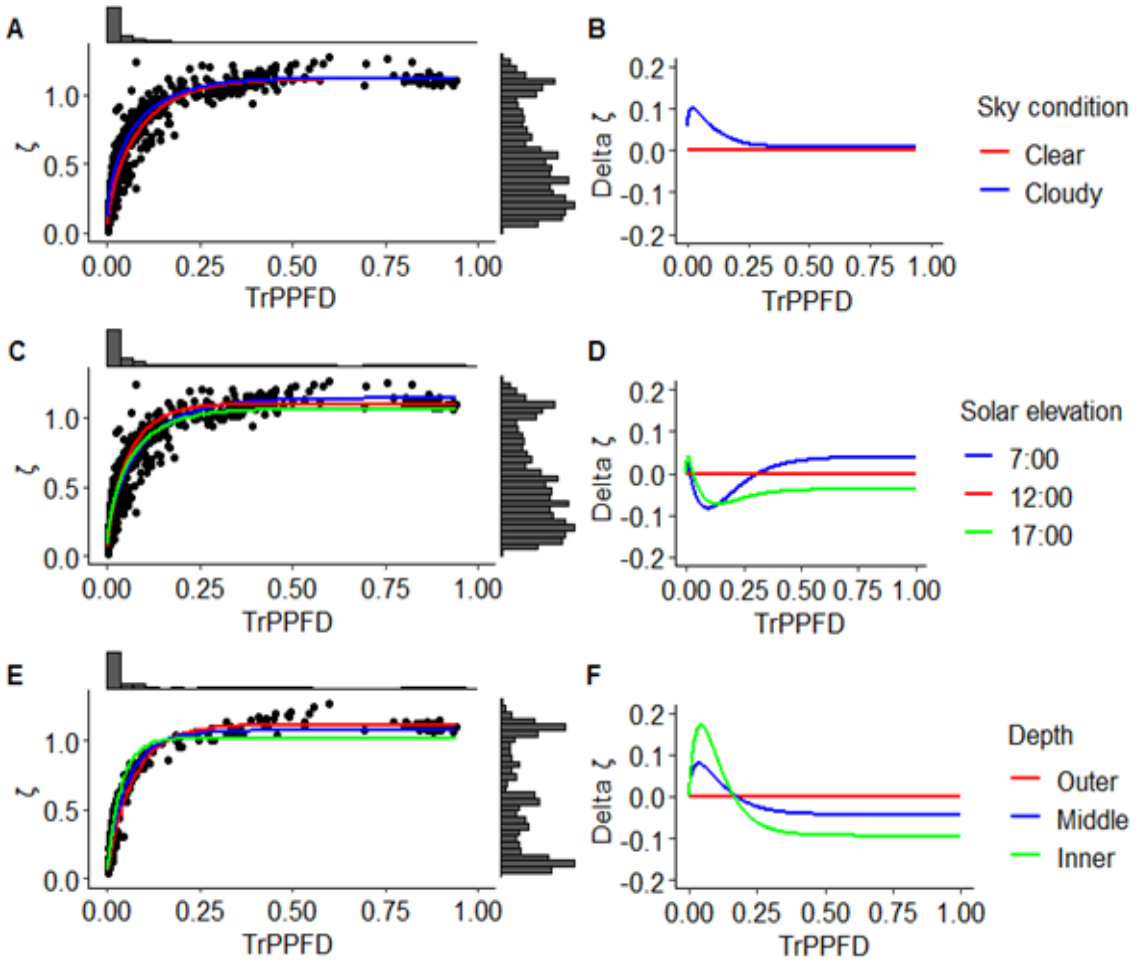


Figure 3. Non-linear functional relationships linking the *MAR* variable ζ (*Rn*:*FRn* ratio) to the relative transmitted photosynthetic photon flux density (*TrPPFD*) in mango tree crowns, according to sky condition (A-B), solar elevation (C-D) and depth within the crown (E-F). Graphs A, C, E: points are observed data, curves represent the simplified Schnute equation, $\zeta = d\left[\frac{1-e^{-a\,TrPPFD}}{1-e^{-a}}\right]^{1/b}$ (Eq. 3), fitted to data for each factor level, and histograms are distributions of ζ and *TrPPFD* variables. Graphs B, D, F: curves represent the difference (delta ζ) between ζ predicted by the model for each factor level and ζ predicted for a reference level as a function of *TrPPFD*. 'Clear', '12:00' and 'Outer' are the reference levels for sky condition, solar elevation and depth within the canopy factors, respectively.

Table 7. Results of the LRT analysis testing the effects of solar elevation under clear or cloudy sky condition on the non-linear functional relationship linking ζ (ratio between the narrowband red *Rn* and narrowband far-red *FRn*) to the relative transmitted photosynthetic photon flux density (*TrPPFD*) with the simplified Schnute equation, $\zeta = d\left[\frac{1-e^{-a\,TrPPFD}}{1-e^{-a}}\right]^{1/b}$ (Eq. 3), in mango tree crowns. Values are parameter estimates and residual sums of squares (*RSS*) for the coincident model (ω) and the base models (Ω) estimated for each factor level and outputs of LRT tests comparing the coincident and base models for each factor (*N*: sample size; *LRT*: LRT statistics; *df*: number of degrees of freedom; and *P*: *P*-value). For each factor, relationships for factor levels with the same Greek letter are not significantly different at $P = 0.01$ (pairwise comparisons with Bonferroni *P*-value adjustment). *P*-values in bold are significant at $P = 0.01$.

Sky condition	Model	Solar elevation		Parameters			*RSS*	*N*	*LRT*	*df*	*P*
				a	*b*	*d*					
Clear	ω			9.13	1.502	1.113	4.751	432	71.3	6	**<0.001**
	Ω	7:00	α	6.20	1.621	1.185	1.483				
		12:00	β	11.10	1.185	1.099	0.280				
		17:00	γ	9.95	1.708	1.089	4.028				
Cloudy	ω			8.64	1.973	1.121	1.689	432	51.6	6	**<0.001**
	Ω	7:00	α	8.54	1.994	1.127	0.496				
		12:00	α	8.03	2.085	1.155	0.333				
		17:00	β	10.03	1.815	1.064	0.670				

4. Discussion

This research investigated the variability of light quantity (*PAR* variables: *PPFD*, *TrPPFD*) and quality (*MAR* variables: *UVA-BL*, *Rn*, *FRn*, ζ = *Rn*:*FRn*), and the relationships between light quality and light quantity within the crown of the evergreen mango tree. We also explored how this variability and the relationships were shaped by the depth within the mango crown and affected by two environmental factors: sky condition and solar elevation. Besides the originality of the approach, the results are useful for studying and modeling light-related processes in plants (photosynthesis, photomorphogenesis).

4.1 Variability of light quantity and quality within the mango tree crown

The experimental design that took account of different depths within the crown, solar elevations and sky conditions made it possible to capture almost the whole range of light conditions with *TrPPFD* varying from 0.001 to 0.94. This range was slightly wider than the one measured in neotropical rainforests (0.01–0.9; Lee, 1987). Similarly, the range of measured ζ values was large (0.02–1.27) and covered almost the whole range of this variable. The lowest ζ values in the mango tree crown were closer to the ones measured in temperate beech and spruce forests (0.02–0.05; Ammer, 2003; Hertel et al., 2011) or wheat stands (0.05; Evers et al., 2007a) than to those measured in neotropical rainforests (0.17; Lee, 1987). These results indicated that because of the evergreen status of the species, the whole range of light quantity and quality can be found at all times within a mango tree crown, with potential negative consequences on photosynthesis and bud burst, and modifications of axis morphology in the most shaded parts of the crown.

The variability of all variables related to light quantity and quality was highly structured by the depth within the crown (Table 1), with a significant decrease of the variables with increasing depth (Figure 1). However, this decrease was not regular, with a larger decrease between the outer and the middle part of the crown than between the middle and the inner part of the crown,

probably in relation to the strong interactions between light and leaves in the dense, leafy middle part of the crown. Light quality and quantity were indeed less modified from the middle to the inner part of the crown where leaves were scarce and scattered and, consequently, where interactions were limited. *FRn* was on average less attenuated that *Rn* and *UVA-BL* between the outer and the inner parts of the crown (79% vs. 84%, respectively). This highlighted the differential absorption of *FRn*, *Rn* and *UVA-BL* by leaves (Holmes and Smith, 1977; Lee, 1987) and explained the decrease of ζ within the crown. These results were similar to data recorded in temperate forests (Hertel et al., 2011) or individual peach trees (Baraldi et al., 1994) despite different depth gradients (radial/horizontal in our experiment and vertical in published studies), suggesting that the same physical processes of interactions between light and phytoelements are involved.

Sky condition had a significant effect on *TrPPFD* (but only marginally on *PPFD*), *UVA-BL*, *FRn*, ζ, but not on *Rn*. Light quantity and quality variables in the mango tree crown were lower under cloudy sky than under clear sky, except ζ, which showed an opposite trend. These results are in agreement with those obtained in various vegetation types and structures (Messier et al., 1989; Pecot et al., 2005; Reinhardt et al., 2010; Hertel et al., 2011: Dengel et al., 2015). Clouds modify both the quantity and quality of incident solar light (Durand et al., 2021). They decrease the overall quantity of light and increase the diffuse fraction of light because of scattering. Solar light is enriched in blue wavelengths and depleted in red and far-red wavelengths under cloudy sky (Durand et al., 2021). Moreover, water vapor more specifically absorbs the 728 nm band corresponding to *FRn*, leading to higher ζ values in incident solar light under cloudy sky (Lee and Downum, 1991). In mango tree crown, the similar variations in average *PPFD*, *Rn*, *FRn* and *UVA-BL* values between clear and cloudy skies (Figure 1) suggested that the decrease in *Rn*, *FRn* and *UVA-BL* under cloudy sky was predominantly explained by the decrease in *PPFD* since these variables were linearly related (see below). In contrast, the higher average ζ values under cloudy sky, irrespective of the depth within the crown (Figure1E), was probably related to the higher ζ value of incident solar light and to the higher proportion of diffuse incident light that can penetrate deeper within the crown (Li and Yang, 2015). The differences were considerable since average ζ values under cloudy sky in the middle and inner parts of the crown were about 0.5, similar to those in the outer part under clear sky in the early morning or late afternoon.

Solar elevation affects incident light quantity and quality by altering the length of solar ray paths in the atmosphere (Holmes and Smith, 1977). The results on light variability within the mango tree crown were consistent with this rule. *PPFD*, *TrPPFD*, *Rn*, *FRn* and *UVA-BL* were significantly affected by solar elevation, with higher average values at high solar elevation (12:00) than at low solar elevation (7:00 and 17:00). This pattern was more contrasted, with larger differences between high and low solar elevations, under clear sky as revealed by the significant interaction between solar elevation and sky condition. Similarly to the effect of sky condition and for the same reason, the effect of solar elevation on *Rn*, *FRn* and *UVA-BL* was probably explained by the effect of solar elevation on *PPFD* (Figure 1). The ratio ζ was not significantly affected by solar elevation within the mango tree crown. Durand et al. (2021) reported that ζ within canopies can be constant or vary with solar elevation according to the sky condition or to the species. The processes underlying this variability of responses have not yet been identified.

4.2 Variability of the relationships linking light quality to light quantity within the mango tree crown

The large variability of the variables describing light quantity and light quality within a mango tree crown made it possible to determine the functional relationships between light quality and light quantity, and, more originally, to investigate how these relationships varied within the crown and with sky condition and solar elevation.

Rn, *FRn* and *UVA-BL* were linearly related to *PPFD*. The relationships were strong, unbiased, with little variability around the trend, and excellently validated with independent data. The estimated slopes were very close to those estimated for the same relationships in a sorghum stand (Escobar-Gutiérrez et al., 2009), despite considerable differences in plant material (e.g., stand architecture, leaf morphology, geometry and optical properties) and measurement protocols (e.g., sensor orientations). This suggests that the relationships for *Rn* and *UVA-BL* mostly reflected the fact that these wavelength bands are completely or almost completely included in the *PAR*. Variation in *PPFD* consequently led to proportional variation in the photon flux of these *MAR* bands. The strong linear relationship between *FRn* and *PPFD* showed that there was also proportionality between *PPFD* and the photon flux of the *FRn* wavelength band close to, but outside the *PAR* range. This probably explained why the goodness-of-fit of the linear relationships was slightly lower for *FRn* in calibration and validation (RRMSE; Tables 2 and 3).

Depth within the crown, sky condition and solar elevation affected the slopes of the relationships for *Rn* and *UVA-BL*, i.e., the proportion of these wavelength bands within *PPFD*. Only the sky condition affected the slope of the relationship for *FRn*, and depth within the crown and solar elevation affected the y-intercept, i.e., generated a constant difference in *FRn* flux within the *PPFD* range. The slopes of the relationships for *UVA-BL* were higher under cloudy sky than under clear sky, whereas the opposite was true for *Rn* and *FRn*. This was probably related to the quality of incident light that is enriched in blue wavelengths and depleted in red and far-red wavelengths under cloudy sky (Durand et al., 2021). The lack of effect of the factors, solar elevation and depth within the crown, on the slope of the relationship between *FRn* and *PPFD* suggested that the effects of these factors were related to the higher absorbance of *Rn* and *UVA-BL* than *FRn* by leaves.

The effects of solar elevation on the slopes of the relationships linking *Rn* and *UVA-BL* to *PPFD* were opposite between *Rn* and *UVA-BL* for a given sky condition, and were also opposite between sky conditions for each wavelength band (Table 5). In the four cases ((*Rn*, *UVA-BL*) x two sky conditions), slopes at high solar elevation and at low solar elevation in the afternoon were similar and differed from the slope at low solar elevation in the morning. This indicated that solar elevation was not the only factor involved in this effect since slopes of the relationships at low elevation differed between morning and afternoon. Two other factors could be involved, but further investigations are required to decipher the effects of solar elevation on these relationships. First, air humidity is generally higher in the morning and could therefore affect the proportion of *Rn* and *UVA-BL* in incident light in comparison to the afternoon. Second, photosynthesis generally occurs in the morning when the vapor pressure deficit is low and stomata are still open, and could lead to differential absorption of *Rn* and *UVA-BL* by leaves (Liu et al., 2021; Gitelson et al., 2021).

Our assumption that the effect of solar elevation on the functional relationships was more likely under the clear than cloudy sky condition was not completely supported by the results since the effect was significant under both sky conditions. However, differences in slope values for *Rn* and *UVA-BL* relationships, and in y-intercept for *FRn* relationships between solar elevations were larger under clear sky than under cloudy sky (Table 5), suggesting that the more isotropic

directional distribution of light beams under cloudy sky mitigated the effect of solar elevation on the relationships between light quality and quantity.

The ratio ζ was non-linearly related to *TrPPFD* in the mango tree crown, as revealed in various types of vegetation (Muroaka et al., 2001; Leuchner et al., 2007; Escobar-Gutiérrez et al., 2009). The relationship was strong, unbiased and satisfactorily validated with independent data. The variability around the trend was, however, larger than that observed in the previous linear relationships. The ratio ζ remained high (1 <) and stable for *TrPPFD* > 0.30, and decreased rapidly for *TrPPFD* < 0.25. The curvature of the relationship between ζ and *TrPPFD* was higher than that observed in a sorghum stand, as supported by the different value of the shape parameter 'a' in the Schnute equation (Eq. 3) used to fit the relationships in these two species, whereas the two other parameters ('b' and 'd' in Eq. 3) were similar (Escobar-Gutiérrez et al., 2009). The variability in the shape of this relationship among various vegetation types (see Muroaka et al., 2001; Leuchner et al., 2007) and the variability of the data around the trend (Figure 2) suggest that the relationship between ζ and *TrPPFD* is mostly shaped by physical interactions between light and phytoelements, and is therefore affected, globally and locally, by factors such as stand/canopy architecture and leaf morphology, geometry and optical properties.

The three factors (depth within the crown, sky condition and solar elevation) affected the non-linear relationship. The most pronounced effects of these factors were observed in low light environments, below a *TrPPFD* value varying between 0.20 and 0.30 depending on the factor (Figure 3). This strengthened the idea that this relationship was shaped by the interactions between light and phytoelements since these interactions led to low *TrPPFD*. In particular, the effect of depth within the crown was opposite of what was expected in low light environments (*TrPPFD* < 0.20) since ζ was higher in the inner part than in the outer part of the canopy. The difference reached 0.17, which was considerable in relation to the low ζ values for low *TrPPFD*. The expected decrease of ζ between the outer and the inner part of the crown was observed for *TrPPFD* > 0.20. An increase of ζ has been similarly observed in the lowest part of vertical profiles of light quality in forest stands (Hertel et al., 2011; Dengel et al., 2015). Hertel et al. (2011) hypothesized the role of unattenuated diffuse light penetrating from the side of the stand. The explanation probably involves diffuse and direct light as well as scattering within the crown, all of which are difficult to measure locally. A modeling approach of the interactions between light and phytoelements would be helpful to decipher the origins of this phenomenon.

The ratio ζ was higher under cloudy sky than under clear sky in low light environments (*TrPPFD* < 0.30), with a difference reaching 0.10. The ratio ζ was similar between sky conditions in medium and high light environments (*TrPPFD* > 0.30). Under cloudy sky, the incident diffuse light could penetrate more evenly within the crown, leading to higher ζ values in low light environments (Leuchner et al., 2007, Hertel et al., 2011; Dengel et al., 2015).

Solar elevation affected the relationship linking ζ to *TrPPFD* (Table 6), with different behaviors for the low solar elevation levels in the morning and in the afternoon with respect to the high solar elevation (Figure 3). The non-linear relationship for low solar elevation in the afternoon was on average always lower than that for high solar elevation. On the contrary, the non-linear relationships for low solar elevation in the morning was on average lower than that for high solar elevation for *TrPPFD* < 0.30, and higher for *TrPPFD* > 0.30. Despite this difference, the largest differences between the two low solar elevation fits and the high solar elevation fit were similar (0.07) and occurred at about the same *TrPPFD* (0.12). At low solar elevation, incident light passed through crowns of neighboring trees in the orchard and the light in the shade was

probably modified (through absorption and scattering) more strongly by crown structure than when it arrived vertically on the crown at 12:00. Thus, for a low *TrPPFD*, ζ was lower at 7:00 and 17:00. In medium and high light environments, ζ in the morning (7:00) was higher than during the rest of the day, probably because of incident light characteristics. This change could be related to the change in humidity content in the atmosphere during the day (Kotilainen et al., 2020). This seems contradictory with the lack of effect of solar elevation on ζ in the mango tree crown (Table 1). This latter result was probably a consequence of a high proportion of data with small *TrPPFD* (see data distribution in Figure 3E). The study of the relationship linking ζ to *TrPPFD* therefore made it possible to highlight the specific effects of solar elevation (as well as sky condition and depth within the crown) for different light environments.

4.3 Applications to modeling and experiments on light-related processes

Coupling the functional relationships linking light quality to light quantity with light interception models into functional-structural plant models was previously done for a generic individual-based model of forage legumes (Louarn and Faverjon, 2018). In this model, ζ was estimated from the computation of *TrPPFD* in order to simulate the interactions between the individuals. Such strategy of light signal simulation can allow rapid, accurate and dynamic simulation of light quality at the level of the organs within a tree crown model like V-Mango for the mango tree (Boudon et al., 2020; Vaillant et al., 2021). This can contribute to improve the performance of models for light-related processes such as photosynthesis and especially photomorphogenesis for which the simulation of *MAR* bands is necessary. A consequence of taking into account the easier simulation of light quality may be a better consideration of its effects on ecophysiological processes (e.g. stomata behavior, Buckley and Mott, 2013; Sun et al., 2014) and on developmental processes like bud burst and branching (Franklin, 2008; Leduc et al., 2014; Demotes-Mainard et al., 2016) in plant modeling. This latter point would lead to a dynamic interplay between bud burst and light, in particular in complex architectures like leafy tree crowns of evergreen species or deciduous species (during the season of vegetative growth), with expected new insights on the 3D plant structure development (Evers et al., 2007b).

Our study highlighted the effects of environmental factors, sky condition and solar elevation, and of the depth within the crown on the quantity and quality of light within a tree crown, and especially on the functional relationships between them. Light interception models take into account implicitly or explicitly the two environmental factors (they determine the incident light) to calculate light quantity at any point of a plant structure (Vos et al., 2009). Light quality can be computed from this light quantity simulation, as suggested above, with the functional relationship corresponding to the conditions (sky condition, solar elevation, depth within the crown) of the simulation in order to have a more accurate estimation, in particular for the estimation of ζ at low *TrPPFD* (Figure 3).

From a practical point of view, the close functional relationships revealed between light quality and light quantity under natural conditions in the orchard do not allow to analyze the respective effects of light quality and quantity on morphogenesis, such as bud burst. This type of investigation would require uncoupling these effects under controlled light conditions, for example with colored filters (Maaike Wubs et al., 2014). These results also provide basic knowledge for improving light environment within the mango tree crown via pruning and tree training, with expected positive impacts on processes promoting mango production, in particular branching (Capelli et al., 2016) and photosynthesis (Urban et al., 2003). Finally, these results can be helpful in designing *in silico* experiments in order to determine where and how (duration, composition, effect) the light signal is perceived by the plant.

5. Conclusion

Light quantity and quality within the crown of the adult evergreen mango tree varied within a wide range similar to that of a forest, with probable consequences on light-related processes. This variability was structured by the radial gradient of depth within the crown, and by sky condition and solar elevation. These three factors also affected the close relationships between light quality and quantity. The functional relationships coupled with light interception models in functional-structural plant models can allow rapid and dynamic simulation of light quantity and quality at the level of the organs within a plant in order to improve the modeling of light-related ecophysiological and developmental processes.

Author contributions

All authors designed the experiment. EC collected the data. EC, IG, and FN analyzed the data. EC wrote the first draft of the manuscript. All authors discussed the results and revised the manuscript.

Funding

This work was carried out as part of the CIRAD DPP COSAQ agronomical research program (activities 2018-2021) funded by the European Community (ERDF fund) and the Conseil Régional de la Réunion. The funding sources had no involvement in study design, in the collection, analysis or interpretation of data, in the writing of the report, or in the decision to submit the article for publication.

Acknowledgments

The authors thank Emmanuel Jouen for the loan of the Jaz spectrometer, and Raymond Nativel for his help in programming the Campbell datalogger and installation of PAR quantum sensors.

References

Ammer, C. (2003). Growth and biomass partitioning of Fagus sylvatica L. and Quercus robur L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation. *Ann. For. Sci*. 60, 163–171. doi: 10.1051/forest:2003009.

Baraldi, R., Rossi, F., Facini, O., Fasolo, F., Rotondi, A., Magli, M., Nerozzi, F. (1994). Light environment, growth and morphogenesis in a peach tree canopy. *Physiol. Plant*. 91, 339–345. doi: 10.1111/j.1399-3054.1994.tb00442.x

Boudon, F., Persello, S., Jestin, A., Briand, A.-S., Grechi, I., Fernique, P., Guédon, Y., Léchaudel, M., Lauri, P.-É., Normand, F. (2020). V-Mango: a functional–structural model of mango tree growth, development and fruit production. *Ann. Bot*. 126, 745–763. doi: 10.1093/aob/mcaa089

Brelsford, C.C., Robson, T.M. (2018). Blue light advances bud burst in branches of three deciduous tree species under short-day conditions. *Trees* 32, 1157–1164. doi: 10.1007/s00468-018-1684-1

Buckley, T.N. and Mott, K.A. (2013), Modelling stomatal conductance. *Plant Cell Environ*, 36, 1691-1699. doi :10.1111/pce.12140

Capelli, M., Lauri, P.É, Normand, F. (2016). Deciphering the costs of reproduction in mango – vegetative growth matters. *Front. Plant Sci.* 7, 1–16. doi: 10.3389/fpls.2016.01531

Capers, R.S., Chazdon, R.L. (2004). Rapid assessment of understory light availability in a wet tropical forest. *Agric. For. Meteorol.* 123, 177–185. doi: 10.1016/j.agrformet.2003.12.009

Casal, J.J. (2013). Canopy light signals and crop yield in sickness and in health. *ISRN Agronomy* 2013, 1–16. doi: 10.1155/2013/650439

Chazdon, R.L., Fetcher, N. (1984). Light environments of tropical forests, in: Medina, E., Mooney, H.A., Vázquez-Yánes, C. (Eds.), Physiological ecology of plants of the wet tropics. Tasks for vegetation Science, *Springer Netherlands* 12, 27–36. doi: 10.1007/978-94-009-7299-5_4

Chelle, M., Evers, J.B., Combes, D., Varlet-Grancher, C., Vos, J., Andrieu, B. (2007). Simulation of the three-dimensional distribution of the red:far-red ratio within crop canopies. *New Phytol.* 176, 223–234. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02161.x

Chiang, C., Olsen, J.E., Basler, D., Bånkestad, D., Hoch, G. (2019). Latitude and weather influences on sun light quality and the relationship to tree growth. *Forests* 10, 610–622. doi: 10.3390/f10080610

Combes, D., Sinoquet, H., Varlet-Grancher, C., (2000). Preliminary measurement and simulation of the spatial distribution of the Morphogenetically Active Radiation (MAR) within an isolated tree canopy. *Ann. For*. Sci. 57, 497–511

Combes, D., Escobar-Gutiérrez, A.J. (2009). Morphogenetically Active Radiation within tree canopies: estimations from PAR and solar broadband irradiance measurements, in: 2009 Third International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA), IEEE, Beijing, China, 72–78. doi: 10.1109/PMA.2009.65

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

De Castro, F. (2000). Light spectral composition in a tropical forest: measurements and model. *Tree Physiol*. 20, 49–56. doi: 10.1093/treephys/20.1.49

DeJong, T.M., Da Silva, D., Vos, J., Escobar-Gutiérrez, A.J. (2011) Using functional–structural plant models to study, understand and integrate plant development and ecophysiology, Ann. Bot. 108, 987–989, doi: 10.1093/aob/mcr257

Demotes-Mainard, S., Péron, T., Corot, A., Bertheloot, J., Le Gourrierec, J., Pelleschi-Travier, S., Crespel, L., Morel, P., Huché-Thélier, L., Boumaza, R., Vian, A., Guérin, V., Leduc, N., Sakr, S. (2016). Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environ. Exp. Bot*. 121, 4–21. doi: 10.1016/j.envexpbot.2015.05.010

Dengel, S., Grace, J., MacArthur, A. (2015). Transmissivity of solar radiation within a Picea sitchensis stand under various sky conditions. *Biogeosciences* 12, 4195–4207. doi: 10.5194/bg-12-4195-2015

Despotovic, M., Nedic, V., Despotovic, D., & Cvetanovic, S. (2016). Evaluation of empirical models for predicting monthly mean horizontal diffuse solar radiation. Renew. Sustainable Energy Rev. 56, 246-260. ISSN 1364-0321. doi: 10.1016/j.rser.2015.11.058

Durand, M., Murchie, E.H., Lindfors, A.V., Urban, U., Aphalo, P.J., Robson, T.M. (2021). Diffuse solar radiation and canopy photosynthesis in a changing environment. *Agric. For. Meteorol*. 311, 1–13. doi: 10.1016/j.agrformet.2021.108684

Escobar-Gutiérrez, A.J., Combes, D., Rakocevic, M., de Berranger, C., Eprinchard-Ciesla, A., Sinoquet, H., Varlet-Grancher, C. (2009). Functional relationships to estimate Morphogenetically Active Radiation (MAR) from PAR and solar broadband irradiance measurements: The case of a sorghum crop. *Agric. For. Meteorol*. 149, 1244–1253. doi: 10.1016/j.agrformet.2009.02.011

Evers, J.B., Vos, J., Chelle, M., Andrieu, B., Fournier, C., Struik, P.C. (2007a). Simulating the effects of localized red:far-red ratio on tillering in spring wheat (Triticum aestivum) using a three-dimensional virtual plant model. *New Phytol*. 176, 325–336. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02168.x

Evers, J., Vos, J., Fournier, C., Andrieu, B., Chelle, M., et al. (2007b). An architectural model of spring wheat: Evaluation of the effects of population density and shading on model parameterization and performance. *Ecol. Model*. 200, 308-320. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2006.07.042

Franklin, K.A. (2008). Shade avoidance. *New Phytol*. 179, 930–944. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02507.x

Gitelson, A., Arkebauer, T., Solovchenko, A., Nguy-Robertson, A., Inoue, Y. (2021). An insight into spectral composition of light available for photosynthesis via remotely assessed absorption coefficient at leaf and canopy levels. *Photosynth Res*. 151, 47–60. doi: 10.1007/s11120-021-00863-x

Grant, R.H. (1997). Partitioning of biologically active radiation in plant canopies. *Int. J. Biometeorol*. 40, 26–40. doi: 10.1007/BF02439408

Henke, M., Buck-Sorlin. G.G., (2017) Using a full spectral raytracer for calculating light microclimate in functional-structural plant modelling. *Computing and Informatics*. 36, 1492-1522. doi: 10.4149/cai 2017 6 1492

Hertel, C., Leuchner, M., Menzel, A. (2011). Vertical variability of spectral ratios in a mature mixed forest stand. *Agric. For. Meteorol.* 151 (8), 1096–1105. doi: 10.1016/j.agrformet.2011.03.013

Holmes, M.G., Smith, H. (1977). The Function of phytochrome in the natural Environment—I. Characterization of daylight for studies in photomorphogenesis and photoperiodism. *Photoch. Photobiol*. 25, 533–538. doi: 10.1111/j.1751-1097.1977.tb09124.x

Kim, H.-S., Palmroth, S., Therezien, M., Stenberg, P., Oren, R. (2011). Analysis of the sensitivity of absorbed light and incident light profile to various canopy architecture and stand conditions. *Tree Physiol*. 31, 30–47. doi: 10.1093/treephys/tpq098

Kimura, D.K. (1980). Likelihood methods for the Von Bertalanffy growth curve. *Fishery bulletin* 77, 765–776.

Kotilainen, T., Aphalo, P.J., Brelsford, C.C., Böök, H., Devraj, S., Heikkilä, A., Hernández, R., Kylling, A., Lindflors, A.V., Robson, T.M. (2020). Patterns in the spectral composition of sunlight and biologically meaningful spectral photon ratios as affected by atmospheric factors. *Agric. For. Meteorol*. 291, 1–14. doi: 10.1016/j.agrformet.2020.108041

Leduc, N., Roman, H., Barbier, F., Péron, T., Huché-Thélier, L., Lothier, J., Demotes-Mainard, S., Sakr, S. (2014). Light signaling in bud outgrowth and branching in plants. *Plants* 3, 223–250. doi: 10.3390/plants3020223

Lee, D.W. (1987). The spectral distribution of radiation in two neotropical rainforests. *Biotropica* 19, 161–166. doi: 10.2307/2388739

Lee, D.W., Downum, K.R. (1991). The spectral distribution of biologically active solar radiation at Miami, Florida, USA. Int. J. *Biometeorol.* 35, 48-54. doi: 10.1007/bf01040963

Lenth, R.V. (2016). Least-squares means: The R package lsmeans. *J. of Stat. Software* 69, 1-33. doi:10.18637/jss.v069.i01

Leuchner, M., Menzel, A., Werner, H. (2007). Quantifying the relationship between light quality and light availability at different phenological stages within a mature mixed forest. *Agric. For. Meteorol*. 142, 35–44. doi: 10.1016/j.agrformet.2006.10.014

Li, T., and Yang, Q. (2015). Advantages of diffuse light for horticultural production and perspectives for further research. *Front. Plant Sci*. 6, 1–5. doi: 10.3389/fpls.2015.00704

Liu, J., van Iersel, M.W. (2021). Photosynthetic physiology of blue, green, and red light: light intensity effects and underlying mechanisms. *Front. Plant Sci.* 12, 1–14. doi: 10.3389/fpls.2021.619987

Louarn, G., and Faverjon, L. (2018). A generic individual-based model to simulate morphogenesis, C–N acquisition and population dynamics in contrasting forage legumes. *Ann. Bot.* 121, 875–896. doi: 10.1093/aob/mcx154

Maaike Wubs A., Heuvelink E., Marcelis L.F.M., Buck-Sorlin G.H., Vos J., (2014). Axillary budbreak in a cut rose crop as Influenced by light intensity and red:far-red ratio at bud level. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 139, 131–138

Messier, C., Honer, T.W., Kimmins, J.P. (1989). Photosynthetic photon flux density, red:far-red ratio, and minimum light requirement for survival of Gaultheriashallon in western red cedar–western hemlock stands in coastal British Columbia. *Can. J. For. Res*. 19, 1470–1477. doi: 10.1139/x89-223

Muraoka, H., Hirota, H., Matsumoto, J., Nishimura, S., Tang, Y., Koizumi, H., Washitani, I. (2001). On the convertibility of different microsite light availability indices, relative illuminance and relative photon flux density. *Funct. Ecol*. 15, 798–803. doi: 10.1046/j.0269-8463.2001.00581.x

Navrátil, M., Špunda, V., Marková, I., Janouš, D. (2007). Spectral composition of photosynthetically active radiation penetrating into a Norway spruce canopy: the opposite dynamics of the blue/red spectral ratio during clear and overcast days. *Trees* 21, 311–320. doi: 10.1007/s00468-007-0124-4

Pecot, S.D., Horsley, S.B., Battaglia, M.A., Mitchell, R.J. (2005). The influence of canopy, sky condition, and solar angle on light quality in a longleaf pine woodland. *Can. J. For. Res*. 35 (6), 1356–1366. doi: 10.1139/x05-069

Reinhardt, K., Smith, W.K., Carter, G.A. (2010). Clouds and cloud immersion alter photosynthetic light quality in a temperate mountain cloud forest. *Botany* 88, 462–470. doi: 10.1139/b-10-008

R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Schnute, J. (1981). A versatile growth model with statistically stable parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci*. 38, 1128–1140. doi: 10.1139/f81-153

Sun, Z., Jin, X., Albert, R., Assmann, S.M. (2014). Multi-level modeling of light-induced stomatal opening offers new insights into its regulation by drought. PLoS *Comput. Biol.* 10. doi : 10.1371/journal.pcbi.1003930

Turnbull, M.H., Yates, D.J., 1993. Seasonal variation in the red/far-red ratio and photon flux density in an Australian sub-tropical rainforest. *Agric. For. Meteorol*. 64, 111–127. doi: 10.1016/0168-1923(93)90096-Z

Urban, L., Le Roux, X., Sinoquet, H., Jaffuel, S., Jannoyer, M. (2003). A biochemical model of photosynthesis for mango leaves: evidence for an effect of the fruit on photosynthetic capacity of nearby leaves. *Tree Physiol*. 23, 289–300. doi: 10.1093/treephys/23.5.289

Vaillant, J., Grechi, I., Normand, F., Boudon, F. (2022) Towards virtual modelling environments for functional–structural plant models based on Jupyter notebooks: application to the modelling of mango tree growth and development. *in silico Plants*, 4, doi: 10.1093/insilicoplants/diab040

Varlet-Grancher, C., Moulia, B., Sinoquet, H., Russel, G., (1993). Spectral modification of light within plant canopies. In: Varlet- Grancher, C., Bonhomme, R., Sinoquet, H. (Eds.), Crop Structure and Light Microclimate: Characterization and Application. INRA, Versailles, 427–452.

Vos, J., Evers, J.B., Buck-Sorlin, G.H., Andrieu, B., Chelle, M., de Visser, P.H.B. (2010). Functional–structural plant modelling: a new versatile tool in crop science, J. Exp. Bot. 61, 2101–2115. doi: 10.1093/jxb/erp345

Walter-Shea, E.A., Norman, J.M. (1991). Leaf optical properties, in: Myneni, R.B., Ross, J. (Eds.), Photon-vegetation interactions: applications in optical remote sensing and plant ecology. *Springer*, 229–251. doi: 10.1007/978-3-642-75389-3_8

Walther, B.A., Moore, J.L. (2005). The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography*, 28, 815–829. doi: 10.1111/j.2005.0906-7590. 04112.x

Supplementary Material 1

Calculation of the percentage of diffuse light and of the clearness index

The **percentage of diffuse light** in incident irradiance is the ratio between diffuse and incident *PPFD* (sum between diffuse PPFD and direct PPFD), expressed in percent. The incident and the diffuse *PPFD* (µmol m^{-2} s^{-1}) were measured in an open field about 100 m from the experimental orchard using two PQS1 PAR quantum sensors (Kipp & Zonen, the Netherlands) that were connected to a CR1000 X (Campbell, USA) datalogger and measured radiation between 400 and 700 nm. The first sensor was exposed to full sun in order to measure the incident irradiance. The second sensor was installed in a shadow ring in order to measure continuously diffuse light. The output signal of the PAR quantum sensors was measured at 5-s intervals and averaged every 30 s. Each light spectrum recorded with the JAZ spectrometer in mango tree crowns was associated with the percentage of diffuse light calculated at the same time (± 15 s). Then, the average percentage of diffuse light in incident irradiance during a series of measurements was calculated by averaging the percentages of diffuse light measured during the series (a series was composed of 48 measurements made the same day at a specific hour on 12 GUs of four trees).

The **clearness index (*Kt*)** is a measurement of the clearness of the atmosphere. It is the fraction of the solar radiation transmitted through the atmosphere that strikes the surface of the Earth. The clearness index is calculated as the ratio between the incident solar radiation G measured on a horizontal surface in an open environment ($MJ.m^{-2}$) and the estimated extraterrestrial radiation G_0 ($MJ.m^{-2}$): $Kt = G/G_0$**.** A value of the clearness index was calculated for each series of measurements. G was measured with a pyranometer of an automatic weather station located two kilometers away from the experimental orchard, giving hourly values. G_0 was estimated for each day and hour of measurements series using the *extrat()* function from the *sirad*'package of R software (Bojanowski, 2016).

Distributions of the average percentage of diffuse light and of the clearness index of the 31 series of measurement are presented according to sky condition in Figure S1.

References

Bojanowski, J.S. (2016). Sirad: Functions for calculating daily solar radiation and evapotranspiration. R package version 2.3-3, available at: https://cran.r-project.org/package=sirad.

Supplementary Material 2

Calculation of irradiance in photon flux density (µmol m^{-2} s^{-1}) from spectral irradiance measured in energy (µW cm^{-2} nm^{-1}) with the JAZ spectrometer

The manufacturer of the spectrometer used in this study offers online instructions for converting irradiance measurements into light variables, more interesting for biologists. Those instructions are available at: https://www.oceaninsight.com/support/faqs/measurements/

The amount of energy E per photon at a given wavelength L is:

$E = \frac{h*c}{L}$

where:

- E is the total energy measured in Joules (J)
- h is the Planck constant ($6.626*10^{-34}$ J s)
- c is the speed of light (299792458 $m.s^{-1}$)
- L is the wavelength of the photon measured in meters (m)

The spectral irradiance measured in energy (µW cm^{-2} nm^{-1}) with the JAZ spectrometer for each wavelength ranging from 200 to 1100 nm, with a spectral resolution of 1 nm, was converted in irradiance in photon flux density (µmol m^{-2} s^{-1}) for each wavelength using the following series of successive conversions.

The irradiance measured in energy at a given wavelength was:

1. multiplied by the sensor collection area (cm^2): $[\frac{\mu W}{cm2 * nm}] * cm^2 = \frac{\mu W}{nm}$
2. multiplied by the integration time (s): $[\frac{\mu W}{nm}] * s = \frac{\mu J}{nm}$
3. divided by E (J), computed as specified above: $[\frac{\mu J}{nm}] * J^{-1} = \frac{photons * 10-6}{nm}$
4. divided by Avogadro's constant (A = 6.022 * 10^{23} mol^{-1}): $[\frac{photons * 10-6}{nm}] * mol = \frac{\mu mol\ photons}{nm}$
5. divided by the sensor collection area (m^2): $[\frac{\mu mol\ photons}{nm}] * m^{-2} = \frac{\mu mol\ photons\ m^{-2}}{nm}$
6. divided by the integration time (s): $[\frac{\mu mol\ photons\ m^{-2}}{nm}] * s^{-1} = \frac{\mu mol\ photons\ m^{-2}\ s^{-1}}{nm}$

Each light variable (*PPFD*, *UVA-Bl*, *Rn*, and *FRn*) is then calculated by integrating the irradiance in photon flux density in its specific wavelength range.

Supplementary Figure S1

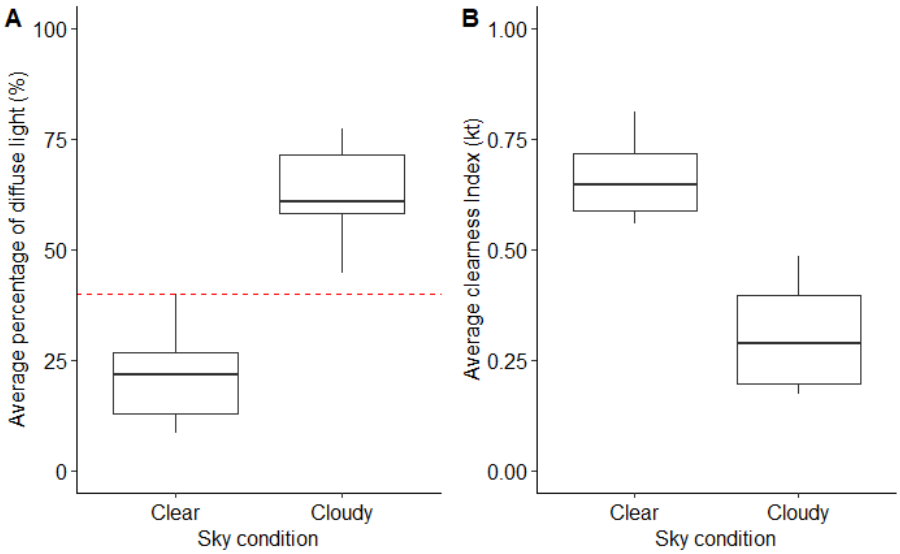


Figure S1: Boxplots of the average percentage of diffuse light in incident irradiance (A) and of the average clearness index (B) for the 31 series of measurements of the calibration and validation datasets, according to sky condition. The red dashed line indicates the 40% threshold of diffuse light used for sky classification between clear and cloudy conditions.

Supplementary Figure S2

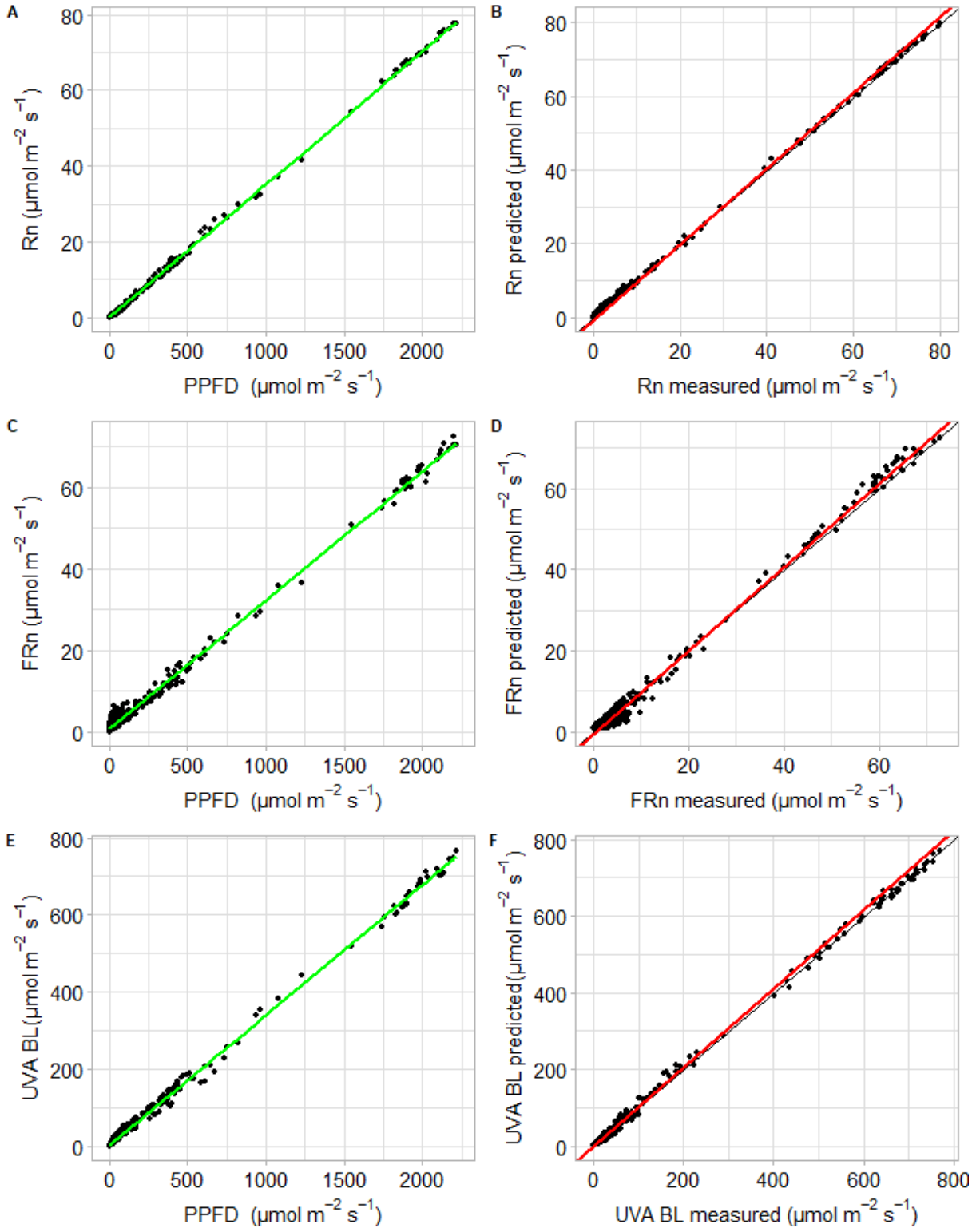


Figure S2: Calibration and validation of the linear functional relationships linking the *MAR* variables narrowband red (*Rn*), narrowband far-red (*FRn*), and UVA-blue (*UVA-BL*) to the photosynthetic photon flux density (*PPFD*) in mango tree crowns. Linear fits between *MAR* variables and *PPFD* calibrated on the calibration dataset (A, C, E). Linear fit of the regression between predicted and measured *MAR* variables based on the independent validation dataset (B, D, F); the black line is the y=x line.

Supplementary Figure S3

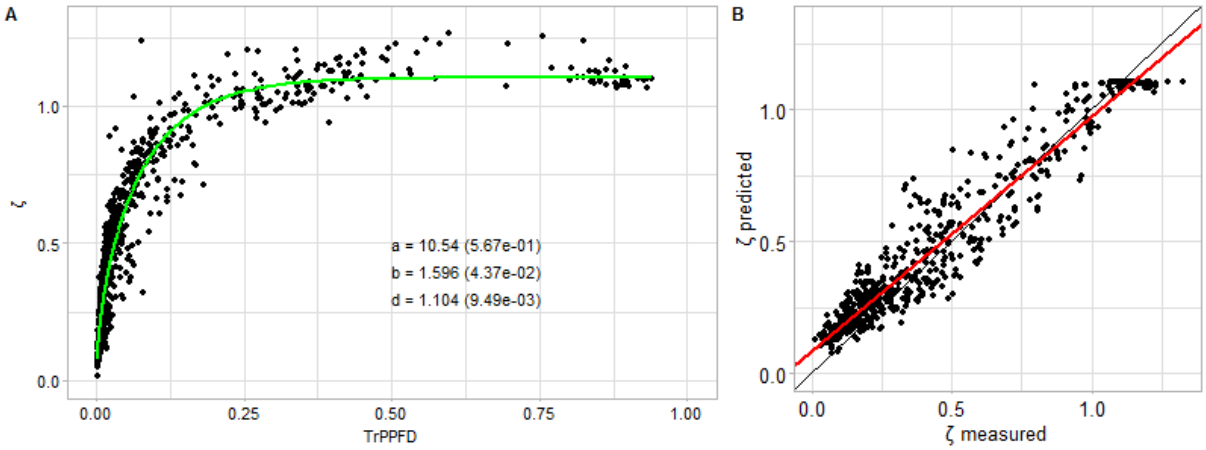


Figure S3: Calibration and validation of the non-linear functional relationship linking ζ (the ratio between the narrowband red *Rn* and narrowband far-red *FRn*) to the relative transmitted photosynthetic photon flux density (*TrPPFD*), modeled with the simplified Schnute equation, $\zeta = d\left[\frac{1-e^{-a\,TrPPFD}}{1-e^{-a}}\right]^{1/b}$, in mango tree crowns. The green line represents the non-linear fit between ζ and *TrPPFD* calibrated on the calibration dataset (A). The red line represents the linear fit of the regression between predicted and measured ζ values based on the independent validation dataset (B); the black line represents the y=x line.

Synthèse des résultats du chapitre I

- La distribution de la lumière dans la couronne du manguier est structurée par l'architecture de l'arbre et par les deux facteurs environnementaux étudiés, la condition de ciel et l'élévation du soleil.
- Des relations linéaires ont été établies dans la couronne du manguier entre des MAR (*UVA-BL*, *Rn*, *FRn*) et le *PPFD*.
- Une relation non linéaire a été établie dans la couronne du manguier entre le rapport ζ et *TrPPFD*.
- Les relations entre la qualité et la quantité de la lumière ont été validées avec succès sur un jeu de données indépendant au dispositif.
- La profondeur dans la couronne, la condition de ciel et l'élévation du soleil affectent significativement les relations fonctionnelles, en particulier pour les faibles *TrPPFD* pour la relation entre le rapport ζ et *TrPPFD*.
- Pour de très faibles *TrPPFD*, le rapport ζ est supérieur à l'intérieur de la couronne qu'à l'extérieur.
- Les relations fonctionnelles entre la qualité et la quantité de la lumière permettent une estimation précise des MAR dans la couronne du manguier à partir d'une mesure ou d'une simulation de *PPFD* ou de *TrPPFD*.

Chapitre II. Effet de l'environnement lumineux, de l'architecture et de la taille sur l'apparition et la disparition des UCs

Ce second chapitre présente dans une première partie, les effets de la lumière, de l'architecture et de la taille sur l'apparition et la disparition des unités de croissance du manguier. Ces résultats ont été obtenus à l'issue des expérimentations "Effets de l'environnement lumineux sur le débourrement végétatif et reproducteur en 2020" et "Effets de l'environnement lumineux et de la taille sur le débourrement et la mortalité des UCs en 2021" présentées précédemment.

La seconde partie est consacrée aux résultats de la dissociation des effets de la qualité et de la quantité de la lumière sur la croissance végétative à l'issue de l'expérimentation menée sur la parcelle de jeunes manguiers.

A - Effets de l'environnement lumineux des UCs, de traits spécifiques des UCs et de la taille sur l'apparition et la disparition des UCs

Growth unit birth and death are affected by architectural, cultural and environmental factors in the tropical evergreen mango tree.

Emma CARRIÉ[1,2,a], Isabelle GRECHI[1,2], Frédéric BOUDON[3,4], Elzbieta FRAK[5], Didier COMBES[5] and Frédéric NORMAND*[1,2]

[1]CIRAD, UPR HortSys, F-97455 Saint-Pierre, La Réunion, France; [2]HortSys, Univ. Montpellier, CIRAD, Montpellier, France; [3]CIRAD, UMR AGAP Institut, F-34398 Montpellier, France; [4]UMR AGAP Institut, Univ. Montpellier, CIRAD, INRAE, Institut Agro, Montpellier, France; [5]INRAE, UR P3F, F-86600 Lusignan, France

*** Correspondence:**
Corresponding Author
frederic.normand@cirad.fr

Keywords: architecture, light quality, light quantity, *Mangifera indica*, pruning

Abstract
The architecture of a tree is a modular structure of repeated axes (growth units, GUs), whose fate depends on internal and environmental factors. The architecture of the tree determines the efficiency of light interception, transpiration and carbon acquisition. Thus, the GUs architectural characteristics have an important effect on its fate. In addition, the GU light environment is a limiting resource for leaf photosynthesis and control photomorphogenesis processes with consequence on GU bud burst and GU mortality. Pruning is an important horticultural practice to optimize the architecture of fruit trees and to overcome certain agronomic constraints. Pruning generally promotes vegetative growth and should increase light penetration into the crown of evergreen trees when removing leafy axes. We evaluated the deciphering effect of GU light environment, GU characteristics (position, diameter) and pruning (intensity, severity) on GU bud burst and GU mortality on the mango tree (*Mangifera indica L.*) on structural and temporal responses variables. Light had a positive effect on GU bud burst. Different potential light signals affected structural variables (occurrence and intensity of bud burst) and temporal variables (date of bud burst). Light also reduced GU mortality. GU characteristics affected the overall response variables in the same way as light, as they both affect the sink-to-source ratio at the GU scale. Pruning intensity strongly affected GU bud burst (at local and distant scales) and GU mortality (only locally), in contrast to pruning severity, which revealed its biological effect only on GU mortality. Thus, pruning affected tree function by altering the distribution of biomass on the tree structure and by increasing the light environment within the crown.

1. Introduction

The establishment of a tree crown results from species-specific growth processes which are affected by internal and environmental factors. The crown is generally composed of iterative basic elements (i.e., axis) called growth units (GUs). GU birth (i.e., bud burst) and death are influenced by architectural factors such as GU position and GU size (Harmer, 1992; Normand et al., 2009; Alla et al., 2013). Evergreen and deciduous trees present different patterns of growth and regulation of GU bud burst by architectural factors which allow different strategies for crown development (Alla et al., 2013). Unlike deciduous species, evergreen species have permanently a very contrasting light environment between the outer and inner part of their crown. Plant elements perceive differences in light quantity (i.e., the quantity of photons

relevant for photosynthesis) and light quality (i.e., the spectral composition of light, that is relevant for photomorphogenesis and photosynthesis). Green tissue filters light through wavelength-selective absorption, reflection, and transmission, resulting in a reduction in both light quantity and light quality within the crown (Escobar-Gutiérrez et al., 2009). Among others, preferential absorption of red wavelengths leads to a decrease in the ratio of narrowband red (*Rn*: 655-665 nm) to narrowband far-red (*FRn*: 725-735 nm) photon flux density, called ζ, which determines the status of the phytochrome photoequilibrium (Smith, 1994). Phytochromes are specific photoreceptors widely distributed in the plant that trigger photomorphogenic responses when light quality is modified. Light environment of the axis, which depends on its position on the crown structure, can affect the fate of the axis through its perception of light quality. For instance, low ζ is perceived quickly by the plant elements and triggers photomorphogenic response such as reduced bud burst and changes in organ morphology (Evers et al., 2006; Girault et al., 2008; Desmotes-Mainard et al., 2016). Changes in light quality at certain times of the day can also affect bud burst (Kotilainen et al., 2020). The fate of the axis can also be affected by light quantity. A high photosynthetic photon flux density (*PPFD*) leads to a high carbon assimilation rate and, consequently, a high source-to-sink ratio that stimulates bud burst (Schneider et al., 2019). In addition, axes compete for carbon resource. Axes in a favorable light environment (high *PPFD*) show increased growth compared to shaded axes (low *PPFD*) which in turn show higher mortality (Henriksson 2001; Sprugel 2002). The growth and mortality responses of axes to their light environment (i.e., the competitive balance between axes) could be based on a limiting light value (the shade level itself) or rather on the asymmetric distribution of an average daily light environment (Henriksson 2001). In the permanently shaded parts of the crown of evergreen trees, there could be negative consequences of light environment on photosynthesis and bud burst. In order to better understand spatial crown development in evergreen trees, it is of great interest to examine at the GU scale how the light environment and the architectural characteristics of a GU influence its bud burst and mortality.

Pruning is a horticultural practice widely used to manage the vegetative and reproductive growth of fruit trees. Pruning is particularly useful for controlling tree size, facilitating cultural practices, and maintaining fruit production over time (Davenport, 2006). To improve pruning practice and orchard management, it is necessary to know how fruit trees respond to pruning. A well-documented response of trees to pruning is the stimulation of vegetative bud burst (Fumey et al., 2011; Jonkers, 1962; Oosthuyse, 1994). This vegetative bud burst, as part of global changes in vegetative growth, can then affect subsequent flowering and fruiting (Dambreville et al., 2013; Lauri and Trottier, 2004 Normand et al., 2009) and are important to consider for fruit production. On the other hand, fruit load and reproductive effort negatively affects subsequent vegetative growth, both at the GU (Capelli et al., 2016) and whole tree scales (Costes et al., 2000; Persello et al., 2019). In the evergreen mango tree (*Mangifera indica L.*), pruning affects the structural and temporal dimensions of GU bud burst, at both local (pruned GU) and distant (unpruned GU) scales (Persello et al., 2019). Globally, more extensive pruning leads to larger and more synchronous bud bursts. Experimental results also suggest that pruning increases GUs mortality within the mango tree crown (not published). Vegetative bud burst and mortality responses to pruning probably involve trophic (nitrogen, carbohydrates) and hormonal mechanisms. Pruning, with removal of leafy axes, is expected to increase the amount of light within the tree crown. Increasing light penetration could increase GUs bud burst and reduce GUs mortality.

The main objective of our study was to assess the effect of GU light environment, GU architectural characteristics (position, diameter) and pruning (intensity, severity) on GU bud burst and GU mortality on the mango tree. Secondly, we aim to identify the more significant

variable(s) representing the effect of light environment, with different hypotheses on the underlying signals, on vegetative bud burst and axis mortality of GUs. First, how simplified simulations of the GU light environment can be (i.e., scaled to the entire period before bud burst, or whether a single day is representative of the signal) ? This information could indicate whether a global environment is sufficient to observe a contrasting response between GUs or whether a more detailed (some hours of the day could be associate with change of light quality) and complex light environment determines the birth and death of GUs. Will the response variables show light response curves or rather binary responses due to inhibitory values ? Are any of the response variables specifically related to light quality (morphogenetic responses) or light quantity (reduced photosynthetic and perhaps axis competition for resources)? To address these questions, two experiments were carried out. In 2020, we monitored vegetative and reproductive bud bursts of GUs on adult mango trees and measured the GU light environment. In 2021, we applied contrasting pruning treatments and monitored vegetative bud burst and mortality of GUs, on pruned (local effect) and unpruned (distant effect) GUs, and simulated the GU light environment. These results would provide a better understanding of the crown development of the evergreen mango tree in response to architectural, cultural and environmental factors.

2. Material and methods

2.1 Field site and plant material

The study site is an experimental orchard located at the French Agricultural Research Center for International Development (CIRAD) research station at Saint-Pierre, Réunion Island (21°06'S, 55°32'E, 125 m a.s.l.). The experimental orchard was composed of 153 mango trees, cultivar 'Cogshall' grafted onto the polyembryonic rootstock 'Maison Rouge'. Trees were planted in 2004 at a spacing of 5 m between trees along the row and 6 m between rows. Row orientation was North East-South West (34° from the North). Trees were pruned every two years starting from 2012. Irrigation was applied with a dripping system on an evapotranspiration basis (about 5 mm d^{-1} on average), from flowering until rainfall was sufficient to maintain soil moisture.

Mango trees have rhythmic and mainly sequential growth (Hallé et al., 1978). Vegetative buds are active for a short period of time, providing new portions of axes, and then remain quiescent until the next active period. The new portion of an axis is called growth unit (GU), and can develop from apical or lateral buds (the new GU is therefore in the apical or lateral position). Reproductive bud burst occurs on the terminal GUs and leads to the appearance of inflorescences.

2.2 Effect of architectural and environmental factors on vegetative and reproductive bud burst in 2020

2.2.1 Sampling design and data collection

The effect of GU characteristics (diameter, position) and GU light environment (*TrPPFD*, ζ) on vegetative and reproductive bud burst was investigated during two distinct periods: i) during the period of vegetative growth occurring after tree pruning, from February to March 2020, and ii) during the flowering period, from July to September 2020. Trees were pruned on February 3, 2020. The experiment was carried out on four randomly selected trees in the orchard, which differed between the two periods. The same experimental design was used to study the vegetative and reproductive bud burst. At the beginning of each period, and before vegetative growth and flowering occurred, 110 terminal GUs were sampled on each tree. They were composed of two subsamples of 80 and 30 GUs evenly distributed in the outer and the inner

parts of the crown, respectively. Sampling GUs at different depths within the crown allowed capturing a wide range of light environments (Carrié et al., submitted). Those two subsamples of 80 and 30 GUs were each composed of half apical and lateral GUs. The basal diameter of the GUs and their light environment (see §2.2.2) were measured at sampling, before the beginning of vegetative or reproductive bud burst. Appearance of new GUs (called lately daughter GUs) and inflorescences on the sampled GUs was then recorded twice a week. The vegetative (resp. reproductive) burst date of a GU was set to the date of appearance of its first daughter GU (resp. inflorescence). On the basis of this monitoring, several response variables were defined. The appearance of at least one daughter GU (reps. inflorescence) was recorded as a binary variable (0/1) indicating the occurrence of vegetative (resp. reproductive) bud burst. For GUs where bud burst occurred, the number of daughters GUs (resp. inflorescences) produced per GU expressed the intensity of vegetative (resp. reproductive) bud burst. As the distributions of both the vegetative and reproductive bud burst dates showed two flushes (see the Results section), each GU where bud burst occurred was classified as belonging to the first or to the second flush, based on its bud burst date. The dynamics of vegetative and reproductive bud burst were described by two response variables: 1) a binary variable (0/1) corresponding to the occurrence of bud burst during the second flush, and 2) the delay in days from pruning (rep. GU sampling) of vegetative (resp. reproductive) bud burst, for the GUs that burst during the most important flush, which is the second flush in both case (see the Results section).

2.2.2 Light environment measurement

Light spectral irradiance (µW cm^{-2} nm^{-1}) above each sampled GU was measured at regular intervals (08:00, 10:00, 12:00, 14:00 and 16:00) during a clear day, using a JAZ spectrometer (Ocean Insight, USA), with wavelength ranging from 200 to 1100 nm and a spectral resolution of 1 nm. During the measurement, the sensor of the spectrometer was maintained horizontally above the apical end of the GU with a gimbal stabilizer. Photon flux density (µmol m^{-2} s^{-1}) was calculated for each wavelength from spectral irradiance using a series of conversions and considering the geographical location of the experimental orchard and the integration time of the measurement, according to the manufacturer's instructions. Then, *PPFD*, *Rn* and *FRn* (µmol m^{-2} s^{-1}) were calculated by integrating the photon flux density in the PAR band (400-700 nm; *PPFD*), narrowband red (655-665 nm; *Rn*) and narrowband far-red (725-735 nm; *FRn*). The variable ζ (dimensionless) was calculated as the ratio between *Rn* and *FRn*. At the same time of light spectral irradiance measurements, the incident *PPFD* (µmol m^{-2} s^{-1}) received horizontally above the crown was measured in an open field at about 100 m from the experimental orchard using a PQS1 PAR quantum sensor (Kipp & Zonen, the Netherlands) connected to a CR1000 X data logger (Campbell, USA). The output signal of the PQS1 PAR quantum sensor was measured at 5-s intervals and averaged every 30 s. Relative transmitted *PPFD* (*TrPPFD*) was calculated as the ratio between the *PPFD* measured with the spectrometer above each sampled GU in the mango tree crown and the incident *PPFD* measured at the same time with the PQS1 PAR quantum sensor. *TrPPFD* and ζ were calculated for each time of light measurement (i.e., at 08:00, 10:00, 12:00, 14:00 and 16:00), and the five values were then averaged to obtain a daily mean value of these variables.

2.3 Effect of architectural, environmental and cultural factors on vegetative bud burst and GU mortality in 2021

2.3.1 Sampling design and data collection

The effect of GU characteristics (diameter, position), GU light environment (*TrPPFD*, ζ) and pruning (intensity, severity) on vegetative bud burst and mortality of GUs was investigated from February to May 2021, during the period of vegetative growth occurring after fruit harvest

and tree pruning. Tree were pruned on February 23 and 24, 2021. Pruning was characterized by two factors: pruning severity, defined at the axis scale as the depth of pruning along the axis, and pruning intensity, defined at the tree scale as the amount of fresh biomass (leaves and wood) removed per unit volume of tree crown. Three modalities of pruning severity were considered: pruning below the last (n1), second-to-last (n2), or third (n3) GU from the tip of the axis (Fig 1). If the GU located below the selected pruning point branched, the pruning point moved down the branching point in order to remove ramifications as well (Figure 1). Three modalities of pruning intensity were considered: unpruned control tree (C), lightly pruned tree (LP), and highly pruned tree (HP).

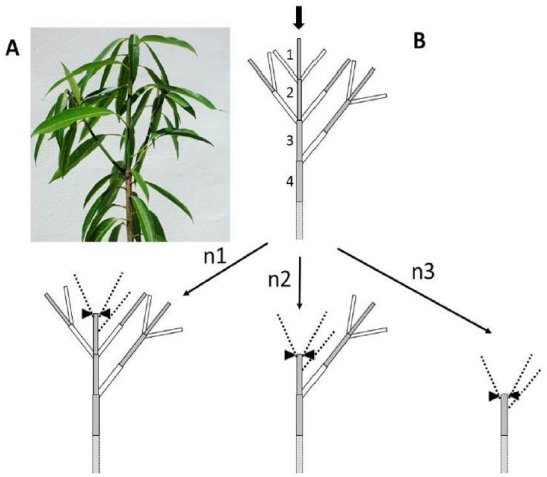


Figure 1. Photograph of a mango GU showing a subterminal GU bearing three terminal daughter GUs, one in apical position in the middle and two in lateral position (A), and schematic representation of the three modalities of pruning severity, n1, n2 and n3 (B). Rectangles represent GUs (leaves are not represented). Apical GUs are gray and lateral GUs are white. Top scheme: initial mango axis. The arrow indicates the distal end of the axis and the numbers are the rank of the GUs along the axis. The axis after pruning, according to pruning severity n1, n2 or n3, is represented below. Black triangles indicate the pruning point where the diameter was measured after pruning. Three daughter GUs, which appear after pruning, are represented by dotted lines on each pruned GU**.** From Persello et al. (2019).

The experiment was carried out on twelve randomly selected trees in the orchard. The crown of the trees was considered as a rectangular cuboid and the volume of each tree crown was calculated as the product of crown height and crown width within and between rows. Each pruning intensity modality was applied on four trees. The distribution of trees among pruning modalities was pseudo-random, so as to obtain an average fruit production (i.e., number of fruits per tree) that was not significantly different among the three pruning modalities (C: 215 a, LP: 264 a, HP: 283 a). Targeted pruning intensity was 0.15 and 0.50 kg m^{-3} for LP and HP trees, respectively. The total number of pruning points required to reach these targeted values varied according to the pruning intensity and the crown volume of each tree. Pruning points were composed of a third of GUs of n1, n2 and n3 pruning severity modalities and were evenly distributed within tree crown according to the following ratio: 2/5 on the outer top, 2/5 on the outer bottom and 1/5 in the inner part of the crown.

Just after pruning, 90 pruned GUs, composed of 30 GUs per modality of pruning severity (n1, n2, n3), were sampled on each LP and HP tree in order to study the local effect of pruning on vegetative bud burst and GU mortality. Moreover, 30 unpruned terminal GUs, composed of 15 apical and 15 lateral GUs, were sampled on each C, LP and HP tree in order to study the distant effect of pruning. The sampled GUs were evenly distributed within the crown according to the following ratio: 2/5 on the outer top, 2/5 on the outer bottom and 1/5 in the inner part of the crown. Overall, 1080 pruned and unpruned GUs were sampled on the 12 trees. GU diameters were measured at sampling, as the diameter of the axis at the pruning point for pruned GUs and the basal diameter for unpruned GUs. GU light environments were simulated from hemispherical images taken just after pruning (see §2.3.2). In the following, the 1080 sampled

GUs are called mother GUs, and the new GUs that burst from these mother GUs after pruning are called daughter GUs.

Appearance of new GUs on sampled GUs was recorded twice a week. The vegetative burst date of a GU was set to the date of appearance of its first daughter GU. On the basis of this monitoring, several response variables were defined. The appearance of at least one daughter GU was recorded as a binary variable (0/1) indicating the occurrence of vegetative bud burst. For GUs where vegetative bud burst occurred, the number of daughter GUs produced per GU expressed the intensity of vegetative bud burst. As the distribution of the vegetative bud burst dates showed two flushes (see the Results section), each mother GU was classified as belonging to the first or to the second flush, based on its bud burst date. The dynamic of vegetative bud burst was described by two response variables: 1) a binary variable (0/1) corresponding to the occurrence of bud burst during the second flush, and 2) the delay in days from pruning of bud burst, for the GUs that burst during the most important flush, which is the first flush (see the Results section). Unusually high GU mortality was observed in 2021, likely due to previous high fruit loads. Therefore, GU mortality was included in the responses studied in 2021. Mortality was considered at the scale of both the mother and daughter GUs. For mother GUs where vegetative bud burst occurred, the death of at least one daughter GU was recorded as a binary variable (0/1) indicating the occurrence of daughter GU mortality. For mother GUs where at least one daughter GU died, the number of daughter GUs that died expressed the intensity of daughter GU mortality. At the scale of the mother GUs, its death was recorded at the end of the experiment (May 10, 2021) as a binary variable (0/1) indicating the occurrence of mother GU mortality.

2.3.2 Light environment simulation

Hemispherical images with a 150° view angle were taken under an overcast sky with a Plant Canopy Imager (CID 110 Bio-Science Inc., Camas, WA, USA) placed just above each pruned and unpruned mother GU. A calibrated black background was added behind the image to bring the view angle to that of a hemispherical image with a 180° view angle, required for light simulation. Because of the planting density in the orchard, the black 15° angle added on each side of the image did not affect the simulation of the daily solar track since this part was mostly composed of vegetal parts. Simulations of the GU light environment (*TrPPFD*, ζ) were performed with the 'Hemiphot' R package (Ter Steege, 2018). Hemispherical images were analyzed under the blue channel which provided the best contrast between sky and vegetation parts (Brusa and Bunker 2014) and converted into black (vegetation parts) and white (sky) images with the *ThresholdImage()* function.

Functions of the 'Hemiphot' package simulated the solar track on each image according to the location of the experimental orchard and the simulated date using standard spherical trigonometry, and then simulated the incident (above the tree crown) and transmitted (just above the GU) *PPFD* (µmol m^{-2} s^{-1}) every 2 s, according to the proportion of diffuse light in the sky which modifies the incident *PPFD*. The proportion of diffuse light was estimated at each hour of the simulations using the clearness index (*Kt*), with the erbs model (Dervishi and Mahdavi, 2012). The clearness index is the ratio between the incident solar radiation G measured on a horizontal surface in an open environment (MJ m^{-2}) and the estimated extraterrestrial radiation G_0 (MJ m^{-2}). Hourly value of *Kt* were calculated using hourly G values measured with a pyranometer of an automatic weather station located two kilometers away from the experimental orchard, and hourly G_0 values estimated using the *extrat()* function of the 'sirad' R package (Bojanowski, 2016). Finally, hourly *TrPPFD* values were computed by averaging the *TrPPFD* values simulated every 2 s over an hour, and hourly ζ values were estimated from

the hourly *TrPPFD* values using the Schnute model calibrated for the mango crown in Carrié et al. (submitted).

The hourly *TrPPFD* and ζ values were simulated from 07:00 to 18:00, between February 25, 2021 (i.e., just after tree pruning) and March 04, 2021 (i.e., the date of appearance of the first daughter GUs in the orchard, at which point the light environment within the crowns began to change). Those values were integrated by computing their average, minimal or maximal values over different time scales ('hour', 'day' or 'week'). Selection of the best predictive light variable could bring information on the type of signal that triggers vegetative bud burst and GU mortality (*TrPPFD* and/or ζ), exploring several temporal scales in order to test our hypothesis on potential light signals. In addition, two other variables (*TrPPFD_ref* and ζ*_ref*) were computed by averaging the values simulated at 8:00, 10:00, 12:00, 14:00 and 16:00 during a clear day to mimic the average daily measurements from the 2020 trial and compare the two campaigns datasets. Finally, it leads in the computation of 30 light variables fully defined in Table 1.

Light measurements and hemispherical images were acquired on 27 additional GUs, during a clear day (on March 17, 2021), for the validation of light simulations. The GUs were sampled on 3 trees of the experimental orchard, on different depth within the crown (9 GUs per tree, with 2/3 in the outer part and 1/3 in the inner part of the crown). Punctual measurements were made with the JAZ spectrometer above the apical end of the GUs at 9:30 and 15:30. *TrPPFD* and ζ were calculated at those times, as described in the previous section (see §2.2.2). *TrPPFD* and ζ were also simulated based on the hemispherical images as previously described (see §2.3.2), at the same day and time as the punctual measurements. Simulated and measured hourly *TrPPFD* and ζ values were related with linear models. The intercept coefficient was set to zero when it was not significant. Coefficient of determination of the regressions was used to evaluate the predictive quality of the simulations (Annexe I).

TABLE 1 - Light variables simulated at the scale of each GU in 2021 and used in the selection procedure for the following processes: occurrence, intensity and dynamic of vegetative bud burst, occurrence of mother GU death, occurrence and intensity of daughter GU death.

Variable name	Integration period	Definition
'TrPPFD_week_mean' *'ζ_week_mean'*	1 week	average of the hourly values between 7:00 to 18:00 from February 25, 2021 to March 04, 2021
'TrPPFD_day_mean' *'ζ_day_mean'*	1 day	average of the hourly values between 7:00 to 18:00 the March 01, 2021
'TrPPFD_week_max' *'ζ_week_max'*	1 week	average maximal hourly values between 7:00 to 18:00 from February 25, 2021 to March 04, 2021
'TrPPFD_day_max' *'ζ_day_max'*	1 day	maximal hourly value between 7:00 to 18:00 the March 01, 2021
'TrPPFD_week_min' *'ζ_week_min'*	1 week	average minimum hourly values between 7:00 to 18:00 from February 25, 2021 to March 04, 2021
'TrPPFD_day_min' *'ζ_day_min'*	1 day	minimal hourly value between 7:00 to 18:00 the March 01, 2021
'TrPPFD_week_8' *'ζ_week_8'*	1 week	average of values at 8:00 from February 25, 2021 to March 04, 2021
'TrPPFD_day_8' *'ζ_day_8'*	1 day	value at 8:00 the March 01, 2021
'TrPPFD_week_10' *'ζ_week_10'*	1 week	average of values at 10:00 from February 25, 2021 to March 04, 2021
'TrPPFD_day_10' *'ζ_day_10'*	1 day	value at 10:00 the March 01, 2021
'TrPPFD_week_12' *'ζ_week_12'*	1 week	average of values at 12:00 from February 25, 2021 to March 04, 2021
'TrPPFD_day_12' *'ζ_day_12'*	1 day	value at 12:00 the March 01, 2021
'TrPPFD_week_16' *'ζ_week_16'*	1 week	average of values at 16:00 from February 25, 2021 to March 04, 2021
'TrPPFD_day_16' *'ζ_day_16'*	1 day	value at 16:00 the March 01, 2021
'TrPPFD_ref' *'ζ_ref'*	1 day	average of values at 8:00, 10:00, 12:00, 14:00 and 16:00 the March 01, 2021

2.4 Data analysis

2.4.1 Effect of architectural and environmental factors on vegetative and reproductive bud burst in 2020

Statistical analyses were performed at the GU scale. The objective was to determine which factors among GU light environment (*TrPPFD* or ζ) and GU architectural characteristics (diameter, position) significantly affect the occurrence, intensity and dynamics of vegetative and reproductive bud burst. Intensity of reproductive bud burst was finally not analyzed as 98% of the GUs that flowered produced only one inflorescence. Two analyses were conducted individually for each light variable to test whether the trends observed on the response variables were consistent between the two models or whether they differed.

The following three-steps approach was applied for each response variable. First, two initial generalized linear mixed models (GLMMs) with all the GU architectural characteristics (diameter, position) and either the *TrPPFD* or ζ light variable were defined, without interaction terms and with a random effect for trees to account for the clustered structure of the data. The binary response variables, i.e., the occurrence of vegetative bud burst, the occurrence of reproductive bud burst, and the occurrence of bud burst during the second flush, were associated with a binomial distribution. The count response variable, i.e., the intensity of vegetative bud burst, was associated with a negative binomial distribution. The response variables of bud burst dynamics, i.e., the delay of vegetative bud burst and the delay of reproductive bud burst, were associated with a Gamma distribution. Second, an automated model selection procedure was used to identify the minimum adequate model, based on the Akaike information criterion (AIC), from each of the two initial GLMMs. Lastly, a Type III deviance test (or Type II if there were no significant interaction terms) with backward stepwise selection was applied to the selected models, to which all the second-order interactions were added. Multiple post-hoc comparisons of least square means (LS means) with false discovery rate ('fdr') P-value adjustment were conducted on significant interactions or on significant factor(s) when no interaction term was significant. LS means over one factor level (or a combination of factor levels) were obtained by an equally weighted average over the levels of the other categorical factors and over the average value of continuous factor.

2.4.2 Effect of architectural, environmental and cultural factors on vegetative bud burst and GU mortality in 2021

Statistical analyses were performed at the GU scale, for each GU population (i.e., unpruned and pruned GUs). The objective was to determine which factors among the GU architectural characteristics (diameter, position), GU light environment (*TrPPFD* and ζ variables defined in Table 1) and pruning (severity and intensity) significantly affect the occurrence, intensity and dynamics of vegetative bud burst, the occurrence of mother GU mortality, and the occurrence and intensity of daughter GU mortality.

The following four-steps approach was applied for each response variable. The high number of factors and their strong relationships with each other, especially for those related to GU light environment (see the 30 *TrPPFD* and ζ variables defined in Table 1), was a limitation to stepwise selection of significant factors (even more of significant factor interactions). To overcome this limitation, a penalty method (i.e., the Elastic net algorithm) was used as a preliminary step to reduce the number of factors (Annexe II). Penalized regression creates a model that is penalized, for having too many factors in the model, by adding a constraint into the equation (James et al., 2014; Peter and Bruce, 2017). Imposing this penalty reduces the values of the coefficients toward zero. This allows the factors with the lowest contribution to have a coefficient close to or equal to zero. The penalty method was applied on response variables with all factors considered, and only factors with coefficient different from zero were retained. Second, an initial GLMM was defined, with all the factors retained by the penalty method in the previous step, without interaction terms and with a random effect for trees to account for the clustered structure of the data. The binary response variables, i.e., the occurrence

of vegetative bud burst, the occurrence of bud burst during the second flush, the occurrence of mother GU mortality, and the occurrence of daughter GU mortality, were associated with a binomial distribution. The count response variables, i.e., the intensity of vegetative bud burst and the intensity of daughter GU mortality, were associated with a negative binomial and Poisson distribution, respectively. The duration response variable, i.e., the delay of bud burst, was associated with a Gamma distribution. Third, an automated model selection procedure was used to identify the minimum adequate model, based on the Akaike information criterion (AIC), from the initial GLMM. Lastly, a Type III deviance test (or Type II if there were no significant interaction terms) with backward stepwise selection was applied to the selected model, adding all the second-order interactions. Multiple post-hoc comparisons of least square means (LS means) with false discovery rate ('fdr') P-value adjustment were conducted on significant interactions or on significant factor(s) when no interaction term was significant as previously described (see § 2.4.1).

2.4.3 Effect of light environment, year and fate on bud burst

A specific analysis was conducted in order to determine the effects of the GU light environment (*TrPPFD*), the GU fate (vegetative or reproductive bud burst) and the year (2020, 2021) on the occurrence of bud burst. A dataset was built by merging the occurrence of bud burst from 2020 (n = 880) and 2021 (n = 112). For the 2021 data, only data for unpruned GUs on HP trees were selected (as HP modality was quite similar to the pruning intensity applied in 2020), and the light variable selected among the simulated *TrPPFD* variables (Table 1) was 'TrPPFD_ref' (as it mimics the average daily light measurements made in 2020). A first analysis, restricted to the 2020 data, investigated the effect of *TrPPFD* and GU fate on the occurrence of bud burst. A second analysis, restricted to vegetative bud burst data in 2020 and 2021, investigated the effect of *TrPPFD* and Year on the occurrence of vegetative bud burst. GLMMs with a random effect for trees and the second-order interaction was built in the two analyses using binomial distribution. Then a Type III deviance test was applied without reduction of the models.

All statistical analyses were performed with R software, version 4.0.3 (R CoreTeam, 2020). GLMMs were performed with the *glmer* function of the 'lme4' package (Bates et al. 2015). Automated model selections were performed with the *dredge* function of the 'MuMIn' package (Bartoń, 2022). Multiple comparisons tests were performed with the *lsmeans* function of the 'lsmeans' package (Lenth, 2016). Because of the large sample size, the significance threshold was set at P=0.01.

3. Results

3.1 Effect of architectural and environmental factors on vegetative and reproductive bud burst in 2020

3.1.1 Vegetative bud burst

Vegetative bud burst occurred on 68% of the terminal GUs (n = 440). When considering light quantity (*TrPPFD*) in the analysis, only *TrPPFD* had a significant and positive effect on the occurrence of vegetative bud burst (χ^2=67.64, df=1, P<0.001). When considering light quality (ζ) instead, not ζ but the interaction between ζ and GU diameter was significant (χ^2=7.88, df=1, P<0.01). The occurrence of vegetative bud burst increased with ζ, and either increased (for ζ > 0.3) or decreased (for ζ < 0.3) with GU diameter.

TABLE 2 - Effects of the factors studied at the scale of unpruned and pruned growth units (GUs) on the structural response variables describing vegetative growth after pruning. The sign + or – indicates a significantly positive or negative effect, respectively, of the factor on the response variable; ns indicates a non-significant effect. The sign = indicates that the response variable was quite similar among factor modalities. A positive effect indicates that the response variable increased with pruning intensity or pruning severity. For growth unit position, A > L indicates that the value of the response variable was higher on apical than on lateral GUs.

Year	**Response**	**Unpruned growth units**					**Pruned growth units**				
		Pruning intensity	Diameter	Position	Light	Nb. daugther GUs	Pruning intensity	Pruning severity	Diameter	Light	Nb. daugther GUs
2020	Occurrence of bud burst (veg.)	-	n.s	n.s	(+) TrPPFD	-	-	-	-	-	-
		-	.	n.s	(+) ζ : diam.	-	-	-	-	-	-
2020	Intensity of bud burst (veg.)	-	n.s	A > L	(+) TrPPFD	-	-	-	-	-	-
		-	n.s	A > L	(+) ζ	-	-	-	-	-	-
2020	Occurrence of bud burst (rep.)	-	(+)	n.s	(+) TrPPFD	-	-	-	-	-	-
		-	(+)	n.s	(+) ζ	-	-	-	-	-	-
2021	Occurrence of bud burst (veg.)	HP > LP, C	(+)	n.s	(+) ζ_week_mean	-	HP > LP	n.s	(+)	(+) TrPPFD_day_16 ζ_week_min	-
2021	Intensity of bud burst (veg.)	n.s	n.s	A > L	(+) ζ_day_min	-	HP > LP	n.s	(+)	(+) ζ_day_min:diam.	-
2021	Occurrence of daugther GU mortality	n.s	(-)	n.s	n.s	(+)	n.s	n.s	n.s	n.s	(+)
2021	Intensity of daugther GU mortality	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	(+)
2021	Occurrence of mother GU mortality	n.s	n.s	n.s	(-) TrPPFD_ref	n.s	HP > LP	n1<n2,n3	(-)	(-) TrPPFD_week_min	n.s

TABLE 3 - Effects of the factors studied at the scale of unpruned and pruned growth units (GUs) on the temporal response variables describing vegetative growth after pruning. The sign + or – indicates a significantly positive or negative effect, respectively, of the factor on the response variable; ns indicates a non-significant effect. The sign = indicates that the response variable was quite similar among factor modalities. A positive effect indicates that the response variable increased with pruning intensity or pruning severity. For growth unit position, A > L indicates that the value of the response variable was higher on apical than on lateral GUs.

Year	**Response**	**Unpruned growth units**					**Pruned growth units**				
		Pruning intensity	Diameter	Position	Light	Nb. daugther	Pruning intensity	Pruning severity	Diameter	Light	Nb. daugther
2020 Veg.	Occurrence of bud burst during flush 2	n.s	n.s	n.s	n.s	-	-	-	-	-	-
		n.s	n.s	n.s	n.s	-	-	-	-	-	-
2020 Veg.	Delay to burst (flush 2)	n.s	(-)	n.s	n.s	-	-	-	-	-	-
		n.s	n.s	n.s	(-) ζ	-	-	-	-	-	-
2020 Rep.	Occurrence of bud burst during flush 2	n.s	(+)	n.s	n.s	-	-	-	-	-	-
		n.s	n.s	n.s	(+) ζ	-	-	-	-	-	-
2020 Rep.	Delay to burst (flush 2)	n.s	n.s	n.s	(-) TrPPFD	-	-	-	-	-	-
		n.s	n.s	n.s	(-) ζ	-	-	-	-	-	-
2021 Veg.	Occurrence of bud burst during flush 2	n.s	n.s	n.s	n.s	-	n.s	n.s	n.s	n.s	-
2021 Veg.	Delay to burst (flush 1)	n.s	n.s	n.s	(-) TrPPFD_week_8	-	n.s	n.s	(-)	(-) TrPPFD_day_8	-

For GUs where bud burst occurred (n = 301), 1 to 6 daughter GUs were produced. When considering light quantity (*TrPPFD*) in the analysis, intensity of vegetative bud burst was positively affected by *TrPPFD* (χ^2=13.75, df=1, P<0.001). It was also affected by GU position (χ^2=11.10, df=1, P<0.001), with a higher number of daughter GUs produced on apical (1.27 a) than on lateral (1.07 b) GUs. The same results were obtained when considering light quality (ζ) instead (Table 2).
Two vegetative flushes occurred at 15.6 (± 0.56) and 29.9 (± 0.56) days after pruning respectively, with 56.0% of bud burst occurring during the second flush. Either considering light quantity or light quality in the analysis, no factors affected the occurrence of bud burst during the second flush. When considering light quantity (*TrPPFD*) in the analysis, the delay of bud burst (i.e., number of days after pruning) for GUs that burst during the second flush was negatively affected by GU diameter (χ^2=7.33, df=1, P<0.01). When considering light quality (ζ) instead, ζ was the only significant factor, with a negative effect on the delay of bud burst (χ^2=6.40, df=1, P=0.01).

3.1.2 Reproductive bud burst

Reproductive bud burst occurred on 71% of the terminal GUs (n = 440). When considering light quantity (*TrPPFD*) in the analysis, *TrPPFD* had a positive effect on the occurrence of reproductive bud burst (χ^2=30.63, df=1, P<0.001). The occurrence of reproductive bud burst was also positively affected by GU diameter (χ^2=18.29, df=1, P<0.001). When considering light quality (ζ) instead, the same results were obtained (Table 2).

Two reproductive flushes occurred at 14.8 (± 0.80) and 58.4 (± 0.46) days after sampling respectively, with 63.0% of bud burst occurring during the second flush. When considering light quantity (*TrPPFD*) in the analysis, only GU diameter positively affected the occurrence of bud burst during the second flush (χ^2=13.10, df=1, P<0.001). When considering light quality (ζ) instead, only ζ positively affected the occurrence of bud burst during the second flush (χ^2=32.59, df=1, P<0.001). The delay of bud burst (i.e., number of days after sampling) for GUs that burst during the second flush was only affected by light variable, either *TrPPFD* (χ^2=5.48, df=1, P=0.02) or ζ (χ^2=9.14, df=1, P<0.01) depending on the light variable considered in the analysis, with a negative effect in both cases.

3.2 Effect of architectural, environmental and cultural factors on vegetative bud burst and GU mortality in 2021

The hourly *TrPPFD* and ζ values simulated and measured on March 17, 2021 were closely related with linear models (r^2 > 0.98), which successfully validated light simulations (Annex I). Contrary to our hypotheses, average light quantity ("TrPPFD_ref") was similar between pruning severity modalities n1 (0.33 a), n2 (0.31 a) and n3 (0.31 a) and between pruning intensity modalities C (0.29 a), LP (0.27 a) and HP (0.33 a) trees. On the other hand, if we consider only GUs positioned inside the crown, there was more light in the interior part of HP (0.20 a) than LP (0.11 ab) and C (0.07 b) trees. As expected, average diameters increased with pruning severity from n0 (4.78 mm d), n1 (6.83 mm c), n2 (8.78 mm b) to n3 (11.66 mm a) and with pruning intensity from C (5.01 mm b) to LP (8.15 mm a) and HP (7.80 mm a) trees. Two vegetative flushes occurred at 24.4 (± 0.16) and 40.0 (± 0.18) days after pruning respectively, with 96.0% of bud burst occurring during the first flush.

3.2.1 Vegetative bud burst

3.2.1.1 Unpruned GU

Vegetative bud burst occurred on 26% of the unpruned GUs still alive (n = 338). Occurrence of vegetative bud burst of unpruned GUs was positively affected by the light variable

'ζ_week_mean' (χ^2=24.09, df=1, P<0.001) (Figure 2. A) and GU diameter (χ^2=8.64, df=1, P<0.01) (Fig 2. B). It was also affected by pruning intensity (χ^2=14.89, df=2, P<0.001), with a higher probability on HP (0.45 a) than on LP (0.06 b) and C (0.05 b) trees.

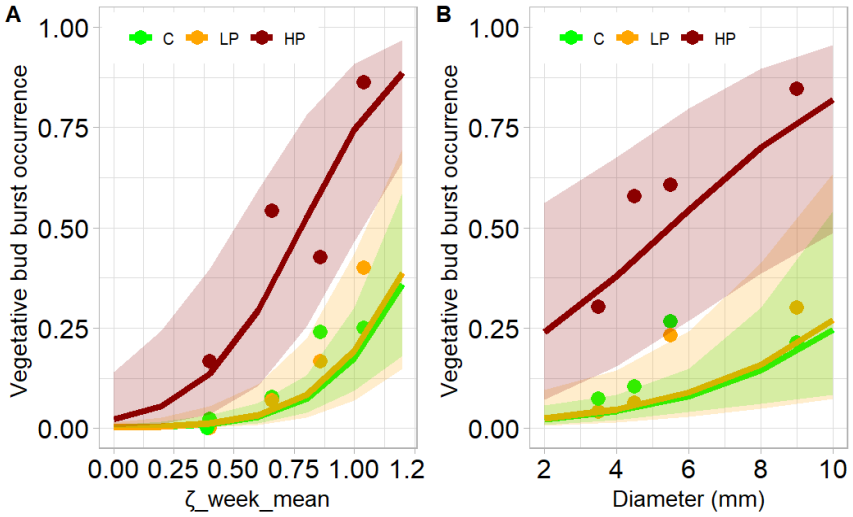


Figure 2. Vegetative bud burst occurrence of unpruned growth units (GUs) according to pruning intensity and the light variable "ζ_week_mean" (A), and according to pruning intensity and GU diameter (B). Lines represent simulated probabilities (±95% confidence interval) and circles represent average probabilities observed per class. Sample size ranged from 12 to 44 GUs, with a mean of 28 ± 11 GUs per class.

Intensity of vegetative bud burst (i.e., number of daughter GUs produced per GU) for unpruned GUs where vegetative bud burst occurred (n = 89) ranged from 1 to 7. Intensity of bud burst of unpruned GUs was positively affected by the light variable 'ζ_day_min' (χ^2=48.18, df=1, P<0.001). It was also affected by GU position (χ^2=11.58, df=1, P<0.001), with a higher average number of daughter GUs produced on apical (1.95 a) than on lateral (1.27 b) GUs.

Concerning bud burst dynamic of the unpruned GUs, no factors affected the occurrence of bud burst during the second flush (Table 3). The delay of bud burst (i.e., number of days after pruning) for unpruned GUs that burst during the first flush (n = 84) was only affected negatively by the light variable "TrPPFD_week_8" (χ^2=7.97, df=1, P<0.01). It means that GUs burst earlier when TrPPFD_week_8 values are high.

3.2.1.2 Pruned GUs

Vegetative bud burst occurred on 48% of the pruned GUs still alive (n = 566). The occurrence of vegetative bud burst of pruned GUs was positively affected GU diameter (χ^2= 66.62, df=1, P<0.001) (Figure 3. A) and by two light variables, 'ζ_week_min' (χ^2=28.22, df=1, P<0.001) (Figure 3. B) and to a lesser extent 'TrPPFD_day_16' (χ^2=6.75, df=1, P<0.01). Lastly, it was significantly affected by pruning intensity (χ^2=9.35, df=2, P<0.01), with a higher probability on HP (0.77 a) than on LP (0.18 b) trees.

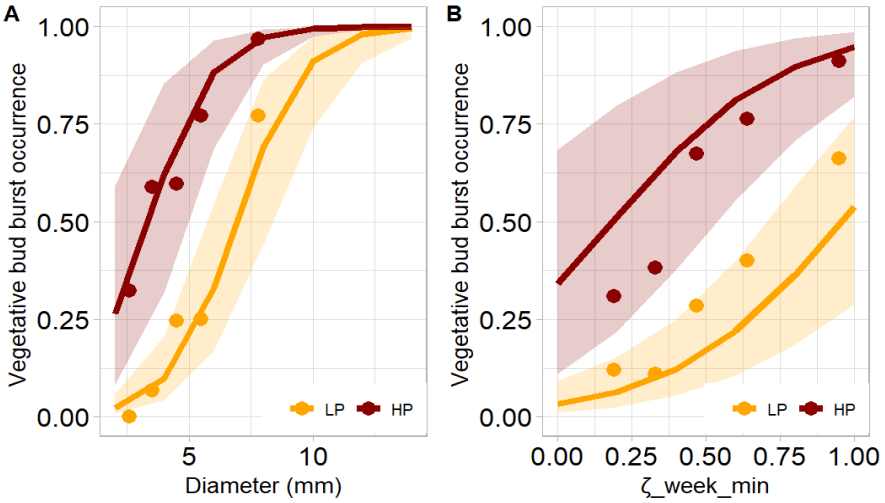


Figure 3. Vegetative bud burst occurrence of pruned growth units (GUs) according to pruning intensity and the light variable "ζ _week_min" (A), and according to pruning intensity and GU diameter (B). Lines represent simulated probabilities (±95% confidence interval) and circles represent average probabilities observed per class. Sample size ranged from 15 to 125 GUs, with a mean of 71 ± 28 (A) and 57 ± 18 (B) GUs per class.

Intensity of vegetative bud burst (i.e. number of GU daughters produced) for pruned GUs where vegetative bud burst occurred (n = 269) ranged from 1 to 14. Intensity of vegetative bud burst of pruned GUs was positively affected by GU diameter (χ^2=55.24, df=1, P<0.001) and the light variable 'ζ_day_min' (χ^2=32.74, df=1, P<0.001). The interaction between diameter and 'ζ_day_min' was significant (χ^2=18.163, df=1, P<0.001). The number of daughter GUs produced increased with ζ_day_min for small and medium diameters but increased and leveled off at high ζ_day_min values for large diameters. Lastly, intensity of bud burst of pruned GUs was affected by pruning intensity (χ^2=14.37, df=1, P<0.001), with a higher average number of GU daughters produced on HP (4.99 a) than on LP (3.50 b) trees.

Concerning bud burst dynamic of the pruned GUs, no factors affected the occurrence of bud burst during the second flush (Table 3). On the other hand, the delay of bud burst during the first flush for pruned GUs (n = 258) was negatively affected by GU diameter (χ^2= 71.17, df=1, P<0.001) and the light variable 'TrPPFD_day_8" (χ^2=10.93, df=1, P<0.01). It means that GUs burst earlier when diameter and TrPPFD_week_8 values are high.

3.2.2 Mortality of daughter GUs

3.2.2.1 Unpruned GUs

Mortality of daughter GUs occurred on 19% of the unpruned GU where vegetative bud burst occurred (n = 89). The occurrence of daughter GUs mortality for unpruned GU was positively affected by the total number of daughter GUs produced (χ^2=17.36, df=1, P<0.001) and negatively affected by GU diameter (χ^2=8.00, df=1, P<0.01).
Intensity of daughter GUs mortality (i.e., the number of dead daughter GUs) of the unpruned GUs where daughter GU mortality occurred (n = 17) ranged from 1 to 4. It is not affected by any factor.

3.2.2.2 Pruned GUs

Mortality of daughter GUs occurred on 48% of the pruned GU where vegetative bud burst occurred (n = 269). The only significant factor was the total number of daughter GUs produced

that positively affected the occurrence of daughter GUs mortality for pruned GUs (χ^2=55.76, df=1, P<0.001).
Intensity of daughter GUs mortality of the pruned GU where daughter GU mortality occurred (n = 129) ranged from 1 to 14. It was positively affected by the total number of daughter GUs produced (χ^2=62.23, df=1, P<0.001).

3.2.3 Mortality of mother GUs

3.2.3.1 Unpruned GUs

Mortality of mother GU occurred on 6% of the unpruned GUs (n = 360). The light variable 'TrPPFD_ref' was the only significant factor (χ^2=6.58, df=1, P = 0.01), with a negative effect on the occurrence of the mother GU mortality for unpruned GU.

3.2.3.2 Pruned GUs

Mortality of mother GU occurred on 21% of the pruned GUs (n = 720). The occurrence of mother GU mortality was negatively affected by the light variable 'TrPPFD_week_min' (χ^2=21.85, df=1, P<0.001) (Figure 4.A) and GU diameter (χ^2=23.05, df=1, P < 0.001) (Figure 4.B). It was also significantly affected by pruning intensity (χ^2=12.57, df=1, P<0.001) and pruning severity (χ^2=20.52, df=2, P < 0.001), with higher probability of death on HP (0.21 a) than on LP (0.11 b) trees (Figure 4.A) and for severely 'n3' (0.23 a) and 'n2' (0.18 a) than for lightly 'n1' (0.08 b) pruned GUs (Figure 4.B). Even if GU diameter increased with pruning severity modalities, the significant effect of both pruning severity and GU diameter reflects that pruning severity induced a gradient of GU mortality occurrence at the same GU diameter (Figure 4.B), demonstrating the biological effect of pruning severity independently of axis diameter.

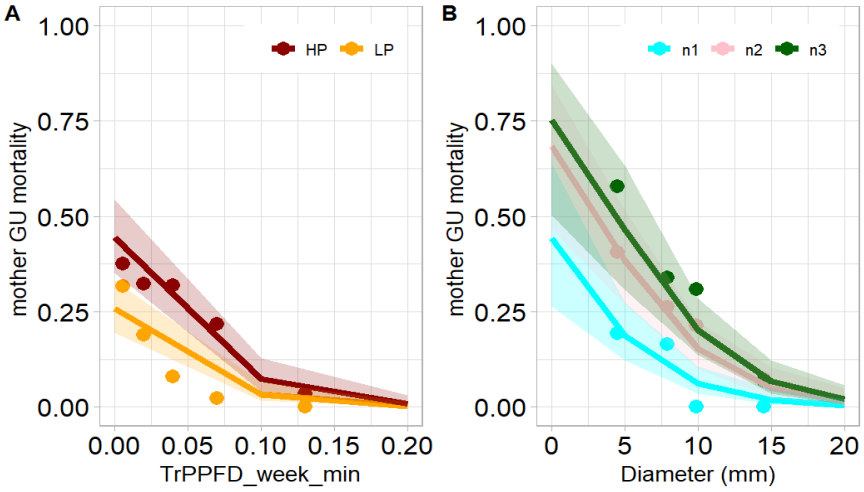


Figure 4. Mortality occurrence of pruned growth units (GUs) according to pruning intensity and the light variable "TrPPFD_week_min" (A), and according to pruning severity and GU diameter (B). Lines represent simulated probabilities (±95% confidence interval) and circles represent average probabilities observed per class. Sample size ranged from 17 to 145 GUs, with a mean of 72 ± 36 (A) and 60 ± 40 (B) GUs per class.

3.3 Effect of light environment, year and fate on bud burst

Analysis of variance performed on the 2020 dataset with vegetative and reproductive bud burst shows that *TrPPFD* affected positively the occurrence of bud burst (χ^2=97.0, df=1, P < 0.001, Figure 5.A) whereas the fate did not (χ^2=2.6, df=1, P=0.1) as well as the interaction between *TrPPFD* and the fate (χ^2=3.1, df=1, P=0.1). Analysis of variance performed on the 2020 and 2021 dataset with vegetative bud burst also shows that *TrPPFD* affected the occurrence of

vegetative bud burst (χ^2=66.3, df=1, P < 0.001, Figure 5.B) whereas the year did not (χ^2=0.6, df=1, P=0.4) as well as the interaction between *TrPPFD* and the year (3 χ^2=3.9, df=1, P=0.05). Thus, among the three factors tested (light, fate and year) light is the ones to affect and structure the occurrence of bud burst.

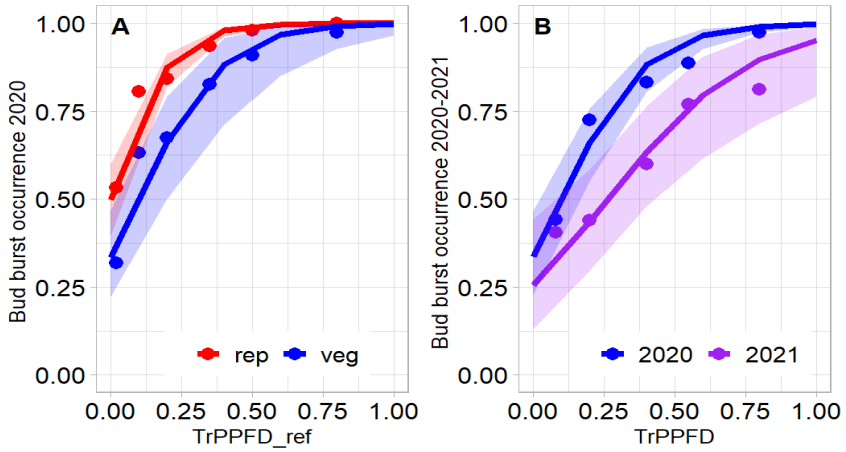


Figure 5. Bud burst occurrence of unpruned terminal growth units (GUs) according to the GU light quantity (daily average TrPPFD, observed or simulated) and either GU fate (rep: reproductive bud burst, veg: vegetative bud burst) in 2020 (A) and year for vegetative bud burst in 2020 and 2021 (B). Lines represent simulated probabilities (±95% confidence interval) and circles represent average probabilities observed per class. Sample size ranged from 13 to 302 GUs, with mean 147 ± 89 (A) and 55 ± 53 (B) GUs per class.

4. Discussion

This research investigated the coupled effect of GU light environment, GU architectural characteristics (position, diameter) and pruning (intensity, severity) on GU bud burst and GU mortality of the evergreen mango tree. Factors selection was applied to select factors that best explain those processes at the GU scale.

4.1 Light favors bud burst and GU survival

The two experiments (2020 and 2021) showed that light has a major positive effect on bud burst in the mango tree (Table 2, Table 3). Thus, light had a positive effect on the occurrence and intensity of vegetative and reproductive bud burst and a positive effect on their earliness (i.e., negative effect on the number of days after pruning or GU sampling for a daughter GU or inflorescence to appear, respectively). Merging the two datasets of 2020, the reference variable for light quantity (*TrPPFD*_ref) was significant on bud burst occurrence, but not the GU fate (i.e., indicating whether the GU produces a daugther GU or an inflorescence) (Figure 5). This result suggest that light does affect bud burst occurrence and that the nature of the daughter GU is determined by other factors. In mango, cool temperatures are notably involved in the induction of flowering (Nunez-Elisea and Davenport, 1995). Merging the two datasets of vegetative bud burst from 2020 and 2021 showed that only the reference variable for light quantity (*TrPPFD*_ref) was significant on bud burst occurrence, but not the year (Figure 5). Yet, even not significant, overall bud burst rates were slightly lower in 2021 than in 2022. It was probably due to a previously higher fruit load of the trees, as the average fruit load of the trees selected in 2020 was 67±56 and 261±119 in 2021. Indeed, the reproductive effort negatively affects subsequent vegetative growth (Costes et al., 2000; Persello et al., 2019) due to the depletion of the tree's carbohydrate reserves. Following our expectations, GUs placed in unfavorable light environments were most likely to die (Figure 4.A) (Henrikson, 2001).

In 2020, the reference variables (*TrPPFD* and ζ*)* were a global daily light environment at the GU scale, sufficient to positively affect vegetative and reproductive bud burst. Reference variables were averaged over the day and thus become more linearly correlated. This explains why, in most cases, the two reference variables have the same effect on bud burst processes when tested individually in the models (Table 2). In 2021, to understand the potential mecanisms underlying light effects on GU bud burst and GU mortality, we tested numerous light variables with different hypotheses on the underlying signals. Our results highlight interesting trends among studied responses variables.

First, light quality (ζ) was always retained by the selection process, with a positive effect, on the occurrence and intensity of vegetative bud burst of unpruned and pruned GUs (Table 2). Moreover, it is above all a minimum value of ζ that was significant. Reduction of ζ induces responses of plant morphogenesis mediated by phytochromes, notably a reduction of branching and tillering (Girault et al., 2008; Nathalie-Leduc, 2014; Desmotes-Mainard et al., 2016). Furthermore, plant perception of ζ reduction is known to be an early signal, which triggers plant plasticity to escape shade. Here, in the mango tree, we observed that GUs of unpruned C trees (i.e., GUs that display a natural response to light) had a burst probability close to 0 (<0.01) under a weekly average ζ value of 0.50 (Figure 2.A). Thus, light quality could regulate the spatialization of bud burst in the mango crown through a threshold ζ below which bud burst is inhibited as observed in wheat (Evers et al., 2006).
Second, light quantity early in the morning (i.e., *TrPPFD_week_8* or *TrPPFD_day_8*) appeared to affect positively the earliness of vegetative bud burst both for unpruned and pruned GUs (Table 2). It is known that light quality changes across the day, with more blue light in the morning compared to the rest of the day (Chiang et al., 2019). Blue light can stimulate photosynthesis by inducing stomatal opening and can also positively affect bud burst for *Prunus ceracifera* (Muleo et al., 2001). Bresfold and Robson (2018) demonstrated that blue light induces earlier bud burst in branches of three decideous trees species. Light quantity in the PAR range (*PPFD*) is linearly correlated with the proportion of blue wavelengths in the light spectrum (Carrié et al., submitted). Thus, GUs perceiving more light quantity, especially early in the morning, could perceive more blue light than GUs placed in the shade at that time, explaining the observed differences in burst dates in response to *TrPPFD* early in the morning.
Third, light quantity (*TrPPFD_week_min* or *TrPPFD_ref*) was retain to affect negatively mortality of mother GU. This result supports the hypothesis of a competition between GUs determined by the GU light environment and resource supply (water, nutrients, carbohydrates), (Sprugel et al., 2002). First, photosynthesis in shaded foliage could become water-limited due to the larger water sink of sunlit leaves. It could decrease photosynthesis until GU cannot fix enough carbon to cover maintenance respiration. Second, GU mortality in shaded parts could allow remobilizing reserves to ensure bud burst of GUs located in favorable light environments.

The timing of our light measurements suggests that the light effect recorded here corresponds to a rapid signal at the GU scale, which is an important key result for understanding photomorphogenesis processes in mango. However, our light variables relative to light quantity and quality were mostly highly correlated, as a result of functional relationships between ζ and *TrPPFD* (Escobar-Gutiérrez et al., 2009). Deciphering the effect of light quantity and light quality would require uncoupling these effects under controlled light conditions, for example with colored filters (Maaike Wubs et al., 2014). Indeed, in addition to the morphogenetic effect of a low ζ, a low *PPFD* directly decrease photosynthesis and affect bud burst regulation mediated by sugar signaling and the sink-to-source ratio (Scneider et al., 2019).

4.2 GU characteristics are linked to assimilates supply and bud burst

GU position (apical vs. lateral) affected vegetative bud burst intensity in 2020 and 2021: apical GUs produced more daugther GUs than lateral GUs (Table 2). This result is in well accordance with previous studies (Normand et al., 2009; Dambreville et al., 2013; Persello et al., 2019). Apical and lateral GUs of mango tree are characterized by dimorphism, with apical GUs having a greater number of leaves and a larger and longer stem than lateral GUs. Leaves play two roles locally: (i) direct carbon supply via photosynthesis; and (ii) indirect carbon supply via transpiration, as high levels of sugar have been reported from vaccum extrated sap (Fletcher 2001). The apical position of a GU suggests greater sugar storage capacity and hydraulic conductivity. The positive role of sugars (Patrick, 1988) and water availability (Lauri et al., 2008) on meristem activity could explain the higher bud burst intensity on apical GUs compared to lateral GUs. As pointed out in previous work, GU position has no effect on the probability of bud burst occurrence, it is GU diameter that significantly affects this process, probably due to the proximity between these two variables (Dambreville et al., 2013). The same processes discussed above could therefore also explain the positive effect of diameter, a good predictor of leaf area and sugar storage capacity in woody parenchyma (Normand et al., 2009). Thus, in our study, GU diameter positively affected vegetative bud burst (occurrence, intensity) of either unpruned and pruned GUs (Figure 2.B, Figure 3.B, Table 2) and negatively affected mortality of mother pruned GUs (Figure 4.B, Table 2). GU diameter also affected bud burst on a temporal scale (i.e., the dynamics of unpruned and pruned GU bud burst).

GU diameter appears to affect light responses at the GU scale. Indeed, for both unpruned and pruned GUs, the occurrence of vegetative bud burst increased at a given light environment in a positive manner with increasing diameter, suggesting that the two factors have an additive effect on bud burst. Interestingly, for the pruned GU, light did interact with diameter on vegetative bud burst intensity (Table 2) and extreme diameter ranges have limited bud burst independently of the GU light environment.

Light quantity, GU diameter and the sink-to-source ratio at the GU scale are deeply related, which probably explains some of the effects described, especially for GU mortality. In another species such as almond tree, Lampinen et al. (2011) find that the sink-to-source ratio regulates the life cycle of axes (i.e., in this case spurs). Their longevity is related to factors that influence the sink-to-source ratio. For example, when sources become insufficient to meet the needs of the sinks, axis death occurs. Finally, in our study, highly significant factor on daughter GU mortality was the number of daughter GU produced, with a positive effect (Table 2). One hypothesis is that the perception of a favorable light environment and assimilate supply (i.e., related to diameter) allows the expression of a maximum growth potential, which is then regulated by mortality to preserve the sink-to-source ratio and not to deplete the mother GU.

4.3 Pruning affect internal factors and light within the crown

Pruning intensity affected positively vegetative bud burst at the local scale (pruned GUs on LP and HP trees) and at a distant scale (unpruned GUs of LP and HP trees) (Table 2). These results confirmed that axis pruning promotes locally vegetative bud burst, as already observed in the evergreen mango tree (Persello et al., 2019) but also in macadamia, litchee (Olesen et al., 2008; Olesen et al., 2013) and peach (Mediene et al., 2002). The distant effect of pruning was also previously observed in species like apple tree (Fumey et al., 2011). Induction of vegetative bud burst after pruning is a well-shared response among species because pruning affects internal tree factors, such as hormonal, nutrient distribution and shoot:root ratio. First, removal of terminal axes locally suppresses apical dominance exerted by hormonal and nutrient control, allowing the underlying axillary buds along the branch to burst (Cline et al., 2006). Second,

removal of axes changes the root:shoot ration by reducing the aboveground plant biomass. At the same time, it changes the sink-to-source ratio (implicated in bud burst regulation) by reducing the number of growing sites, which function both as sinks for nitrogen (N) and sources and sinks for carbon (C) (Mediene et al., 2002). Thus, pruning induce bud burst, so that the new vegetative growth may restore the initial shoot:root ratio (Rom and Ferree 1985, Neri et al. 1992, Tworkoski 2000). This response is in accordance with the concept of a functional equilibrium between the size of shoots and roots and their roles in C and N acquisition (Brouwer 1983). Tree responses to pruning allow to balance biomass distribution among the tree structure to restore the functional equilibrium. Furthermore, pruning intensity indeed creates more light in the interior part of the crown which could enhance vegetative bud burst by affecting competition process between GUs. Unlike vegetative bud burst, the effect of pruning intensity on mortality of morther GUs is only local, not distant (Table 2), and our study confirmed that pruning intensity increased mortality of mother GUs.
Pruning intensity affected strongly the relationships described between light or diameter and biological responses at the GU scale. Thus, light and diameter response at the GU scale were affected by the global unbalance at the tree scale so that pruned and unpruned GUs on more intensively pruned tree produced more bud burst or more mortality at a given diameter/light environment. Pruning intensity even induced bud burst in limiting light environments (HP trees in Fig. 2A) suggesting that pruning induces-changes, which induce bud burst despite the effect of low light. Surprisingly, pruning intensity did not affect bud burst dynamic (i.e., at a temporal scale). In fact, tree pruning is known to synchronized vegetative growth and tend to make it early (Oothuyse 1994; Davenport 2006; Persello et al., 2019).

Diameter was tightly correlated to pruning severity at the pruning point, but contrary to our hypothesis and previous results (Persello et al., 2019), pruning severity did not affect vegetative bud burst at all. The previous significant effect of pruning severity on vegetative bud burst is probably due to the absence of important significant factor in models. But our results highlight that severity affected the relationship between diameter and mother GU mortality (Figure 4.B). Thus, this result demonstrated the biological effect of pruning severity, independent of axis diameter.

GUs can be modeled as semi-autonomous systems governed by supply and demand functions. The competition between them regulates the distribution of carbohydrates, and is directed by internal and environmental factors such as light. Pruning modulates tree architecture altering GU birth and death by modifying internal factors, unbalancing shoot:root biomass in the tree and modifying the microclimate. Pruning of fruit trees is an essential practice to optimize their architecture, maintain their productivity over time, and improve fruit quality. It is therefore crucial to study the effect of this practice on the functioning of fruit trees in order to provide new solutions to major agronomic problems such as irregularity of production. The use of functional structural plant model (FSPM) makes it possible to simulate architectural development and the relationships between light interception, sink-to-source ratio dynamics and light quality perception (Evers et al., 2011). Including a virtual pruning procedure in FSPMs also limits the need for costly field experimental setups (Tang et al., 2019). The V-Mango FSPM (Boudon et al., 2020; Vaillant et al., 2021) was developed to simulate vegetative and reproductive development of mango trees. Implementing our results in V-Mango will allow to simulate pruning scenarios, and their effects on subsequent vegetative growth, help answer new research questions about tree functioning and investigate pruning practices effect on fruit production.

Conclusion

This work highlights that terminal GUs birth and death in the mango tree crown is regulated by internal factors linked to GU characteristics, GU light environment and is highly affected by pruning-induced changes. This study confirms that tree architecture depends, at the GU scale, on resources such as energy and nutrients that regulate their birth and death through the detection of local signals (hormonal, light, sugar). This study also provides insight into the biological responses of mango tree, cv. 'Cogshall', to pruning. We confirmed that pruning intensity induces a local (unpruned GUs) and distant (pruned GUs) response with structural consequences (i.e., regrowth) but we did not observe temporal consequences. Thus, pruning affects mainly internal factors and biomass distribution at the tree scale, inducing a local and distant mechanism to recover the lost biomass. The induced vegetative growth is then spatialized on the tree structure according to local resources. Optimization of fruit tree architecture by pruning can improve fruit production in terms of quantity and quality. Our results could be implemented into the functional structural plant model V-Mango to search for pruning practice and tree management improving fruit production.

Author contributions

All authors designed the experiment. EC, FN, IG, DC collected the data. EC, IG, and FN analyzed the data. EC wrote the first draft of the manuscript. All authors discussed the results and revised the manuscript.

Funding

This work was carried out as part of the CIRAD DPP COSAQ agronomical research program (activities 2018-2021) funded by the European Community (ERDF fund) and the Conseil Régional de la Réunion. The funding sources had no involvement in study design, in the collection, analysis or interpretation of data, in the writing of the report, or in the decision to submit the article for publication.

References

Alla, A.Q., Camarero, J.J., Palacio, S. et al. (2013). Revisiting the fate of buds: size and position drive bud mortality and bursting in two coexisting Mediterranean Quercus species with contrasting leaf habit. *Trees*, 27, 1375–1386. (2013). Doi : 10.1007/s00468-013-0885-x

Bartoń, K. (2022). MuMIn: multi-model inference. R package version 1.46. 0. Available online at: https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., and Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Software*. 67(1), 1–48. Doi :10.18637/jss.v067.i01

Boudon, F., Persello, S., Jestin, A., Briand, A.-S., Grechi, I., Fernique, P., Guédon, Y., Léchaudel, M., Lauri, P.É., Normand, F. (2020). V-Mango: a functional–structural model of mango tree growth, development and fruit production. *Ann. Bot*. 126(4), 745–763. Doi : 10.1093/aob/mcaa089

Bojanowski, J.S. (2016). sirad: functions for calculating daily solar radiation and evapotranspiration. r package version 2.3-3. < https://CRAN.R-project.org/ package=sirad > .

Brelsford, C.C., Robson, T.M. (2018). Blue light advances bud burst in branches of three deciduous tree species under short-day conditions. *Trees.*, 32, 1157–1164. Doi : 10.1007/s00468-018-1684-1

Brouwer, R. (1983). Functional equilibrium: sense or nonsense? *Neth. J. Agric. Sci*. 31, 335–348. Doi: 10.18174/njas.v31i4.16938

Bruce, P., and Andrew B. (2017). Practical Statistics for Data Scientists. O'Reilly Media.

Brusa, A., and Bunker, D.E. (2014). Increasing the precision of canopy closure estimates from hemispherical photography: Blue channel analysis and under-exposure. *Agric.For. Meteorol*. 195-196, 102–107. Doi : 10.1016/j.agrformet.2014.05.001

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

Chiang, C., Olsen, J.E., Basler, D., Bånkestad, D., Hoch, G. (2019). Latitude and weather influences on sun light quality and the relationship to tree growth. *Forests.* 10, 610–622. Doi : 10.3390/f10080610

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 Physiol. 25(12), 1545–1552. Doi : 10.1093/treephys/25.12.1545

Costes, E., Fournier, F., Salles, J.C. (2000). Changes in primary and secondary growth as influenced by crop load in 'Fantasme' apricot trees. *J. Hortic. Sci. Biotechnol*. 75(5), 510–519. Doi : 10.1080/14620316.2000.11511277

Dambreville, A., Lauri, P.É., Trottier, C., Guédon, Y., and Normand, F. (2013). Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. *J. Exp. Bot*. 64(8), 2467–80. Doi: 10.1093/jxb/ert105

Davenport, T.L. (2009). Reproductive physiology. In: The mango, Botany, Production and Uses, 2nd Edition, R. E. Litz (Ed.), CAB International, Wallingford, UK, 97–169.

Demotes-Mainard, S., Péron, T., Corot, A., Bertheloot, J., Le Gourrierec, J., Pelleschi-Travier, S., Crespel, L., Morel, P., Huché-Thélier, L., Boumaza, R., Vian, A., Guérin, V., Leduc, N., Sakr, S. (2016). Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environ. Exp. Bot*. 121, 4–21. Doi : 10.1016/j.envexpbot.2015.05.010

Dervishi, S., Mahdavi, A. (2012). Computing diffuse fraction of global horizontal solar radiation: A model comparison. *Sol. Energy*. 86(6), 2012, 1796–1802. Doi : 10.1016/j.solener.2012.03.008

Erbs, D., Klein, S., Duffie, J. (1982). Estimation of the diffuse radiation fraction for hourly, daily and monthly-average global radiation. *Sol. Energy.* 28(4), 293–302. Doi : 10.1016/0038-092X(82)90302-4

Escobar-Gutiérrez, A.J., Combes, D., Rakocevic, M., De Berranger, C., Eprinchard-Ciesla, A., Sinoquet, H., Varlet-Grancher, C. (2009). Functional relationships to estimate Morphogenetically Active Radiation (MAR) from PAR and solar broadband irradiance measurements: The case of a sorghum crop. *Agric. For. Meteorol*. 149(8), 1244–1253. Doi : 10.1016/j.agrformet.2009.02.011

Evers, J.B., Vos, J., Andrieu, B., Struik, P.C., (2006). Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red: far-red ratio. *Ann. Bot*. 97(4), 649–658. Doi :10.1093/aob/mcl020

Evers, J.B., van der Krol, A.R., Vos, J., Struik, P.C. (2011). Understanding shoot branching by modelling form and function. *Trends in Plant Sci*. 16(9), 464–467. Doi : 10.1016/j.tplants.2011.05.004

Fumey, D., Lauri, P.É., Guédon, Y., Godin, C., Costes, E. (2011). How young trees cope with removal of whole or parts of shoots: an analysis of local and distant responses to pruning in 1-year-old apple (Malus xdomestica; Rosaceae) trees. *Am. J. Bot*. 98(11), 1737–51. Doi : 10.3732/ajb.1000231

Girault, T., Bergougnoux, V., Combes, D., Viemont, J.D., Leduc, N. (2008). Light controls shoot meristem organogenic activity and leaf primordia growth during bud burst in Rosa sp. *Plant Cell Environ*. 31(11), 1534–1544. Doi : 10.1111/j.1365-3040.2008.01856.x

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

Harmer, R. (1992). The incidence of recurrent flushing and its effect on branch production in Quercus petraea (Matt) Liebl growing in southern England. *Ann. For. Sci*. 49(6), 589–597. Doi : 10.1051/forest:19920603

Hartig, K., Beck, E. (2006). Crosstalk between auxin, cytokinins, and sugars in the plant cell cycle. *Plant Biol*. 8(3), 389–96. Doi : 10.1055/s-2006-923797

Henriksson, J. (2001). Differential shading of branches or whole trees: survival, growth, and reproduction. *Oecologia,* 126, 482–486. Doi : 10.1007/s004420000547

James, G., Witten, D., Hastie, T., and Tibshirani, R. (2014). An Introduction to Statistical Learning: With Applications in R. *Springer Publishing Company*. Incorporated.

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

Kotilainen, K., Aphalo, P.J., Brelsford, C.C., Böök, H., Devraj, S., Heikkilä, A., Hernández, R., Kylling, A., Lindfors, A.V., Robson, T.M. (2020). Patterns in the spectral composition of sunlight and biologically meaningful spectral photon ratios as affected by atmospheric factors. *Agric. For. Meteorol*. 291(108041). Doi : 10.1016/j.agrformet.2020.108041

Lampinen, B.D., Tombesi, S., Metcalf, S.G., DeJong, T.M. (2011). Spur behaviour in almond trees: relationships between previous year spur leaf area, fruit bearing and mortality. *Tree Physiol*. 31(7), 700–6. Doi : 10.1093/treephys/tpr069

Lauri, P.-É., and Trottier, C. (2004). Patterns of size and fate relationships of contiguous organs in the apple (Malus domestica) crown. *New Phytol*. 163(3), 533–546. Doi : 10.1111/j.1469-8137.2004.01136.x

Lauri, P.É., Bourdel, G., Trottier, C., Cochard, H. (2008). Apple shoot architecture: evidence for strong variability of bud size and composition and hydraulics within a branching zone. *New Phytol*. 178(4), 798–807. Doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02416.x

Leduc, N., Roman, H., Barbier, F., Péron, T., Huché-Thélier, L., Lothier, J., Demotes-Mainard, S., Sakr, S. (2014). Light signaling in bud outgrowth and branching in plants. *Plant.*, 3(2), 223–250. Doi: 10.3390/plants3020223

Lenth, R.V. (2016). Least-squares means: The R package lsmeans. *J. of Stat. Software* 69, 1–33. Doi : 10.18637/jss.v069.i01

Maaike Wubs, A., Heuvelink, E., Marcelis L.F.M., Buck-Sorlin G.H., Vos, J. (2014). Axillary budbreak in a cut rose crop as influenced by light intensity and red:far-red ratio at bud level. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 139(2), 131–138. Doi : 10.21273/JASHS.139.2.131

Mediene, S., Jordan, M.O., Pages, L., Lebot, J., Adamowicz, S. (2002). The influence of severe shoot pruning on growth, carbon and nitrogen status in young peach trees (*Prunus persica*). *Tree Physiol*. 22(18), 1289–1296. Doi : 10.1093/treephys/22.18.1289

Muleo, R., Morini, S., & Casano, S. (2001). Photoregulation of growth and branching of plum shoots: Physiological action of two photosystems. *In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant.* 37, 609–617. Doi : 10.1007/s11627-001-0107-x

Neri, D., Sansavini, S., and Sugiyama, N. (1992). Summer and root pruning of split-root potted peach trees. *Acta Hortic*. 322, 177–189. Doi: 10.17660/ActaHortic.1992.322.20

Normand, F., Bissery, C., Damour, G., Lauri, P.É. (2008). Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf stem allometry in mango cultivars. *New Phytol.* 178(3), 590–602. Doi : 10.1111/j.1469-8137.2008.02380.x

Normand, F., Pambo Bello, A.K., Trottier, C. and Lauri, P-É. (2009). Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? An essay in mango. *Ann. Bot*. 103(8), 1325–36. Doi **:** 10.1093/aob/mcp079

Núñez-Eliséa, R., Davenport, T.L. (1995). Effect of leaf age, duration of cool temperature treatment, and photoperiod on bud dormancy release and floral initiation in mango. *Sci. Hort*. 62(1-2), 63–73. Doi : 10.1016/0304-4238(94)00749-6

Olesen, T., Menzel, C.M., McConchie, C.A., Wiltshire, N. (2013). Pruning to control tree size, flowering and production of litchi. *Scientia Horticulturae*. 56, 93–98. Doi: 10.1016/j.scienta.2013.03.013.

Olesen, T., Robertson, D., Muldoon, S., Meyer, R. (2008). The role of carbohydrate reserves in evergreen tree development, with particular reference to macadamia. *Sci. Hortic*. 117(1), 73–77, Doi : 10.1016/j.scienta.2008.03.026

Oosthuyse, S. A. and Jacobs, G., (1995). Relationship between branching frequency, and growth, cropping and structural strength of 2-year-old mango trees. *Sci. Hortic.* 64(1-2), 85–93. Doi: 10.1016/0304-4238(95)00820-X

Patrick, J.W. (1988). Assimilate partitioning in relation to cropproductivity. *HortScience.* 2(1), 33–40.

Persello, S., Grechi, I., Boudon, F., Normand, F. (2019). Nature abhors a vacuum: Deciphering the vegetative reaction of the mango tree to pruning. *Eur. J. Agron*. 104, 85–96. Doi : 10.1016/j.eja.2019.01.007

R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/

Rom, C.R., and Ferree, D.C. (1985). Time and severity of summer pruning influences on young peach tree net photosynthesis, transpiration, and dry weight distribution. *J. Amer. Soc. Hort. Sci*. 110(3), 455–461. Doi : 10.21273/JASHS.110.3.455

Schneider, A., Godin C., Boudon, F., Demotes-Mainard, S., Sakr, S., Bertheloot, J. (2019). Light regulation of axillary bud outgrowth along plant axes: an overview of the roles of sugars and hormones. *Front. Plant Sci*. 10(1296), 1–17. Doi : 10.3389/fpls.2019.01296

Smith, H. (1994). Sensing the light environment : the functions of the phytochrome family. In: Kendrick, R.E., Kronenberg, G.H.M. (Eds.), Photomorphogenesis in Plants. second ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 377–416.

Sprugel, D.G. (2002). When branch autonomy fails: Milton's Law of resource availability and allocation. Tree Physiol. 22(15-16), 1119–1124. Doi : 10.1093/treephys/22.15-16.1119

Tang, L., Yin, D., Chen, C., Yu, D., Han, W. (2019). Optimal design of plant canopy based on light interception: a case study with loquat. *Front. Plant Sci*. 10(364), 1–11. Doi : 10.3389/fpls.2019.00364

Ter Steege, H. (2018). Hemiphot.R: Free R scripts to analyse hemispherical photographs for canopy openness, leaf area index and photosynthetic active radiation under forest canopies. Naturalis Biodiversity Center, Leiden, The Netherlands. https://github.com/Hans-ter-Steege/Hemiphot

Tworkoski, T. (2000). Response of potted peach trees to pruning and grass competition. *HortScience.* 35(7), 1209–1212. Doi : 10.21273/HORTSCI.35.7.1209

Vaillant, J., Grechi, I., Normand, F., Boudon, F. (2022). Towards virtual modelling environments for functional–structural plant models based on Jupyter notebooks: application to the modelling of mango tree growth and development. *in silico Plants*. 4(1), 1–16. Doi : 10.1093/insilicoplants/diab040

Annexe 1: Validation of the GU light environment simulated from hemispherical images

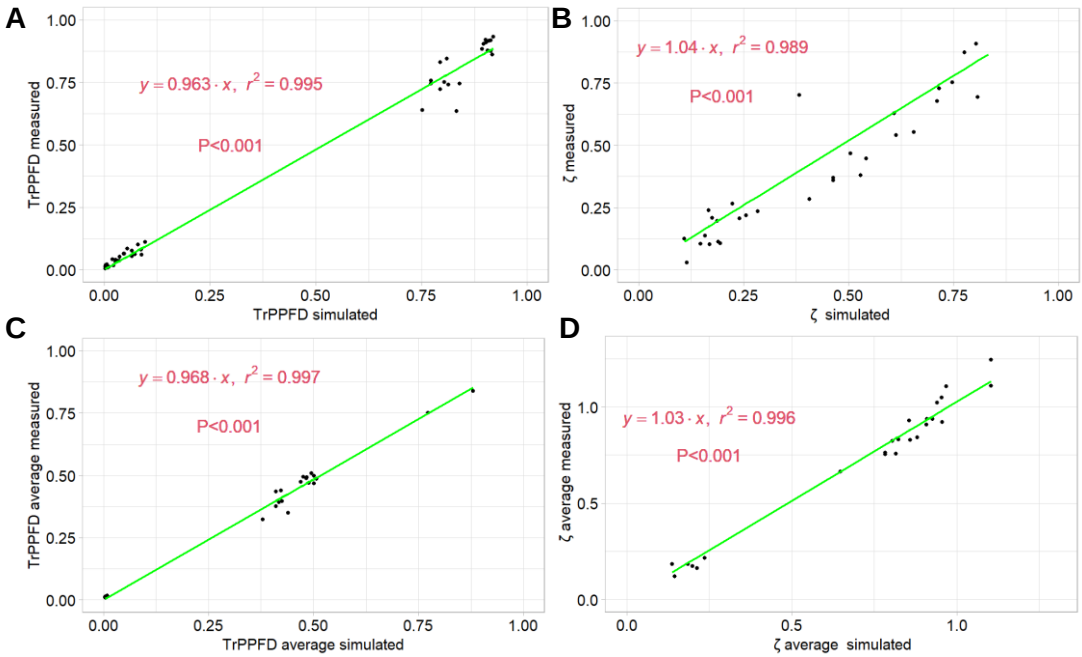


Figure 1. Linear regression between *TrPPFD* (A, C) and *ζ* (B, D) simulated from hemispherical images and Schnute equation, and measured with a JAZ spectrometer on 27 GUs in 2021, with either two values per GU, i.e., the two values simulated/measured at 9:00 and 15:00 (A, B), or one value per GU, i.e., the average of the two values simulated/measured at 9:00 and 15:00 (C, D)

Annexe 2 The penalty method and elastic net algorithm

Penalized linear regression involves adding penalties to the loss function to favor simpler models that have smaller coefficient values. Elastic Net regression (Friedman, Hastie, and Tibshirani 2010) is a penalized modeling approach that is a mixture of ridge regression (Hoerl and Kennard 2000) and least absolute shrinkage and selection operator (LASSO) regression (Tibshirani 1996). 'Glmnet' package in R allows to fit generalized linear models via penalized maximum likelihood and a regularization path was computed for an elastic net penalty controlled by α and a tuning parameter λ (controls the overall strength of the penalty).

First, was simultaneously searched for a preferable set of λ and α values with the *ensr() function* (DeWitt, 2019), adding the family distribution laws of the response variable in argument. Then Elastic Net regression was built using *glmnet()* function and predictors were selected for coefficients different from zero.

References

Dewit, P., Bennett, T. (2019). ensr: R Package for Simultaneous Selection of Elastic Net Tuning Parameters. arXiv: Computation.

Friedman, J., Hastie, T., Tibshirani, R. (2010). Regularization Paths for Generalized Linear Models via Coordinate Descent. *J. Stat. Softw*. 33(1), 1–22. PMID: 20808728

Hoerl, A,E., Kennard, R.W. (2000). Ridge Regression: Biased Estimation for Nonorthogonal Problems. *Technometri*cs. Special 40th Anniversary, Vol. 42, No. 1, pp. 80-86.
Tibshirani, R. (1996). Regression Shrinkage and Selection via the Lasso. Journal of the *Royal Statistical Society*. Series B (Methodological), Vol. 58, No. 1, pp. 267-288.

B - Dissocier les effets de la quantité et de la qualité de la lumière sur le débourrement végétatif et la morphologie des UCs

Effets de la quantité et de la qualité de la lumière sur le développement végétatif et la morphologie des unités de croissance de jeunes manguiers.

Emma CARRIÉ[1,2], Hugo GUIDEZ[1,2], Isabelle GRECHI[1,2], Frédéric BOUDON[3,4], Elzbieta FRAK[5], Didier COMBES[5] and Frédéric NORMAND*[1,2]
[1]CIRAD, UPR HortSys, F-97455 Saint-Pierre, La Réunion, France; [2]HortSys, Univ. Montpellier, CIRAD, Montpellier, France; [3]CIRAD, UMR AGAP Institut, F-34398 Montpellier, France; [4]UMR AGAP Institut, Univ. Montpellier, CIRAD, INRAE, Institut Agro, Montpellier, France; [5]INRAE, UR P3F, F-86600 Lusignan, France

*** Correspondance :**
frederic.normand@cirad.fr
Mots clés : *Mangifera indica L.***,** lumière, photosynthèse, photomorphogénèse, architecture

Résumé
Les effets de la quantité et de la qualité de la lumière sur le développement végétatif et la morphologie des unités de croissances (UCs) terminales chez le manguier de la variété 'Cogshall' ont été décrit. L'utilisation de filtres colorés a permis de dissocier les effets respectifs entre la quantité de la lumière (%*PPFD*) et sa qualité (*ζ*, *UVA-BL*). A l'échelle de l'arbre, aucune des variables n'est significativement affectées par les traitements. Cependant une augmentation plus rapide du volume des arbres sous le traitement réduisant sévèrement le *ζ* suggère un allongement des axes. L'analyse de l'effet des traitements à l'échelle des UCs confirme qu'un très faible *ζ* est un signal perçu par les UCs terminales de la variété 'Cogshall' qui induit un allongement des entre nœuds. Un faible *ζ* augmente aussi la surface foliaire des feuilles nouvellement formées. Les filtres colorés ont modifié le microclimat des cages et l'augmentation de la température sous certain traitement semble avoir affecté la morphologie des UCs, en interaction avec les effets de la lumière. Des investigations supplémentaires sont nécessaires pour vérifier l'effet de la réduction du *ζ* et du %*PPFD* sur le débourrement végétatif chez le manguier. Nos résultats décrivent ainsi pour la première fois, des effets morphogénétiques chez le manguier et offrent des données utiles pour concevoir de nouveaux dispositifs dans ce domaine de recherche.

1. Introduction

Le cycle de vie complet des plantes est fortement influencé par leur environnement lumineux (Kami et al., 2010). La quantité de la lumière (exprimée par la densité de flux de photons photosynthétiques, *PPFD* en µmol m^2 s^{-1}) est l'énergie lumineuse entre 400 et 700 nm utilisée par les feuilles pour la fixation du carbone dans la photosynthèse. La quantité de lumière affecte directement la productivité mais aussi l'architecture de la plante. Par exemple, un fort *PPFD* entraîne un taux d'assimilation élevé au niveau des feuilles, par conséquent un rapport source-puit élevé qui stimule le débourrement des bourgeons (Schneider et al., 2019). Les feuilles absorbent préférentiellement la lumière rouge et bleue pour la photosynthèse (Paradiso et al., 2011), modifiant ainsi simultanément la quantité et la qualité (composition spectrale) de la lumière transmise dans la canopée. La lumière transmise est appauvrie dans l'UVA bleu (*UVA-BL*, 350-500 nm), le rouge clair (*R*, 600-700 nm) et enrichie en rouge sombre (*FR*, 700-800 nm) à cause des propriétés optiques des feuilles (Grant, 1997). Ces modifications de la qualité de la lumière sont perceptibles par la plante grâce à des photorécepteurs sensibles à des longueurs d'ondes spécifiques qui déclenchent des réponses coordonnées par l'expression des gènes (Casal, 2013). Parmi ces photorécepteurs, on trouve tout d'abord la famille des phytochromes (PHY). Un phytochrome a deux formes interconvertibles appelées Pr et Pfr avec un maximum d'absorption dans le *R* et le *FR*, respectivement. Il existe une photoconversion réversible entre

les deux formes du phytochrome pour laquelle l'équilibre est caractérisé par ζ (Smith 1982), le rapport entre l'intégration des densités de flux de photons sur les bandes de longueurs d'ondes 655-665 nm (*Rn*) et 725-735 nm (*FRn*). Parmi les photorécepteurs, on trouve aussi les cryptochromes (CRY), qui absorbent spécifiquement la lumière *UVA-BL*, les phototropines (PHOT) (Cashmore et al., 1999) et le photorécepteur UVR8 qui absorbent l'ultraviolet B (Rizzini et al., 2011).
La qualité de la lumière affecte la croissance et la photomorphogénèse des plantes (Ouzounis et al., 2015). L'*UVA-BL* et le *R* sont efficacement absorbés dans la couche externe de la feuille et sont nécessaires pour la photosynthèse et la croissance optimale de la plante. L'*UVA-BL* influence notamment la biosynthèse de la chlorophylle, ainsi que l'élongation des feuilles (Gautier et Varlet-Grancher, 1996) via son rôle dans le contrôle de la conductance stomatique et l'alimentation en eau des zones de croissance (Barillot et al., 2010). Des expérimentations montrent aussi l'effet positif de la lumière bleue (*BL*, 400-500 nm) sur le débourrement végétatif chez *Rosa sp*. (Girault et al. 2008) et *Prunus cerasifera* (Muleo et al. 2001) et sur l'avancement de la date du débourrement chez des arbres à feuilles caduques (Brelsford et Robson 2018). Le *FR* stimule la floraison chez les plantes de jours longs, et augmente en général la croissance de la plante, en affectant positivement l'expansion des feuilles et l'assimilation nette (Park et Runkle, 2017). La valeur du rapport ζ régule l'élongation et la ramification des tiges, l'expansion des feuilles, la reproduction (Zheng et al. 2019), l'induction florale (Bagnall et al., 2001) et la sénescence (Biswal et Basanti, 1984). Un faible ζ réduit la ramification chez de nombreuses espèces (Leduc et al., 2014). Evers et al. (2006) ont ainsi montré que le tallage est inhibé lorsque ζ est inférieur à 0.35-0.4 et associé à un %*PPFD* de 40-45%. Un faible ζ diminue aussi le rapport masse-surface des feuilles, la quantité d'azote foliaire et la capacité photosynthétique chez le noyer (Frak et al., 2002). Enfin, la lumière verte affecte l'acclimatation aux conditions lumineuses, en agissant à l'échelle du chloroplaste et de la plante entière. En effet, la lumière verte pénètre plus profondément dans les couches du mésophylle des feuilles et à l'intérieur de la canopée et joue un rôle non négligeable dans l'assimilation du carbone (Smith et al. 2017).
La quantité et la qualité de la lumière interagissent dans les effets observés sur les plantes. Dans la structure complexe d'un arbre, l'environnement lumineux des unités de croissance (UCs) et très hétérogènes entre leurs différentes positions et affectent leur croissance et leur survie (Henriksson, 2001 ; Sprugel, 2022). Afin de mieux comprendre les effets de l'environnement lumineux sur le développement architectural et la croissance végétative de l'arbre, des dispositifs adaptés sont nécessaires pour dissocier les effets de la qualité et de la quantité de la lumière (Maiikes et al., 2014 ; Zhang et al., 2020). Cette étude présente les effets dissociés de la quantité et de la qualité de la lumière sur le développement végétatif, caractérisé à l'échelle globale de l'arbre et à l'échelle locale des UCs terminales, et la morphologie des UCs chez le manguier (*Mangifera indica L.*) pour la variété 'Cogshall'.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel végétal

Le site d'étude est un verger expérimental situé sur la station de recherche du CIRAD (centre français de recherche agronomique pour le développement international) à Saint-Pierre, île de la Réunion (21°06'S, 55°32'E, 125 m d'altitude). Le verger expérimental est composé de 20 manguiers (cultivar 'Cogshall' greffé sur porte-greffe 'Maison Rouge') plantés le 11 avril 2020 avec un espacement de 6m entre les rangs et de 5m sur les rangs. Les arbres ont été plantés en 4 rangées de 5 arbres, orientés Nord/Sud pour permettre une interception lumineuse homogène de chaque côté des arbres au cours de la journée. La croissance végétative a été caractérisée par des flushs correspondant à de courtes périodes de croissance pendant lesquelles se développent

des unités de croissance (UC). Une UC est définie comme la portion d'un axe qui se développe pendant une période ininterrompue d'extension (Hallé et Martin, 1968).

2.2 Traitements lumineux

Cinq traitements lumineux ont été appliqués aux arbres (n = 4), entre le 07 mai 2021 et le 14 décembre 2021. Les arbres ont été individuellement mis sous des cages rectangulaires (2.20m x 2.00m) construites en tube PVC (⌀ 25mm) et recouvertes de filtres plastiques, associés pour certains traitements à une ombrière noire en polyéthylène tissé de haute densité occultante à 50% (Tableau 1). Les traitements appliqués ont été conçus pour modifier différentiellement (i) la quantité de lumière (exprimée comme le pourcentage de *PPFD* transmis dans la cage) ; (ii) le rendement du flux de photons *(yield photons flux*, YPF), mesurant l'intensité lumineuse en fonction de l'utilité de la longueur d'onde pour la plante ; et (iii) la qualité de la lumière (*UVA-BL*, ζ). Le traitement témoin était constitué d'un filtre transparent qui n'altère pas la quantité de lumière sous la cage (*PPFD* transmis proche de 100%) ni la qualité de la lumière (ζ = 1.1, %UVA-BL = 88%). Le traitement neutre réduisait la quantité de lumière sous la cage, de même que la proportion d'*UVA-BL* transmis mais le ζ était identique à celui du traitement témoin. Le traitement rouge réduisait la quantité de lumière de façon similaire au traitement neutre, et n'altérait pas la proportion d'*UVA-BL* transmis mais réduisait le ζ à 0.1. Le traitement bleu réduisait la transmission de la quantité de la lumière de façon similaire au traitement neutre, et sans modifier le ζ mais en réduisant la proportion d'*UVA-BL* transmise à 3.5%. Enfin, le traitement vert, imitant l'ombre d'un couvert végétal, réduisait la quantité de lumière sous la cage de façon similaire au traitement neutre, et réduisait les proportions d'*UVA BL* et de lumière rouge transmis sous la cage (réduction de ζ à 0.3).

Tableau 1. Caractéristiques des traitements lumineux appliqués aux jeunes manguiers

Traitement	PPFD %	YPF %	UVA-BL%	ζ	Références des filtres (compagnie Lee filter)
Témoin	91.5	91.3	88.0	1.1	Filtre transparent (L130)
Neutre	30.0	29.9	26.7	1.1	Filtre transparent (L130) + Filtre half white diffusion (opaque) (L250) + ombrière noire
Rouge	32.0	28.5	50.4	0.1	Filtre peacock blue (L115)
Bleu	32.3	35.4	3.5	1.1	Filtre flame red (L164)
Vert	34.4	33.4	22.9	0.3	Filtre fern green (L122)

2.3 Suivi du microclimat sous les cages

L'effet de chaque traitement lumineux sur la composition de la lumière perçue par les arbres à l'intérieur des cages a été contrôlé avec des mesures de la quantité et de la qualité de la lumière chaque mois. L'irradiance spectrale (µW cm^{-2} nm^{-1}) a été mesurée avec un spectromètre JAZ (Ocean Insight, USA), entre 200 à 1100 nm et avec une résolution spectrale de 1 nm. Le spectromètre était connecté à une fibre optique et à un correcteur de cosinus (aussi appelé diffuseur optique) pour mesurer le spectre avec un angle horizontal de 180°. Le spectromètre a été adapté à la lumière solaire et à l'obscurité en utilisant des fichiers de calibration avant les mesures. Après calibration, le capteur était maintenu horizontalement pendant la mesure grâce à un stabilisateur à cardan. Les mesures étaient effectuées en condition de ciel clair, successivement en dehors et sous la cage, juste au-dessus des UCs terminales des manguiers.

A partir de l'irradiance spectrale mesurée en énergie (µW cm^{-2} nm^{-1}), l'irradiance en densité de flux de photons (µmol m^{-2} s^{-1}) a été calculée pour chaque longueur d'onde en utilisant la série de conversions indiquée par le fabricant. Ensuite, les variables *PPFD*, *UVA-BL*, *Rn* et *FRn* (µmol m^{-2} s^{-1}) ont été calculées en intégrant la densité de flux photonique dans la bande PAR (400-700 nm ; *PPFD*), la bande UVA bleue (350-500 nm ; *UVA-BL*), la bande rouge étroite (655-665 nm ; *Rn*) et la bande rouge lointaine étroite (725-735 nm ; *FRn*). La variable ζ (sans dimension) a été calculée comme le rapport entre *Rn* et *FRn*. Le *PPFD* transmis (%*PPFD*) a été calculé comme le pourcentage de *PPFD* transmis sous la cage par rapport à la mesure de référence du *PPFD* incident mesuré en dehors de la cage.
La température à l'extérieur et à l'intérieur de chaque cage a été contrôlée mensuellement avec des thermo-boutons. Les thermo-boutons étaient fixés sur la face inférieure de disques plastiques (protégés des rayons directs du soleil) et suspendu par un fil accroché au sommet de la cage, afin que le thermo-bouton soit à la même hauteur que les UCs terminales du manguier. Les thermo-boutons étaient programmés grâce au logiciel thermo Track pour réaliser des mesures automatiques toutes les 10 minutes durant trois jours consécutifs.

2.4 Description de l'architecture et collecte des données
Pour chaque arbre, différentes variables descriptives ont été collectées au cours de deux périodes durant l'expérimentation, la période n°1 d'applications des traitements lumineux (221 jours du 07 mai 2021 au 14 décembre 2021) et la période n°2 après le retrait des cages (134 jours, du 14 décembre 2021 au 18 mai 2022), et concernent le développement végétatif et la morphologie des UCs.
(i) Le développement végétatif.
Les mensurations globales de l'arbre ont été mesurées aux dates clés définissant les deux périodes. Elles comprennent la hauteur de l'arbre (Harbre, en m) comprenant le porte greffe et le greffon, la hauteur de jupe (Hjupe, en m) entre le sol et les feuilles intérieures de la couronne, le diamètre du greffon mesuré au-dessus du bourrelet de greffe, le diamètre du porte greffe en-dessous du bourrelet de greffe, la largeur de la couronne sur le rang (lrang, en m) et la largeur de la couronne sur l'inter-rang (linter-rang). Le volume de la couronne (Vcouronne, en m^3), considérée comme une ellipsoïde, a été calculé selon l'Eq. 1 :

$$\text{Vcouronne} = \left(\left(\frac{4}{3}\right) \times \pi \times \left(\left(\frac{\text{Harbre} - \text{Hjupe}}{2}\right) \times \frac{\text{lrang}}{2} \times \frac{\text{linter_rang}}{2}\right)\right) \times 10^{-6} \quad \text{(Eq. 1)}$$

Le débourrement végétatif des UCs a également été suivi en collectant la date de débourrement de toutes les nouvelles UCs (stade végétatif C) et un code unique leur a été attribué. Ce code unique correspond au code de l'arbre sur lequel se trouve l'UC et à une combinaison de chiffres entiers. Cette combinaison de chiffres entiers traduit la position de l'UC lors de son débourrement (0 pour une UC en position apicale, et 1 à *n* pour la 1ère à la *n*ème UC en position latérale) et la succession des UCs qui la précèdent (un chiffre est ajouté à la suite des autres pour chaque nouvelle UC fille qui apparaît). A partir de ce suivi, le nombre d'UCs apparues sur les UCs terminales a été comptabilisé et correspond au nombre d'UCs filles. Il a également permis d'extraire le nombre total d'UCs en position terminale. La distance moyenne au tronc a été définie comme étant le nombre d'étages (UC) entre une UC terminale et le tronc.
(ii) La morphologie des UCs.
Pour chaque UC terminale, la surface de la feuille médiane, le nombre de feuilles, la longueur de l'UC et son diamètre à la base ont été collectés. La surface des feuilles médianes (Sfeuille med, en cm^2) a été estimée selon l'Eq. 2 :

$$\text{Sfeuille med} = \text{longueur} \times \text{largeur} \times c \quad \text{(Eq.2)}$$

Avec *c*, le coefficient de forme égal à 0.77. Ce coefficient a été estimé avec une relation allométrique établie entre le produit de la longueur et la largeur du limbe de 40 feuilles et leur surface réelle mesurée avec un planimètre. Elle concorde avec de précédentes estimations (Dambreville et al., 2013). La surface foliaire d'une UC (Sfeuille UC) a été estimée à partir de son nombre de feuilles (nfeuilles) et de la surface de sa feuille médiane. Cette surface est estimée selon l'Eq.3, en suivant la relation décrite par Normand et Lauri (2018):

Sfeuille UC = (nfeuilles - 2) × Sfeuille med + 0.52 × S feuille med + 0.38 × S feuille med (Eq.3)

2.5 Analyses des données

L'effet des traitements lumineux a été analysé sur des variables caractérisant le développement végétatif à l'échelle de l'arbre (*distance moyenne au tronc, volume de la couronne, nombre d'UCs terminales)* sur la période n°1, décrivant le développement végétatif pendant l'applications des traitements lumineux, et sur la période n°2, décrivant le développement végétatif après le retrait des cages. Les résultats sont illustrés par l'évolution des variables entre trois dates de l'expérimentation : au moment de l'installation des cages (391 jours depuis la plantation), au moment du retrait des cages (612 jours depuis la plantation) et à la fin de la période n°2 (746 jours depuis la plantation). Pour les variables caractérisant la morphologie des UCs filles (*longueur, surface foliaire, nombre de feuilles)* et le développement végétatif à l'échelle de l'UC (*nombre d'UCs filles),* l'effet des traitements lumineux et de leur condition d'application au moment du débourrement de l'UC mère (i.e. condition de l'UC mère sur laquelle sont apparues les UCs filles suivies : UC mère hors cage ou UC mère sous cage) a été testé uniquement pour la période n°1.

Pour les variables à l'échelle de l'arbre (*distance moyenne au tronc*, *volume de la couronne* et *nombre d'UCs terminales*), qui suivent une loi gaussienne, l'effet des traitements lumineux (facteur discret) et du nombre de jours depuis la plantation (facteur continu) a été testé avec des analyses de covariance (ANCOVA) sur des modèles linéaires (Linear models, LM) pour chaque période avec un test de Fisher. La variable à l'échelle de l'arbre était considérée comme la variable réponse, le nombre de jours depuis la plantation comme une variable indépendante et le facteur traitement a été testé comme covariable. L'interaction entre le nombre de jours et le traitement a été testé en premier. Une interaction significative indique un effet du facteur sur la pente, et aucune conclusion dans ce cas ne peut être tirée sur l'effet du facteur sur l'ordonnée à l'origine. Si l'interaction n'était pas significative, alors l'analyse de covariance était effectuée sans interaction pour tester l'effet du facteur sur la pente. Lorsqu'un effet significatif d'un facteur à plus de deux niveaux a été détecté sur la pente de la relation, des comparaisons multiples afin d'identifier des groupes de pentes homogènes ont été réalisées.

Pour les variables à l'échelle de l'UC (*longueur*, *surface foliaire*, *nombre de feuilles* et *nombre d'UCs filles*), comme elles comprennent plusieurs mesures par arbre, un effet aléatoire « arbre » a été ajouté aux modèles pour tenir compte de la structure groupée des données. Un modèle linéaire mixte (Linear Mixed Models, LMMs) a été utilisé pour les variables *longueur* et *surface foliaire* qui suivent une loi Gaussienne. Un modèle linéaire généralisé mixte (Generalized Linear Mixed Model, GLMM) a été utilisé pour les variables *nombre de feuilles* et *nombre de filles*, associées à une loi de distribution Négative binomiale. L'effet des traitements lumineux (facteur discret) et de la condition de l'UC mère (facteur discret) sur les variables à l'échelle de l'UC a été testé par une analyse de déviance avec un test de Fisher (LMM) ou du Chi2 (GLMM) en fonction du modèle utilisé.

Lorsqu'un facteur ayant plus de deux modalités avait un effet significatif sur une variable expliquée, une comparaison multiple de moyenne des moindres carrés (LS) par un test post-hoc avec la méthode d'ajustement de fausse découverte ('fdr') a été réalisé sur les interactions significatives ou sur les effets principaux significatifs lorsqu'aucun terme d'interaction n'était significatif. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec les logiciels R (version 4.0.4) et Rstudio (version 4.0.4). Les GLMs et GLMMs ont été réalisés avec les fonctions glm() du package « stats » et glmer() du package « lme4 ». Les LMs et LMMs ont été réalisés avec les fonctions lm() du package « stats » et lmer() du package «lme4 ». Les comparaisons multiples post-hoc ont été réalisées avec les fonctions cld() du package « multcomp », et lsmeans() du package « emmeans ».

3. Résultats

3.1 Variation journalière de la température sous les cages

Les températures moyennes à chaque heure de la journée révèlent des différences de microclimat à l'intérieur des cages en fonction du traitement lumineux appliqué (Figure 1). La mise en place des traitements a donc altéré le microclimat autour des arbres. On observe des différences de températures entre l'extérieure et l'intérieure des cages, et entre chaque traitement. De plus, on observe deux tendances de modification de la température sous les cages au cours de la journée. Entre 17h et 7 h, la température sous les cages est en moyenne plus faible qu'à l'extérieur des cages, une différence allant de -0,3 à -0,8 °C. A l'inverse, entre 8h et 16h, la température sous les cages est supérieure à la température extérieure, cette différence varie entre 1,7°C et 5,2°C au maximum. Il existe aussi des différences de température entre les traitements, surtout marquée entre 8h et 16h. Le traitement neutre présente une température moyenne plus faible de 1,6°C que celle des traitements colorés et jusqu'à 3 degrés inférieur à celle du traitement témoin sur cette période. Le traitement témoin apparait comme celui augmentant le plus la température environnant les arbres avec environs 1°C de plus que pour les traitements colorés (vert, rouge, bleu).

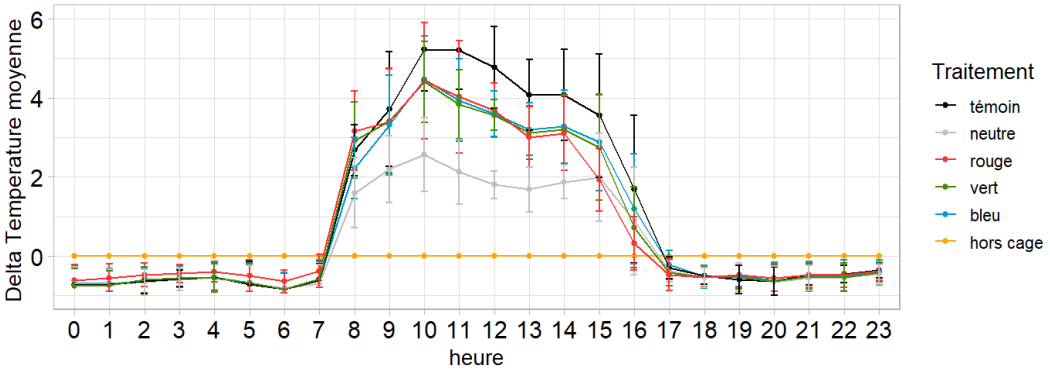


Figure 1. Différence moyenne (n = 6 jours) de la température horaire (± écart type) sous les cages par rapport à la température extérieure (hors_cage) selon les traitements lumineux appliqués

3.2 Effet des traitements lumineux à l'échelle de l'arbre (périodes n°1 et 2)

Les traitements lumineux n'ont pas eu d'effet significatif sur la variable *distance moyenne au tronc* au cours de la période n°1, pendant l'application des traitements entre 391 et 612 jours depuis la plantation ($P_1 = 0.56$), ni au cours de la période n°2, suite au retrait des traitements entre 612 et 746 jours ($P_2 = 0.24$). Le nombre de jours depuis la plantation a eu un effet significatif sur la *distance moyenne au tronc* ($P_1 < 0.01$, $P_2 < 0.01$), mais il n'y a pas de différences significatives entre les pentes des courbes de chaque traitement pour les deux périodes ($P_1 = 0.22$, $P_2 = 0.42$). Au cours de la période n°1, l'augmentation de la *distance moyenne au tronc* semble homogène entre les traitements, avec une augmentation plus rapide uniquement sous le traitement vert mais de manière non significative (Figure 2.A). Au cours de la période n°2, la *distance moyenne au tronc* pour le traitement témoin augmente en moyenne plus vite par rapport à la période n°1 à l'inverse du traitement neutre qui conserve la même augmentation entre les deux périodes. Les trois autres traitements marquent une légère augmentation à partir de la période n°2.

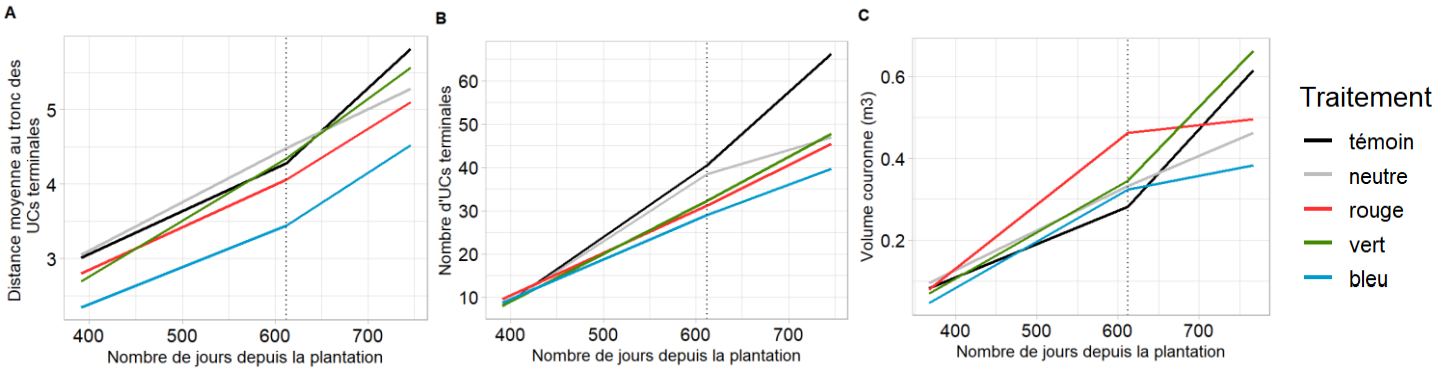


Figure 2. Evolution des variables à l'échelle de l'arbre, en fonction du nombre de jours depuis la plantation. La ligne verticale en pointillé indique la date de retrait des cages.

Les traitements n'ont pas eu d'effet significatif sur la variable *nombre d'UCs terminales* au cours de la période n°1 ($P_1 = 0.60$), ni au cours de la période n°2 ($P_2 = 0.41$). Le nombre de jours depuis la plantation a eu un effet significatif sur le *nombre d'UCs terminale*s ($P_1 < 0.01$, $P_2 < 0.01$), mais il n'y a pas de différences significatives entre les pentes des courbes de chaque traitement pour les deux périodes ($P_1 = 0.32$, $P_2 = 0.39$). On constate cependant certaines tendances (Figure 2. B), les traitements témoin et neutre tendent à avoir une pente plus élevée que les autres traitements sur la période 1, tandis que sur la période 2, cette tendance ce maintien uniquement sur le témoin.

Les traitements n'ont pas eu d'effet significatif sur la variable *volume de la couronne* au cours de la période n°1 ($P_1 = 0.85$), ni au cours de la période n°2 ($P_2 = 0.76$), tandis que le nombre de jours depuis la plantation a eu un effet significatif ($P_1 < 0.01$, $P_2 < 0.01$). Il n'y a pas de différences significatives entre les pentes des courbes de chaque traitement pour les deux périodes ($P_1 = 0.89$, $P_2 = 0.62$). Même si elles ne sont pas significatives, on constate cependant certaines tendances aux cours des deux périodes. Au cours de la période n°1, les arbres sous le traitement rouge présentaient en moyenne la plus forte augmentation de *volume de la couronne* à l'inverse des arbres sous les autres traitements (Figure 2.C). Au cours de la période n°2, on observe que le retrait des cages a eu un effet marqué sur le *volume de la couronne* pour les traitement rouge et bleu, avec une réduction de l'augmentation de leur volume. Le traitement neutre ne semble pas avoir été affecté par le retrait des cages, tandis que pour les traitements vert et témoin, l'augmentation du *volume de la couronne* est plus importante après le retrait des cages que pendant l'application des traitements.

3.3 Effet des traitements lumineux à l'échelle des UCs (période n°1)

Le taux du débourrement à l'échelle de l'arbre calculé sur toutes les UCs ayant été en position terminales à un moment dans l'expérimentation, a été en moyenne de 64%, 66%, 64%, 56% et 55% pour le traitement témoin, vert, bleu, neutre et rouge, respectivement. La population d'UCs filles qui sont apparues lors de l'application des traitements lumineux (période n°1, n = 742) a montrée des réponses morphologiques contrastées vis-à-vis de chaque traitement, en fonction de l'historique de l'UC mère sur laquelle elle est apparue (i.e., facteur discret qualifié de « condition de l'UC mère », avec deux modalités : UC mère hors cage et UC mère sous cage).

Les traitements n'ont pas significativement affecté la *longueur* des UCs filles (P = 0.10), tandis que la condition de l'UC mère a eu un effet significatif (P < 0.001), de même que l'interaction entre les traitements et la condition de l'UC mère (P < 0.001). Cette interaction exprime des tendances complexes entre chaque traitement et en fonction de la condition de l'UC mère, illustrée sur la Figure 3. Pour les traitements témoin, neutre, vert et bleu, le fait que l'UC mère soit apparue sous la cage a eu tendance à réduire la longueur de ses UCs filles, tandis que pour le traitement rouge, la longueur des UCs filles est la même pour les UCs mère apparues sous la cage ou hors de la cage. Pour les traitements témoin et bleu seulement, l'affiliation à une UC mère sous cage a réduit significativement la longueur de l'UC. Pour les UCs filles issues d'UCs mères apparues sous cage, la longueur de l'UC est supérieure pour les traitement rouge et neutre comparé aux autres traitements.

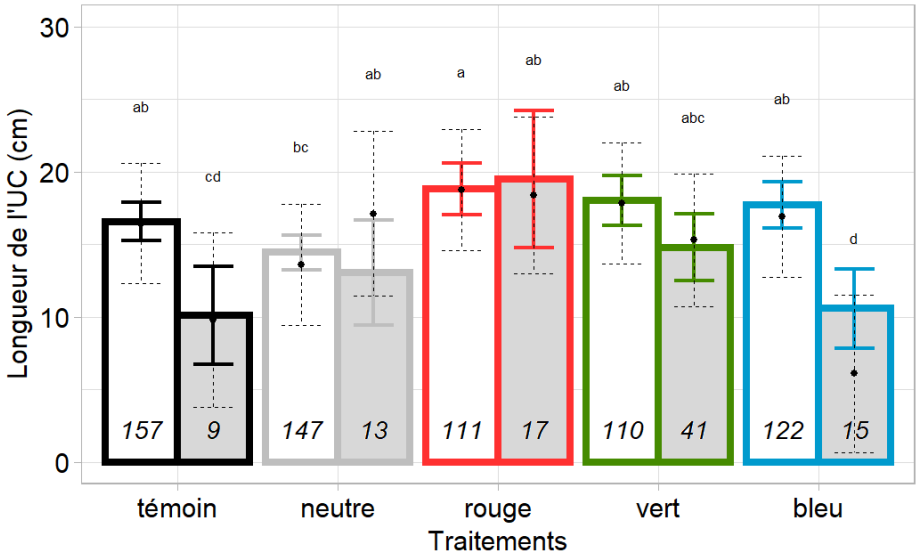


Figure 3. Longueur (cm) moyenne des UCs filles en fonction du traitement lumineux appliqué et de la condition de l'UC mère sur laquelle est apparue l'UC fille : en blanc les « UC mère hors cage » et en gris « UC mère sous cage ». Les barres et les barres d'erreurs solides indiquent les valeurs moyennes observées ± se. Les points et barres d'erreurs en pointillés indiquent les LS-means et leur intervalle de confiance à 95%, respectivement. Les valeurs partageant une lettre ne sont pas significativement différentes à un seuil de 0.05 (comparaisons multiples des moyennes LS avec ajustement de la valeur P par la méthode 'fdr'). Les chiffres en bas des barres indiquent l'effectif.

Les traitements ont eu un effet significatif sur le *nombre de feuilles* de l'UC (P = 0.02), tout comme la condition de l'UC mère (P < 0.001), mais pas l'interaction entre les deux facteurs (P = 0.54). Le nombre de feuilles été en moyenne plus élevé pour le traitement témoin (11.31, a) que pour le traitement neutre (9.88, b), les traitements rouge (10.87, ab), vert (10.43, ab) et bleu

(10.24, ab) montrant un nombre de feuilles intermédiaire (Fig. 4). Le nombre de feuilles des UCs était significativement plus élevé pour celles dont la mère était apparue pendant l'application des traitements « sous cage » (11.39 a) que pour les UCs apparues sur des UCs mères « hors cage » (9.74, b).

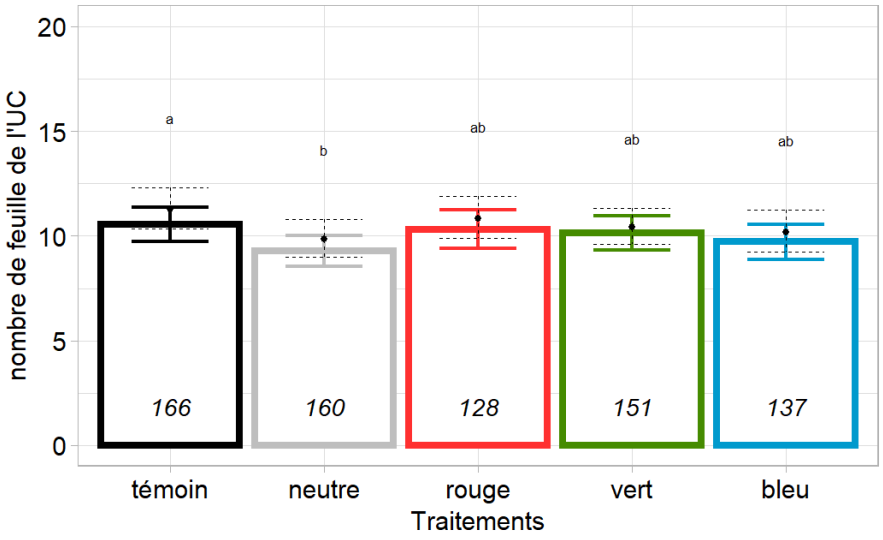


Figure 4. Nombre moyen de feuilles des UCs filles en fonction du traitement lumineux appliqué aux arbres. Les barres et les barres d'erreurs solides indiquent les valeurs moyennes observées ± se. Les points et barres d'erreurs en pointillés indiquent les LS-means et leur intervalle de confiance à 95%, respectivement. Les valeurs partageant une lettre ne sont pas significativement différentes à un seuil de 0.05 (comparaisons multiples des moyennes LS avec ajustement de la valeur P par la méthode 'fdr'). Les chiffres en bas des barres indiquent l'effectif

Les traitements n'ont pas significativement affecté la *surface foliaire* de l'UC (P = 0.12), de même que la condition de l'UC mère (P = 0.71). Par contre, l'interaction entre le traitement et la condition de l'UC mère a eu un effet très significatif (P < 0.001). Cette interaction exprime des tendances complexes en fonction de la condition de l'UC mère et des traitements, illustrées sur la Figure 5. Pour les traitements témoin, vert et neutre, le fait que l'UC mère soit apparue sous la cage n'a pas eu d'effet significatif sur la surface foliaire de l'UC. Au contraire, pour le traitement rouge, la surface foliaire a significativement augmenté pour les UCs ayant une UC mère apparue sous la cage. Pour le traitement bleu, le fait que l'UC mère soit apparue sous la cage a fait diminuer significativement la surface foliaire.

Par rapport au témoin, le traitement vert a donc eu pour effet de faire augmenter la surface foliaire d'une UC, indépendamment de la condition de son UC mère. Les traitements neutre et rouge ont induit une augmentation de surface foliaire uniquement pour les UCs dont l'UC mère avait elle aussi connu le traitement. L'effet du traitement bleu n'est aussi visible que si l'UC mère a été soumise au traitement et il a pour effet de réduire la surface foliaire.

Le *nombre d'UC filles* apparues sur les UCs terminales durant l'application des traitements n'a pas été significativement affecté par les traitements (P = 0.66) ou la condition de l'UC mère (P = 0.95). L'interaction entre le traitement et la condition de l'UC mère n'était pas significative (P = 0.63).

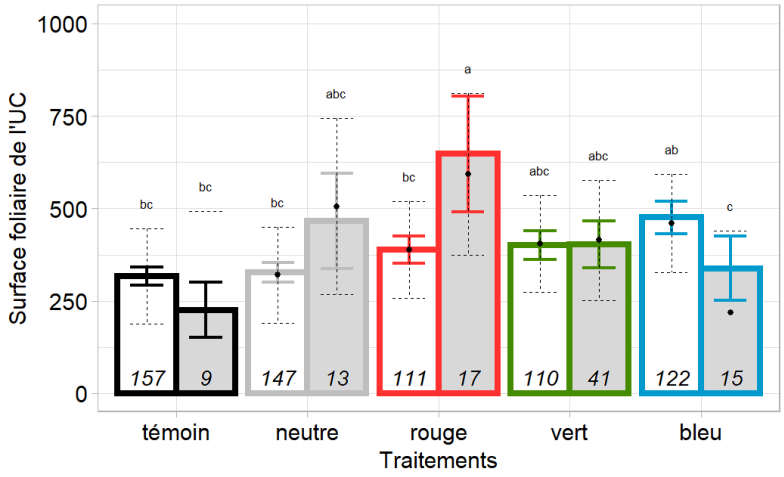


Figure 5. Surface foliaire moyenne des UCs filles en fonction du traitement lumineux appliqué et de la condition de l'UC mère sur laquelle est apparue l'UC fille : en blanc « UC mère hors cage » et en gris « UC mère sous cage ». Les barres et les barres d'erreurs solides indiquent les valeurs moyennes observées ± se. Les points et barres d'erreurs en pointillés indiquent les LS-means et leur intervalle de confiance à 95%, respectivement. Les valeurs partageant une lettre ne sont pas significativement différentes à un seuil de 0.05 (comparaisons multiples des moyennes LS avec ajustement de la valeur P par la méthode 'fdr'). Les chiffres au bas des barres indiquent l'effectif

4. Discussion

Ce travail correspond aux premières analyses menées sur la dissociation des effets de la quantité et de la qualité de la lumière chez le manguier. Nous avons mis en évidence des effets de la qualité et de la quantité de la lumière sur le développement végétatif et la morphologie des UCs chez de jeunes manguiers de la variété 'Cogshall', en interaction avec d'autres facteurs que la lumière.

A l'échelle de l'arbre, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence, en raison du faible effectif et de la forte variabilité entre les arbres. L'augmentation plus rapide des dimensions des arbres sous le traitement témoin après le retrait des cages suggère deux hypothèses : (i) la modification de la température sous la cage témoin a ralentie le débourrement végétatif pendant l'application du traitement ou bien alors (ii) le retrait des cages (le 14 décembre) correspondait à un redémarrage saisonnier du débourrement sur les arbres qui explique l'accélération des pentes pendant la période 2 (Figure 2). Pendant l'application des traitements, c'est sous le traitement rouge que le volume de la couronne augmente le plus vite et cet effet diminue suite au retrait des cages. Une hypothèse est que la réduction du ζ augmente la dimension des axes. Cette augmentation pourrait être due : (i) à l'allongement des entre-nœuds, ou bien (ii) à une augmentation du nombre de métamères et donc de feuilles sur l'UC.

A l'échelle des UCs pendant l'application des traitements, on constate qu'en moyenne les arbres ayant le taux de débourrement le plus élevé sont ceux du traitement témoin, vert et bleu, à l'inverse des traitements neutre et rouge. Les traitements neutre et rouge sont aussi ceux qui présentent un %*PPFD* et un %*YPF* en moyenne inférieurs aux autres traitements et le traitement rouge diminue sévèrement ζ à 0.1 (Tableau 1). Ces résultats concordent avec les connaissances actuelles sur la régulation du débourrement végétatif. Un faible *PPFD* et un faible ζ sont deux facteurs qui diminuent la ramification chez de nombreuses espèces (Nathalie Leduc et al., 2014), respectivement (i) à cause la réduction de la photosynthèse et de la synthèse de sucres et

(ii) à cause de la signalisation médiée par les phytochromes, qui inhibent le débourrement (Schneider et al., 2019). Les prochaines analyses serviront à confirmer que le taux de débourrement est significativement plus faible sous les traitements réduisant le %*PPFD* et le ☾. L'analyse de l'effet des traitements à l'échelles des UCs sur l'occurrence du débourrement végétatif pourrait permettre de déterminer si les effets sont identiques sous les traitements neutre et rouge et qu'ils sont dues à la réduction du %*PPFD* et %*YPF,* ou bien si des réponses différentes sont observées et qu'ils proviennent d'effets distincts entre la quantité et la qualité de la lumière. Par contre, nous avons montré que les traitements n'ont pas eu d'effet significatifs sur le nombre d'UCs filles produites, et n'affecte donc pas l'intensité du débourrement.

L'analyse des effets des traitements et de la condition de l'UC mère (« hors cage » vs « sous cage ») sur les UCs étant apparues sous les cages (période n°1), montre que la longueur des UCs augmente significativement sous le traitement rouge. Pour le traitement vert, on observe une tendance (non significative) similaire visible (au regard du témoin) uniquement sur le groupe d'UCs affiliées à des UCs mères « sous cage ». Le ☾ du traitement rouge plus faible (0.1) que celui du traitement vert (0.3) pourrait expliquer un effet plus direct et marqué observé avec le traitement rouge. Nos résultats appuient l'hypothèse d'une régulation de l'allongement des axes médiée par les phytochromes chez le manguier de la variété 'Cogshall'. Cette réponse morphogénétique à un faible ☾ a notamment été mise en évidence chez le pétunia (Park et al., 2018) et le kiwi (Morgan et al., 1985). Dans notre étude, un faible %*PPFD* et une réduction de l'*UVA-BL* ne semble pas augmenter la longueur des UCs (Figure 2). Dans la littérature en fonction de l'espèce, un faible *PPFD* augmente l'allongement des axes (Morgan et al., 1985), ou bien le réduit (Assman, 1992). De même, l'influence de l'*UVA-BL* sur la croissance et l'allongement des organes dépend de l'espèce (Snowden et al., 2016 ; Taulavuori et al., 2018) et de l'intensité appliquée (Hernández et Kubota, 2016). La réduction de longueur observée sous le traitement bleu pour les UCs affiliées à des UCs mères « sous cage » pourrait être lié à un facteur autre que le traitement en lui-même. En effet, une réduction similaire de la longueur est observée entre les UCs du traitement témoin, selon la condition des UCs mères. Cet effet est probablement dû à l'augmentation de température sous les traitements témoin, vert, bleu et rouge (Figure 1), car pour la variété 'Cogshall' il existe une relation linéaire négative très significative entre la température et la longueur finale d'une UC (Dambreville et al., 2013). L'effet d'un faible ☾ sur l'allongement de l'axe a potentiellement masqué l'effet de la température sous les traitements vert et rouge.

Le nombre de feuilles par UC est plus important sous le traitement témoin que sous les traitements vert, bleu, rouge et le traitement neutre (Figure 4). Cette hiérarchie correspond aux différences de températures sous les traitements (Figure 1). Ces résultats indiquent d'une part, que l'augmentation de la longueur des UCs chez les jeunes manguiers est bien liée à une élongation des entre-nœuds et pas à une augmentation de leur nombre, comme affirmé dans la littérature (Franklin and Quail, 2010 ; Casal, 2013). D'autre part, puisque l'augmentation du nombre de feuilles est accentuée (et sans interactions) pour les UCs affiliées à des UCs mères « sous cage », le nombre de feuilles semble étroitement lié à un effet cumulé de la température. On retrouve quand même des effets de la lumière sur le nombre de feuilles dans certains travaux mais qui varient beaucoup. Un faible ☾ et une réduction de l'*UVA-BL* réduisent notamment le nombre de feuilles (Khattak et al., 2011) ou pas (Park et al., 2018) chez une même espèce selon l'étude. Par rapport au témoin, on observe une augmentation significative de surface foliaire sous le traitement rouge, pour les UCs filles affiliées à des UCs mères sous cage (Figure 5). La réduction du ☾ semble donc augmenter la surface des feuilles nouvellement formées, de manière dépendante à l'application du traitement sur son UC mère. Dans les autres études, les effets de la lumière sur la surface foliaire varient : un faible *PPFD* augmente ou diminue la surface

foliaire selon les études chez le géranium (Park et al., 2018), voir n'affecte pas la surface foliaire chez d'autres espèces (Assman, 1992). Une réduction du ζ augmente en théorie la surface des feuilles, lorsque le *PPFD* est suffisant pour assurer leur croissance (Casal et al., 1987; Carabelli et al., 2007; Patel et al., 2013) mais la réponse de la croissance des feuilles au ζ varie beaucoup, avec des effets négatifs ou positifs (Casal et Smith, 1989). Pour les UCs affiliées aux UCs mères sous cage ou hors cage, il y a une tendance (mais non significative) à une surface de feuille supérieure sous le traitement bleu comparé au témoin, comme cela a déjà été observé chez d'autres espèces (Cope and Buggee 2013). Mais comme pour la longueur de l'UC, la surface foliaire sous le traitement bleu diminue pour les UCs affiliées à des UCs mères « sous cage », de manière concomitante, en moyenne avec les UCs du traitement témoin. Chez le manguier, la longueur de l'UC mais aussi les dimensions de ses feuilles sont liées négativement à la température (Dambreville et al., 2013). L'effet induit par la condition de l'UC mère pourrait être lié aux différences de microclimat (en autre à l'augmentation de température) et il n'est visible que sur les variables *longueurs* et *surface foliaire*, pour les traitements témoin et *UVA-BL*. Cela suggère que les effets de la température sont cumulés avec le temps et ne s'exprime que sur les UCs affiliées à des UCs mère sous cages. De plus, ces effets induits par la température ont dominés ceux de l'*UVA-BL* contrairement aux effets du ζ.

Les interactions complexes observées entre les effets de la modification de l'environnement lumineux et probablement de la température des UCs terminales chez les jeunes manguiers illustrent leur plasticité qui leur permet d'adapter leur développement et leur morphologie très rapidement. Elles illustrent également la difficulté de conduire ce type de dispositif en plein champ, où les conditions climatiques (intensité et photopériode du *PPFD* incident, variations journalières et saisonnières de la température, précipitations et vents) sont difficilement contrôlables. De même, la forte variabilité observée souligne qu'un plus grand nombre de répétitions entre les traitements pourrait éclaircir nos résultats. A l'échelle des UCs, l'effet des traitements est significatif. Les prochaines analyses à cette échelle sur l'occurrence du débourrement pourraient permettre de déterminer si les tendances observées sur le taux de débourrement des arbres est bien un effet des traitements. Les conséquences de ces modifications ne sont pas encore significativement visibles à l'échelle des arbres. Morgan et al. (1985) ont également observé que la réduction du %*PPFD* et du ζ chez le kiwi altère la morphologie des axes dès la première année de suivi et que des effets significatifs sur le débourrement apparaissent après la seconde période de croissance suivie. L'expérimentation sur les jeunes manguiers est actuellement maintenue est répétée sur plusieurs flushs de croissance pour caractériser à long terme les effets dissociées de la quantité et de la qualité de la lumière chez le manguier pour la variété 'Cogshall' à l'échelle de l'UC et de l'arbre entier. En parallèle, il serait intéressant de caractériser la morphologie d'UCs à l'intérieur de la couronne de manguiers adultes, positionnées dans des environnements lumineux contrastées pour vérifier la variabilité induite par le gradient de %*PPFD* et de ζ qui existe naturellement.

Conclusion

Par son impact sur la photosynthèse et la photomorphogénèse, la lumière est un facteur environnemental qui modifie sévèrement l'architecture des plantes et qui conditionne leur suivie. Dans cette étude, les effets de la quantité et de la qualité de la lumière ont été dissociés grâce à l'utilisation de filtres colorés appliqués sur des jeunes manguiers de la variétés 'Cogshall' en plein champs. Les résultats indiquent que le manguier 'Cogshall' est bien sensible au ζ, responsable de nombreuses réponses morphogénétiques médiées par les phytochromes. Entre autres, la perception d'un faible ζ induit une augmentation de la longueur des UCs. Un faible ζ a aussi augmenté la surface foliaire des feuilles nouvellement formées, à la deuxième génération d'UC ayant connu le traitement. En modifiant l'environnement lumineux à

l'intérieur des cages les traitements ont également altéré la température au niveau des UCs terminales des manguiers. Ces modifications ont généré des interactions complexes entre les effets de la lumière et ceux attribués au microclimat des cages. Ces résultats soulignent l'effet très important de la température dans le développement et la morphologie des UCs chez le manguier et la réversibilité de certains effets de la lumière en fonction de l'état physiologique des UCs.

Contributions des auteurs

Tous les auteurs ont conçu l'expérience. EC, HG ont collecté les données. EC, HG, IG, et FN ont analysé les données. EC a rédigé la première version du manuscrit. Tous les auteurs ont discuté des résultats et révisé le manuscrit.

Financement

Ce travail a été réalisé dans le cadre du programme de recherche agronomique CIRAD DPP COSAQ (activités 2018-2021) financé par la Communauté européenne (fonds FEDER) et le Conseil Régional de la Réunion. Les sources de financement n'ont pas participé à la conception de l'étude, à la collecte, l'analyse ou l'interprétation des données, à la rédaction du rapport, ni à la décision de soumettre l'article pour publication.

Références bibliographiques

Assmann, S.M. (1992) Effects of light quantity and quality during development on the morphology and stomatal physiology of Commelina communis. *Oecologia*. 92(2), 188–195. Doi: 10.1007/BF00317363

Bagnall, D.J., King, R.W. (2001) Phytochrome, photosynthesis and flowering of Arabidopsis thaliana: photophysiological studies using mutants and transgenic lines.Aust. J. Plant Physiol. 28(5), 401-408. Doi : 10.1071/PP99123

Barillot, R., Frak, E., Combes, D., Durand, J-L., A. J. Escobar-Gutiérrez, A.J. (2010) What determines the complex kinetics of stomatal conductance under blueless PAR in Festuca arundinacea? Subsequent effects on leaf transpiration. *J. Exp. Bot*. 61(10), 2795-2806. Doi : 10.1093/jxb/erq115

Biswal, U.C., Basanti, B. (1984) Photocontrol of leaf senescence, Photochem. Photobiol. 39(1), 875-879. Doi : 10.1111/j.1751-1097.1984.tb08874.x

Brelsford, C.C., Robson, T.M. (2018) Blue light advances bud burst in branches of three deciduous tree species under short-day conditions. *Trees.* 32, 1157–1164. Doi: 10.1007/s00468-018-1684-1

Carabelli, M., Possenti, M., Sessa, G., Ciolfi, A., Sassi, M., Morelli, G., Ruberti, I. (2007) Canopy shade causes a rapid and transient arrest in leaf development through auxininduced cytokinin oxidase activity. *Genes Dev*. 21(15), 1863–1868. Doi:10.1101/gad.432607

Casal, J.J. (2013) Photoreceptor signalling networks in plant responses to shade. *Annu. Rev. Plant Biol*. 64(1), 403–427. Doi : 10.1146/annurev-arplant-050312-120221

Casal, J.J., Aphalo, P.J., Sanchez, R.A. (1987) Phytochrome effects on leaf growth and chlorophyll content in Petunia axillaris. *Plant Cell Environ*. 10, 509-514. Doi.org/10.1111/j.1365-3040.1987.tb01829.x

Casal, J.J., Smith, H. (1989) The function, action and adaptive significance of phytochrome in light-grown plants. *Plant Cell Environ*. 12, 855–862.

Cashmore, A.R., Jarillo, J.A., Wu, Y.J., Liu, D. (1999) Cryptochromes : blue light receptors for plants and animals. *Science.* 284(5415), 760–765. Doi: 10.1126/science.284.5415.760

Cope, K.R., Bugbee, B. (2013) Spectral effects of three types of white light-emitting diodes on plant growth and development: absolute versus relative amounts of blue light. *HortScience* 48(4), 504–509. Doi.org/10.21273/HORTSCI.48.4.504

Dambreville, A., Normand, F., Lauri, P-É. (2013) Plant growth co-ordination in natura: a unique temperature-controlled law among vegetative and reproductive organs in mango. *Funct. Plant Biol*. 40(3), 280–291. Doi: 10.1071/FP12243

Evers, J.B., Vos, J., Andrieu, B., Struik, P.C., (2006) Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red: far-red ratio. *Ann. Bot*. 97(4), 649–658. Doi:10.1093/aob/mcl020

Frak, E., Le Roux, X., Millard, P., Adam, B., Dreyer, E., Escuit, C., Sinoquet, H., Vandame, M., Varlet-Grancher, C. (2002) Spatial distribution of leaf nitrogen and photosynthetic capacity within the foliage of individual trees: disentangling the effects of local light quality, leaf irradiance, and transpiration. *J. Exp. Bot*. 53(378), 2207–16. Doi: 10.1093/jxb/erf065.

Franklin, K.A., Quail, P.H. (2010) Phytochrome functions in Arabidopsis development. *J. Exp. Bot*. 61(1), 11–24. Doi.org/10.1093/jxb/erp304

Gautier, H., Varlet-Grancher, C. (1996) Regulation of leaf growth of grass by blue light. *Physiol. Plant.* 98, 424-430. Doi : 10.1034/j.1399-3054.1996.980227.x

Girault, T., Bergougnoux, V., Combes, D., Viemont, J-D., Leduc, N. (2008) Light controls shoot meristem organogenic activity and leaf primordia growth during bud burst in Rosa sp. *Plant Cell. Environ*. 31(11), 1534–1544. Doi : 10.1111/j.1365-3040.2008.01856.x

Grant, R.H. (1997) Partitioning of biologically active radiation in plant canopies. *Int. J. Biometeorol*. 40, 26–40. Doi: 10.1007/BF02439408

Hallé, F., and Martin, R. (1968) Étude de La Croissance Rythmique Chez l'hévéa (Hevea) Brasiliensis Müll. - Arg., Euphorbiacées, Crotonoïdées). *Adansonia*. 8, 475–503.

Henriksson, J. (2001) Differential shading of branches or whole trees: survival, growth, and reproduction. *Oecologia.* 126, 482–486. Doi : 10.1007/s004420000547

Hernández, R., Kubota, C. (2016) Physiological responses of cucumber seedlings under different blue and red photon flux ratios using LEDs. *Environ. Exp. Bot*. 121, 66–74. Doi : 10.1016/j.envexpbot.2015.04.001

Kami, C., Lorrain, S., Hornitschek, P., Fankhauser, C. (2010) Light-regulated plant growth and development. *Curr. Top. Dev. Biol*. 91, 29-66. Doi: 10.1016/S0070-2153(10)91002-8.

Khattak, A.M., Pearson, S., Nawab, K., Khan, M.A., Marwat, K.B. (2011) The effects of light quality and temperature on the growth and development of geraniums. *Pak. J. Bot*. 43(1), 679-688

Leduc, N., Roman, H., Barbier, F., Péron, T., Huché-Thélier, L., Lothier, J., Demotes-Mainard, S., Sakr, S. (2014). Light signaling in bud outgrowth and branching in plants. *Plants.* 3(2), 223–250. Doi: 10.3390/plants3020223

Maaike Wubs, A., Heuvelink, E., Marcelis L.F.M., Buck-Sorlin G.H., Vos, J. (2014) Axillary budbreak in a cut rose crop as influenced by light intensity and red:far-red ratio at bud level. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 139(2), 131–138. Doi : 10.21273/JASHS.139.2.131

Morgan, D.C., Stanley, C. J., & Warrington, I. J. (1985a) The effects of simulated daylight and shade-light on vegetative and reproductive growth in kiwifruit and grapevine, *J. Hortic. Sci.* 60(4), 473-484. Doi: 10.1080/14620316.1985.11515654

Muleo, R., Morini, S., & Casano, S. (2001) Photoregulation of growth and branching of plum shoots: Physiological action of two photosystems. *In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant.* 37, 609–617. Doi: 10.1007/s11627-001-0107-x

Normand, F., and Lauri, P-É. (2018) Advances in understanding mango tree growth and canopy development. In *Achieving Sustainable Cultivation of Mangoes*, ed. L. Galán Saúco, V. and Ping.

Ouzounis, T., Rosenqvist, E., & Ottosen, C. (2015) Spectral effects of artificial light on plant physiology and secondary metabolism: a review, HortScience horts. 50(8), 1128-1135. Doi.org/10.21273/HORTSCI.50.8.1128

Paradiso, R., Meinen, E., Snel, J.F.H., De Visser, P., van Ieperen, W., Hogewoning, S.W., and Marcelis, L.F.M. (2011) Spectral dependence of photosynthesis and light absorbtance in single leaves and canopy in rose. *Sci. Hort*. 127(4), 548-554. Doi.org/10.1016/j.scienta.2010.11.017
Paradiso, R., Proietti, S. (2022) Light-quality manipulation to control plant growth and photomorphogenesis in greenhouse horticulture : the state of the art and the opportunities of modern LED systems. *J. Plant. Growth Regul.* 41, 742–780. Doi.org/10.1007/s00344-021-10337-y

Park, Y., Runkle, E.S. (2017) Far-red radiation promotes growth of seedlings by increasing leaf expansion and whole-plant net assimilation. *Environ. Exp. Bot*. 136, 41-49. Doi : 10.1016/j.envexpbot.2016.12.013

Park, Y., Runkle, E.S. (2018) Far-red radiation and photosynthetic photon flux density independently regulate seedling growth but interactively regulate flowering, Environmental and Experimental Botany, 155, 206-216. Doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.06.033

Patel, D., Bas, M., Hayes, S., Majlath, I., Hetherington, F.M., Tschaplinski, T.J., Franklin, K.A. (2013) Temperature-dependent shade avoidance involves the receptor-like kinase ERECTA. *Plant J*. 73(6), 980–992. Doi : 10.1111/tpj.12088

R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Rizzini, L., Favory, J.J., Cloix, C., Faggionato, D., O'Hara, A., Kaiserli, E., Baumeister, R., Schafer, E., Nagy, F., Jenkins, G.I., et al. (2011) Perception of UV-B by the Arabidopsis UVR8 protein. *Science.* 332(6025), 103–106. Doi : 10.1126/science.1200660

Runkle, E.S. and Heins, R.D. (2001) Specific functions of red, far red, and blue light in flowering and stem extension of long-day plants. *J. Amer. Soc. Hort. Sci*. 126(3), 275–282. Doi : 10.21273/JASHS.126.3.275

Schneider, A., Godin, C., Boudon, F., Demotes-Mainard, S., Sakr, S., Bertheloot, J. (2019) Light regulation of axillary bud outgrowth along plant axes: an overview of the roles of sugars and hormones. *Front. Plant Sci*. 10. Doi : 10.3389/fpls.2019.01296

Smith, H. (1982) Light quality, photoreception, and plant strategy. *Ann. Rev. Plant Physiol*. 33, 481–518. Doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.002405

Smith, H.L., McAusland, L., Murchie, E.H. (2017) Don't ignore the green light : exploring diverse roles in plant processes. *J. Exp. Bot.* 68(9), 2099–2110. Doi : 10.1093/jxb/erx098

Snowden, M.C., Cope, K.R., Bugbee, B. (2016) Sensitivity of seven diverse species to blue and green light: interactions with photon flux. *PLoS One*. 11(10) :e0163121. Doi :10.1371/journal.pone.0163121. eCollection 2016.

Sprugel, D.G. (2002) When branch autonomy fails: Milton's Law of resource availability and allocation. Tree Physiol. 22(15-16), 1119–1124. Doi : 10.1093/treephys/22.15-16.1119

Taulavuori, K., Pyysalo, A., Taulavuori, E., Julkunen-Tiitto, R. (2018) Responses of phenolic acid and flavonoid synthesis to blue and blue-violet light depends on plant species, *Environ. Exp. Bot.*150, 83–187. Doi : 10.1016/j.envexpbot.2018.03.016

Zhang, N., van Westreenen, A., Anten, N.P.R., Evers, J.B., Marcelis, L.F.M., (2020) Disentangling the effects of photosynthetically active radiation and red to far-red ratio on plant photosynthesis under canopy shading: a simulation study using a functional–structural plant model, Ann. Bot. 126(4), 635–646. Doi : 10.1093/aob/mcz197

Zhang, N., van Westreenen, A., He, L., Evers, J.B., Anten, N.P.R., Marcelis, L.F.M. (2021) Light from below matters: quantifying the consequences of responses to far-red light reflected upwards for plant performance in heterogeneous canopies. *Plant Cell Environ*. 44(1), 102–113. Doi : 10.1111/pce.13812

Zheng, L., He, H., Song, W. (2019) Application of light-emitting diodes and the effect of light quality on horticultural crops: a review. *HortScience.* 54(10),1656–1661. Doi : 10.21273/HORTSCI14109-19

Synthèse des résultats du chapitre II

Partie A - Effets de l'environnement lumineux des UCs, de traits spécifiques des UCs et de la taille sur l'apparition et la disparition des UCs

- La lumière a un effet positif sur l'occurrence et l'intensité du débourrement des bourgeons. La nature de l'entité fille produite (inflorescence ou UC) est déterminée par d'autres facteurs.
- Sur des arbres non taillés, la probabilité de débourrement est proche de 0 pour les UCs placées dans un environnement lumineux caractérisé par un ζ inférieur à 0.5.
- La quantité de lumière reçue tôt le matin par les UCs a un effet positif sur la précocité de la date du débourrement.
- La quantité de lumière reçue par les UCs a un effet négatif sur leur probabilité de mortalité.
- Le diamètre de l'UC a un effet positif sur l'occurrence et l'intensité du débourrement, ainsi que sur sa précocité.
- La taille augmente la quantité de lumière à l'intérieur de la couronne du manguier.
- L'intensité de taille a un effet positif sur l'occurrence et l'intensité du débourrement des UCs taillées (effet local). Elle a aussi un effet positif sur l'occurrence du débourrement des UCs non taillées (effet distant).
- L'intensité de taille affecte les relations entre le diamètre (ou la lumière) et l'occurrence du débourrement.
- La probabilité de mortalité des UCs taillées augmente avec l'intensité de taille et la sévérité de taille.

Partie B - Dissocier les effets de la quantité et de la qualité de la lumière sur le débourrement végétatif et la morphologie des UCs

- La réduction du rapport ζ a tendance à augmenter le volume de la couronne. Cette augmentation est liée à une augmentation de la longueur des UCs elle-même causée par l'allongement des entre-nœuds.
- La surface foliaire portée par les UCs est plus élevée pour les très faibles ζ.
- Le manguier présente des réponses morphogénétiques à la modification de la qualité de la lumière.
- Les résultats suggèrent des interactions entre les effets de la température et de la lumière sur la morphologie des nouvelles UCs.
- Les résultats suggèrent que la température augmente le nombre de feuilles d'une UC.

Chapitre III. Dynamique annuelle de la chute des feuilles chez le manguier et caractérisation des facteurs qui l'affectent

Ce troisième chapitre traite des effets de la lumière et de traits spécifiques des UCs sur la dynamique de la chute des feuilles du manguier au cours de l'année. Il correspond aux résultats de l'expérimentation " Dynamique annuelle de la chute des feuilles" présentée dans la **partie II B**.

Ce chapitre correspond à une communication orale qui a été présentée lors de l'International Horticultural Congress (IHC) à Angers en août 2022 et qui a donné lieu à un article accepté dans Acta Horticulturae :

Carrié, E., Grechi, I., Boudon, F., Frak, E., Combes, D., Normand, F. (2022). Effects of growth units characteristics and light environment on leaf fall in the evergreen mango tree. Acta. Hortic.

Ma présentation a reçu le prix de la meilleure communication orale de jeune chercheur (Young Mind Award for best oral presentation) dans l'International Symposium on Innovative Perennial Crops Management de l'IHC.

Effect of growth unit characteristics and light environment on leaf fall in the evergreen mango tree

Emma Carrié[1,2], Isabelle Grechi[1,2], Frédéric Boudon[3,4], Elzbieta Frak[5], Didier Combes[5], and Frédéric Normand1[,2 a]

[1]CIRAD, UPR HortSys, F-97455 Saint-Pierre, La Réunion, France; [2]HortSys, Univ. Montpellier, CIRAD, Montpellier, France; [3]CIRAD, UMR AGAP Institut, F-34398 Montpellier, France; [4]UMR AGAP Institut, Univ. Montpellier, CIRAD, INRAE, Institut Agro, Montpellier, France; [5]INRAE, UR P3F, F-86600 Lusignan, France

Abstract

Mango tree is a tropical evergreen tree whose leaves live for several years and gradually fall over time. It is important to understand the pattern of leaf fall because foliage distribution affects tree functioning. The objective of this work was to identify the growth unit (GU) characteristics and the environmental factors affecting leaf fall at the GU scale during one year. In January 2021, 240 GUs were sampled on five adult mango trees of the cultivar 'Cogshall' at three depths, expressed as the number of GUs from the terminal GU (1, 2 and 4 GUs) along the branches. GU depth was used as a proxy for GU age. The numbers of nodes and remaining leaves were counted for each GU. Their light environment was estimated from hemispherical photographs. The number of leaves per GU was then counted monthly during one year. The number of nodes per GU increased with GU length and was higher for GUs in apical position than for GUs in lateral position. The number of leaves remaining on the GUs in January 2021 was negatively related to GU depth. From February 2021 to January 2022, the occurrence of leaf fall was 10 times higher during the rainy season than during the dry season, and it increased with GU depth. Light environment did not affect leaf fall, except when analysis was restricted to December 2021. During that month, light environment had a negative effect on leaf fall for GUs in depths 1 and 2, but no effect for GUs at depth 4. This work highlighted the seasonal pattern of leaf fall and the major effect of GU depth, i.e., GU age, on leaf fall in the evergreen mango tree.

Keywords: crown, hemispherical photograph, light distribution, *Mangifera indica* L., tree architecture

INTRODUCTION

Mango (*Mangifera indica* L.) is a major crop in tropical and subtropical regions. It is the fifth most produced fruit in the world. The mango tree is evergreen and characterized by rhythmic growth. Vegetative growth appears as flushes, mostly during the rainy season after fruit harvest (Holdsworth, 1963). Vegetative buds produce new portions of axis, called growth units (GUs), consisting of a series of nodes, each composed of a leaf and an axillary bud, and internodes. GU extension lasts 8 to 12 days (Dambreville et al., 2013). The mango tree is characterized by acrotonic branching with most new GUs appearing at the apical zone of terminal GUs (from GU apex and distal-most lateral buds). Tree growth leads to the development of a crown composed of a dense layer of leaves and branches, which severely restrict light penetration. To date, leaf appearance has been well studied for the mango tree (Normand et al., 2009; Dambreville et al., 2013), but not leaf fall. The average lifespan of a mango leaf is estimated at three years (Holdsworth, 1963) and it is noticeable that oldest GUs forming the branches in the mango tree structure are leafless.

In temperate regions, tree phenology correlates well with seasonal changes in temperature. Many species of deciduous trees shed their leaves in autumn to withstand the cold winter temperatures. In the tropics and subtropics, temperature allows trees and leaves physiological activity all year round and seasonality is mostly related to rainfall. Tropical forest trees show a multitude of adaptive phenological strategies such as positioning leaf fall peak during the dry season to limit water stress damage, or setting new leaves during the rainy season (Yang et al., 2021). Evergreen species exhibit a wide range of annual leaf fall patterns, without ever being leafless (Nitta and Ohsawa, 1997; De Weirdt et al., 2012).

a frederic.normand@cirad.fr

Boudon et al. (2020a) showed on a digitized adult mango tree that leaves were present up to the fifth GU from the terminal GU of the axis, and the number of leaves per GU drastically decreased from the terminal to the fifth GU. The GU light environment had a significant and positive influence on the number of leaves remaining on the GU. These results obtained from an image of the tree at a given time do not inform on seasonal leaf fall pattern. Year long studies are needed to fully characterize leaf fall pattern in the mango tree. The objectives of this work were to assess the effects of GU characteristics (GU length, position and depth), tree phenology (month, vegetative growth), and light environment on 1) the initial number of leaves, the number of leaves remaining at a given date, and leaf fall probability from GU appearance to that date; and on 2) the monthly level of leaf fall over one year.

MATERIALS AND METHODS

Plant material and data collection

The study was carried out in an experimental mango orchard located at the CIRAD (French Agricultural Research Center for International Development) research station in Saint-Pierre, Réunion Island (21°19'S, 55°29'E, 125m a.s.l). The orchard was planted in 2004 with trees of the cultivar 'Cogshall' grafted onto the polyembryonic rootstock 'Maison Rouge'. It was managed according to standard commercial practices. In January 2021, 240 GUs were sampled on five trees at three depths along the branches (80 GUs per depth). GU depth was expressed as the number of GUs along the axis from the terminal GU**.** GUs were therefore sampled by selecting terminal GUs, subterminal GUs, and GUs located four GUs away from the terminal GU, for depth levels 1, 2, and 4, respectively. GU depth was considered as a proxy for GU age (in year). The length, the position (apical or lateral with respect to the previous GU), the number of nodes and the number of leaves were recorded for each sampled GU. The number of nodes was determined by summing the number of easily recognizable shield-shaped scars of fallen leaves and the number of remaining leaves. It corresponds to the initial number of leaves when the GU appeared. From February 2021 to January 2022, leaves were counted monthly on the GUs. The occurrence of acropetal vegetative growth was recorded as a binary factor indicating if vegetative growth occurred on terminal GUs located acropetally from the studied GU or on the studied GU for those located at depth 1.

Estimation of GUs light environment

Hemispherical photographs were acquired just above each GU in January 2021 with the Plant Canopy Imager (CID Bio-Science, Inc., Camas, WA, USA) under an overcast sky in order to simulate the GU light environment. The photographs were thresholded to produce binary images with black pixels for tree elements and white pixels for sky. The 'Hemiphot' R function (Ter Steege, 2018) calculated the solar track on the images according to the location of the experimental orchard and the simulated date, and estimated direct and diffuse light (Gates, 1980). For each binary image, incident (above the tree crown) and transmitted (just above the GU) photosynthetic photon flux densities (PPFD, in $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$) were simulated every 2 s during a whole day (the 15th of each month). The GU light environment was characterized by the relative transmitted PPFD (TrPPFD) at the GU scale, calculated as the ratio between transmitted and incident PPFD simulated every 2 s, and averaged over the day.

Statistical analyses

1. Analysis of the number of nodes, number of leaves, and leaf fall probability at the initial date.

A first analysis was performed with the data collected in January 2021 in order to assess the effects of GU depth, position and length on the number of nodes (Nodes), the number of remaining leaves (Leaves), and the initial probability of leaf fall since GU appearance (*P_ilf*). *P_ilf* was defined as the ratio between the number of missing leaves (estimated as the difference between Nodes and Leaves) and the number of nodes for each GU (Equation 1).

$$P_ilf = (Nodes - Leaves)/ Nodes \quad (1)$$

Generalized linear mixed models (GLMMs) were used with a random effect for trees to account for the grouped structure of the data. Poisson, negative binomial and binomial distributions were associated to the response variables Nodes, Leaves and *P_ilf*, respectively.

For each GLMM, an automated model selection procedure was used to identify the minimal adequate model, based on the Akaike's Information Criterion (AIC), from the initial complete model with all the fixed effects and interaction terms. Then, a type-III (or type-II if there was no significant interaction term) Wald χ^2test of deviance was applied to the selected model to determine the level of significance of its factors and interactions. Multiple post-hoc comparisons of least square means (LS means) with false discovery rate ('fdr') P-value adjustment were conducted on significant interactions or on significant factor(s) when no interaction term was significant. LS means over one factor level (or a combination of factor levels) were obtained by an equally weighted average over the levels of the other categorical factors and over the average value of continuous factors.

2. Analysis of monthly leaf fall probabilities during one year.

The statistical analyses detailed below considered the monthly changes in the number of leaves per GU. GUs that have lost all their leaves during one month were removed from the data set for the analysis of the following months.

As a preliminary step, we defined the probability of monthly leaf fall *P_mlf* as the ratio between the number of fallen leaves between two successive months ($\Delta Leaf_{n-1\sim n}$) and the number of nodes for each GU (Equation 2).

$$P_mlf = \Delta Leaf_{n-1\sim n} / Nodes \qquad (2)$$

P_mlf varied significantly between months and three periods were evidenced (Figure 1): two periods with *P_mlf* higher than 0.01 (from February to May 2021 (period 1) and from October 2021 to January 2022 (period 3)), separated by a period with *P_mlf* lower than 0.01 from June to September 2021 (period 2). These periods corresponded to different phenological stages for the mango trees and different seasons. In the following, leaf fall is finely analyzed within each period separately.

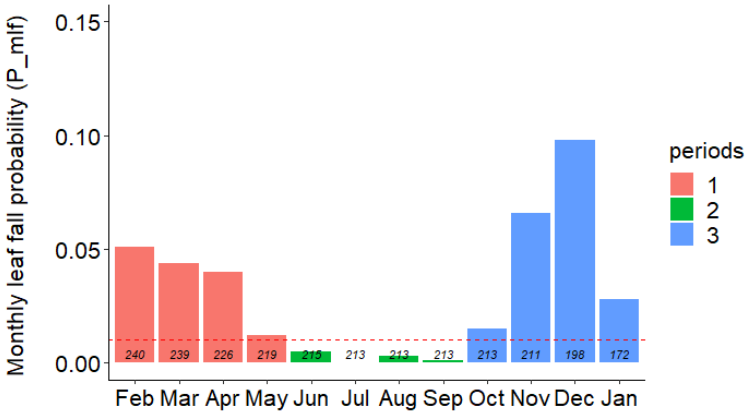


Figure 1. Monthly growth unit leaf fall probability *P_mlf* from February 2021 to January 2022, and identification of the three periods during which leaf fall was finely studied. The number of growth units per month is given at the bottom of each bar.

As a next step, leaf fall was decomposed into two variables defined at the GU scale. First, the probability of monthly leaf fall occurrence *P_mlfo* was a binary variable corresponding to whether or not the GU lost at least one leaf between two successive months (Equation 3).

$$P_{_mlfo} = \begin{cases} 0 & if\ \Delta Leaf_{n-1\sim n} = 0, \\ 1 & if\ \Delta Leaf_{n-1\sim n} > 0 \end{cases} \qquad (3)$$

Second, the probability of monthly leaf fall intensity *P_mlfi* was defined only for the population of GUs on which leaf fall occurred during the month, as the ratio between the number of leaves fallen during the month and the number of nodes (Equation 4).

$$P_mlfi = \Delta Leaf_{n-1\sim n} / Nodes \qquad (4)$$

The analysis of these two variables was carried out in three steps. In a first step, binomial GLMMs with random effects for tree and GU, followed by type-II Wald χ^2 test of deviance, were used to analyze the effect of the period on *P_mlfo* and *P_mlfi*. In a second step, binomial GLMMs with random effects for tree and GU were carried out for each of the three periods to assess the effects of GU depth, length, position and light environment (TrPPFD), the effects of month and of their second-order interactions on *P_mlfo* and *P_mlfi*. In a third step, the same analysis was carried out

in December 2021, with the month factor replaced by the occurrence of acropetal vegetative growth. Since acropetal vegetative growth occurred mostly in December during our experiment, its effect could be tested only during this month. In steps two and three, minimal adequate models were selected using an automated procedure based on AIC, reduced after applying a test of deviance and followed by post-hoc multiple comparisons tests, as described in the previous section.

Statistical analyses were performed with R software (R CoreTeam, 2020). GLMMs were performed with the *glmer* function of the lme4 package (Bates et al. 2015). Automated model selections were performed with the *dredge* function of the MuMIn package (Bartoń, 2022). Multiple comparisons tests were performed with the *lsmeans* function of the lsmeans package (Lenth, 2016). Because of the large sample size, the significance threshold was set at P=0.01.

RESULTS AND DISCUSSION

Effect of the factors on the number of nodes, number of leaves and leaf fall probability at the initial date

The number of nodes increased significantly with GU length (χ^2=84.46, df=1, P<0.001) and was affected by GU position (χ^2=67.86, df=1, P<0.001). It was significantly higher for apical GUs (11.3 a) than for lateral GUs (8.0 b), confirming previous results on the effect of GU position on its number of leaves (Normand et al., 2009). When they appeared, all GUs were in terminal position, like GUs at depth 1 in January 2021. Consequently, the lack of an effect of depth (χ^2=3.32, df=2, P=0.19) on the number of nodes was not surprising.

The number of leaves remaining on the GUs in January 2021 was significantly affected by GU depth (χ^2=59.01, df=2, P<0.001), length (χ^2=54.66, df=1, P<0.001) and position (χ^2= 50.38, df=1, P<0.001). The number of leaves per GU was higher at depth 1 (8.7 a) and depth 2 (7.6 a) than at depth 4 (5.5 b). It was higher for apical GUs (8.6 a) than for lateral GUs (6.0 b), and it increased with GU length.

The initial probability of leaf fall since GU appearance *P_ilf* was significantly affected by GU depth only (χ^2=103.50, df=2, P<0.001). *P_ilf* increased with depth, with values of 0.10 c, 0.18 b, and 0.28 a, for GUs at depth 1, 2 and 4, respectively, confirming the results of Boudon et al. (2020a) obtained on a digitized 'Cogshall' mango tree.

For the three variables Nodes, Leaves and *P_ilf*, interaction terms were not significant. The initial probability of leaf fall since GU appearance was driven by GU age, regardless of GU position and length. Consequently, the higher number of leaves remaining in January 2021 on apical and long GUs came from their higher initial number of leaves.

Effect of the period on the monthly leaf fall probabilities

The period had a significant effect on the probability of monthly leaf fall occurrence *P_mlfo* (χ^2=122.77, df=2, P<0.001) and on the probability of monthly leaf fall intensity *P_mlfi* (χ^2=16.99, df=2, P<0.001). *P_mlfo* was significantly lower during period 2 (0.02 c) than during period 1 (0.17 b) and period 3 (0.23 a). *P_mlfi* was lower during period 1 (0.17 b) and period 2 (0.10 b) than during period 3 (0.21 a).

Mango trees showed irregular leaf fall during the year. Leaf fall occurred mainly from October to May, which corresponded to the hot and rainy season in Réunion Island. The probability of leaf fall occurrence was about ten times higher during the hot and rainy season than during the cool and dry season. For GUs on which leaf fall occurred, the probability of leaf fall intensity was significantly higher during period 3, i.e., during fruit growth, harvest and beginning of vegetative growth.

Effect of the factors on the monthly leaf fall probabilities within each period

During period 1, the probability of monthly leaf fall occurrence *P_mlfo* increased with GU depth (χ^2=55.29, df=2, P<0.001). *P_mlfo* for GUs at depth 1, 2 and 4 were 0.04 c, 0.17 b and 0.28 a, respectively (Table 1; Figure 2A). The month had also a significant effect on *P_mlfo* (χ^2=42.41, df=3, P<0.001). *P_mlfo* was constant between February and April (0.20 a, 0.23 a, 0.14 a, respectively), and then decreased in May (0.04 b). During period 2, *P_mlfo* was low and not affected by any studied factor (Table 1, Figure 2B). During period 3, *P_mlfo* was affected by the month (χ^2=56.51, df=2, P<0.001). *P_mlfo* increased between October (0.06 c), November (0.24 ab)

and December (0.36 a), and decreased in January (0.16 b). The interaction between GU depth and length was significant (χ^2=11.56, df=3, P=0.003) (Table 1; Figure 2C). This interaction expressed the fact that a positive linear relationship was evidenced between *P_mlfo* and length for GUs at depth 4 (P<0.001, R^2=0.80), but not for GUs at depth 1 (P=0.10, R^2=0.009) or 2 (P=0.93, R^2=0).

The significant effects of the period and of the month during periods 1 and 3 on *P_mlfo* confirmed that leaf fall occurrence was a seasonal process. During period 1, probability of leaf fall occurrence was higher for older leaves carried by GUs at higher depth, suggesting that it was an age dependent process. During period 3, GU length affected *P_mlfo* on old GUs but not on younger GUs, which could be the result of a specific mechanism occurring on older GUs. It could not be identified during this study and requires further investigations.

Table 1. Effects of growth unit depth, length, position, light environment (TrPPFD) and month, and of the depth:length second-order interaction on the probability of monthly leaf fall occurrence (*P_mlfo*) and the probability of monthly leaf fall intensity (*P_mlfi*) for each period of the year. Significance level was set at P=0.01 (n.s: P>0.01). Only interactions significant at least once are presented.

Factors	**P_mlfo**			**P_mlfi**		
	Period 1	**Period 2**	**Period 3**	**Period 1**	**Period 2**	**Period 3**
Depth	P<0.001	n.s	n.s	P<0.01	n.s	n.s
Length	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	P<0.001
Position	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	P<0.01
TrPPFD	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s
Month	P<0.001	n.s	P<0.001	n.s	n.s	P<0.001
Depth:Length	n.s	n.s	P<0.01	n.s	n.s	n.s

During period 1, the probability of monthly leaf fall intensity *P_mlfi* decreased with GU depth (χ^2=9.64, df=2, P=0.008) and was not affected by the other studied factors. *P_mlfi* for GUs at depth 1, 2 and 4 were 0.23 a, 0.18 ab and 0.14 b, respectively (Table 1; Figure 3A). During period 2, *P_mlfi* was not affected by any studied factor (Table 1, Figure 3B). During period 3, *P_mlfi* was affected by GU length (χ^2=21.57, df=1, P<0.001), the month (χ^2=21.47, df=3, P<0.001) and GU position (χ^2=7.75, df=1, P=0.005) (Table 1). A negative linear relationship was evidenced between *P_mlfi* and GU length (P<0.001, R^2 =0.35). *P_mlfi* increased between October (0.12 b), November (0.20 ab) and December (0.26 a), and then decreased in January (0.17 b) (Figure 3C). *P_mlfi* was lower for apical GUs (0.15 b) than for lateral GUs (0.21 a).

In view of these results, leaf fall intensity appeared to be a seasonal process, with a period effect and within-period variations between months occurring only during period 3. During that period, GU length and position, but not GU depth, i.e., GU age, were the main drivers of *P_mlfi* in addition to month.

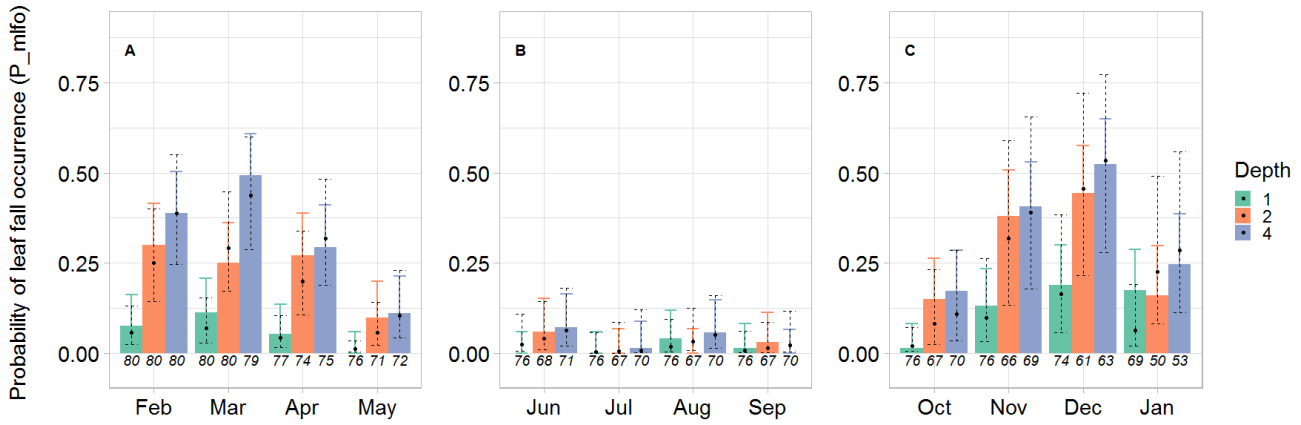


Figure 2. Probability of monthly leaf fall occurrence *P_mlfo* according to growth unit depth during the first (A), the second (B) and the third (C) period of the year. Colored bars and solid error bars indicate observed probabilities and their 95% confidence interval, respectively. Black points and dashed error bars indicate LS means and their 95% confidence interval, respectively. The number of growth units is given at the bottom of each bar.

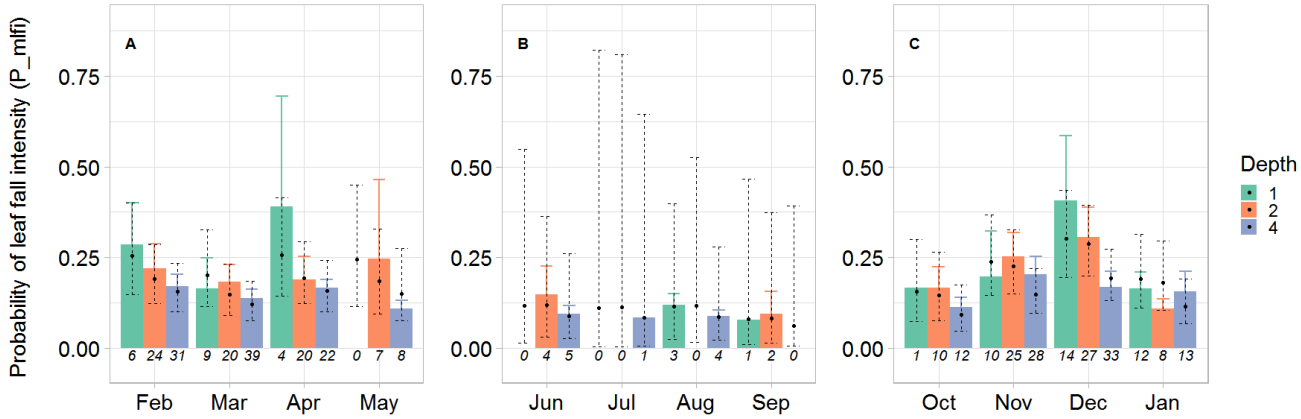


Figure 3. Probability of monthly leaf fall intensity *P_mlfi* according to growth unit depth during the first (A), the second (B) and the third (C) period of the year. Colored bars and solid error bars indicate observed probabilities and their 95% confidence interval, respectively. Black points and dashed error bars indicate LS means and their 95% confidence interval, respectively. The number of growth units on which leaf fall occurred during the month is given at the bottom of each bar.

P_mlfo and *P_mlfi* were both significantly affected by month, GU depth and GU length, but the GU position was only involved for *P_mlfi.* These factors were specific to the period and to the process (leaf fall occurrence and intensity), as illustrated by the effect of GU depth, which was only significant during period 1 (Table 1) and had opposite effects on leaf fall (positive for *P_mlfo* and negative for *P_mlfi*). This suggested that physiological mechanisms underlying leaf fall occurrence and intensity were different**.** Surprisingly, *P_mlfo* and *P_mlfi* were not affected by the GU light environment (TrPPFD) during each period.

Effect of the factors on the monthly leaf fall probabilities in December

In December 2021, the probability of monthly leaf fall occurrence *P_mlfo* was affected by GU depth only (χ^2=16.03, df=2, P<0.001; Figure 2C). *P_mlfo* increased with GU depth and was 0.20 b, 0.47 a and 0.54 a for GUs at depth 1, 2 and 4, respectively. On the opposite, the probability of monthly leaf fall intensity *P_mlfi* was affected by several factors: GU depth (χ^2 =34.79, df=2, P<0.001), TrPPFD (χ^2=13.86, df=1, P<0.001), and the occurrence of acropetal vegetative growth (χ^2=6.91, df=1, P=0.009). The interaction between GU depth and TrPPFD was also significant (χ^2=15.91, df=2, P<0.001). *P_mlfi* was lower on GUs with acropetal vegetative growth (0.21 b) than on those without acropetal vegetative growth (0.32 a). The significant interaction between GU

depth and TrPPFD expressed the fact that a negative linear relationship was evidenced between *P_mlfi* and TrPPFD for GUs at depth 1 ($P<0.001$, $R^2= 0.98$) and 2 ($P<0.001$, $R^2=0.56$), but not for GUs at depth 4 ($P=0.28$, $R^2=0.05$).

These results highlighted the role of two new factors, the occurrence of acropetal vegetative growth and the GU light environment TrPPFD, that affected leaf fall specifically in December 2021. The first one could not be tested in the analyses for each period, and the second one did not appear significant in the previous analyses. These effects concerned leaf fall intensity but not leaf fall occurrence, which was only affected by GU depth, i.e., GU age.

We highlighted the seasonal pattern of mango leaf fall in Réunion Island, with higher leaf fall occurring mostly during the periods from October to May, with variability between months within each period. In particular, leaf fall was the highest in November and December. Urban et al. (2006) observed also a seasonal pattern in sugars content in mango leaves, with the highest content in November. Regulation of leaf senescence by sugars has been demonstrated in *Arabidopsis* (Wingler and Roitsch, 2008). Further research is required to determine if sugar signaling is also involved in mango leaves fall.

Vegetative growth occurred mostly on the trees in December 2021. The synchrony between emergence of new leaves and leaf fall has been reported on evergreen broad-leaved trees, and it is suggested that leaf fall allows the redistribution of nutrients required for the growth of new axes and leaves (Nitta and Ohsawa, 1997). At the GU scale, leaf fall intensity was however higher on GUs without vegetative growth in the acropetal position. It could be hypothesized that basipetal hormonal fluxes during new GUs extension would promote the maintenance of leaves in close proximity. Cytokinins promote leaf initiation and inhibit leaf senescence (Wu et al., 2021) and could be good candidates to investigate this hypothesis. It could also be interesting to test if there is a relationship at the whole tree scale between vegetative growth and leaf fall.

Leaf age, approximated by GU depth, appeared as a major factor driving leaf fall, as previously highlighted in the mango tree (Boudon et al. 2020a) and in other evergreen species (Kitajima et al., 1997). Urban et al. (2003) found that leaf nitrogen content and photosynthesis at a fixed light level remain constant in 2- to 20-month-old mango leaves. This range of leaf age corresponds to that of the GUs at depth 1 and 2 in our study. It suggested that leaf age probably did not affect leaf fall in young GUs (depths 1 and 2) by a decrease in photosynthetic capacity, but by another mechanism.

Leaf fall varies among tree species and depends on complex interactions between leaf physiology, age and light environment (Niinemets, 2016). Our study evidenced such complex interactions between endogenous and environmental factors. In particular, there were two significant interactions involving GU depth, i.e., GU age, where older GUs (depth 4) showed different behavior compared to younger GUs (depth 1 and 2). For example, the intensity of leaf fall in December appeared to be related to the light environment for young GUs only, denoting higher leaf fall in low light environment for young GUs and not for old GUs.

CONCLUSION

Leaf fall in the mango tree appeared to follow a seasonal, and not regular, pattern. GU depth, length and position affected differently leaf fall occurrence and intensity at the GU scale, and their effects varied between the periods of the year. In our study, leaf age had a major effect on leaf fall, while the effect of light appeared minor. Leaf fall occurrence and intensity appeared to be probably affected by different physiological mechanisms. These results will be included in a module of the functional structural plant model V-Mango (Boudon et al., 2020b) to simulate leaf fall and improve foliage distribution of simulated trees.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was carried out as part of the CIRAD DPP COSAQ agronomical research program (activities 2018 - 2021) funded by the European Community (ERDF fund) and the Conseil Régional de la Réunion.

Literature cited

Bartoń, K, (2022). MuMIn: multi-model inference. R package version 1.46. 0. Available online at: https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn

Boudon, F., Persello, S., Grechi, I., Marquier, A., Soria, C., Fournier, C., Léchaudel, M., and Normand, F. (2020a). Assessing the role of ageing and light availability in leaf mortality in the mango tree. Acta Hortic. *1281*, 601–608. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2020.1281.79

Boudon, F., Persello, S., Jestin, A., Briand, A.-S., Grechi, I., Fernique, P., Guédon, Y., Léchaudel, M., Lauri, P.-É., and Normand, F. (2020b). V-Mango: a functional–structural model of mango tree growth, development and fruit production. Ann. Bot. *126,* 745-763. https://doi.org/10.1093/aob/mcaa089

Dambreville, A., Normand, F., and Lauri, P.-É. (2013). Plant growth coordination in natura: a unique temperature controlled law among vegetative and reproductive organs in mango. Funct. Plant Biol. *40* (*3*), 280–291. https://doi.org/10.1071/FP12243

De Weirdt, M., Verbeeck, H., Maignan, F., Peylin, P., Poulter, B., Bonal, D., Ciais, P., and Steppe, K., (2012). Seasonal leaf dynamics for tropical evergreen forests in a process-based global ecosystem model. Geosci. Model Dev. *5*, 1091–1108. https://doi.org/10.5194/gmd-5-1091-2012

Gates, D.M. (1980). Solar Radiation. Biophysical Ecology. Springer New York. 96–147. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-6024-0

Holdsworth, M. (1963). Intermittent growth of the mango tree. J. West Afr. Sci. Ass. *7*(*2*), 163–171.

Kitajima, K., Mulkey, S.S., and Wright, S.J, (1997). Decline of photosynthetic capacity with leaf age in relation to leaf longevities for five tropical canopy tree species. Am. J. Bot. *84*, 702–708. https://doi.org/10.2307/2445906

Lenth, R.V. (2016). Least-squares means: The R package lsmeans. J. of Stat. Software *69*(*1*), 1-33. https://doi:10.18637/jss.v069.i01.

Niinemets, Ü. (2016). Leaf age dependent changes in within-canopy variation in leaf functional traits: a meta-analysis. J. Plant Res. *129*, 313–338. https://doi.org/10.1007/s10265-016-0815-2

Nitta, I., and Ohsawa, M. (1997). Leaf dynamics and shoot phenology of eleven warm-temperate evergreen broad-leaved trees near their northern limit in central Japan. Plant Ecol. *130*, 71–88. https://doi.org/10.1023/A:1009735709258

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

Ter Steege, H. (2018). Hemiphot.R: Free R scripts to analyse hemispherical photographs for canopy openness, leaf area index and photosynthetic active radiation under forest canopies. Naturalis Biodiversity Center, Leiden, The Netherlands. https://github.com/Hans-ter-Steege/Hemiphot

Urban, L., Le Roux, X., Sinoquet, H., Jaffuel, S., and Jannoyer, M. (2003). A biochemical model of photosynthesis for mango leaves: evidence for the effect of fruit on photosynthetic capacity of nearby leaves. Tree Physiol. *23*, 289–300. https://doi.org/10.1093/treephys/23.5.289

Urban, L., Montpied, P., and Normand, F. (2006). Season effects on leaf nitrogen partitioning and photosynthetic water use efficiency in mango. J. Plant Physiol. *163*, 48–57. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.02.005

Wingler, A., and Roitsch, T. (2008). Metabolic regulation of leaf senescence: interactions of sugar signalling with biotic and abiotic stress responses. Plant Biol. *10*, 50–62. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00086.x

Wu, W., Du, K., Kang, X., and Wei, H. (2021). The diverse roles of cytokinins in regulating leaf development. Hortic. Res. *8*, 118. https://doi.org/10.1038/s41438-021-00558-3

Yang, X., Wu, J., Chen, X., Ciais, P., Maignan, F., Yuan, W., Piao, S., Yang, S., Gong, F., Su, Y., et al. (2021). A comprehensive framework for seasonal controls of leaf abscission and productivity in evergreen broadleaved tropical and subtropical forests. The Innovation *2(4)*, 100154. https://doi.org/10.1016/j.xinn.2021.100154

Annexe I Complementary results to the analysis of leaf fall in December

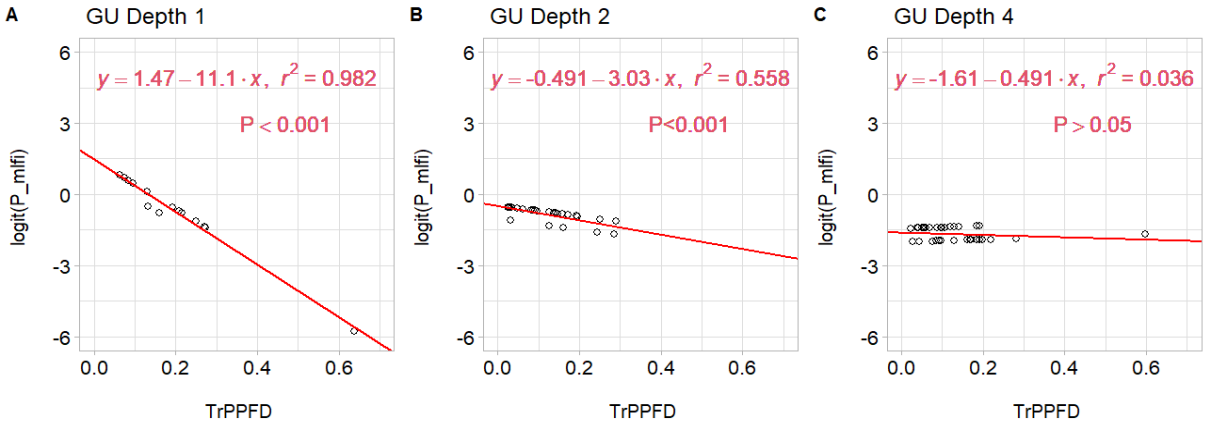


Figure 1. Interaction between GU Depth and TrPPFD on the probability of monthly leaf intensity (P_mlfi) et the logit scale during December. Black and red points are the observed predicted logit(P_mlfi), respectively. Red lines are the regression between predicted logit(P_mlfi) and TrPPFD, with the corresponding equation.

Synthèse des résultats du chapitre III

- La chute des feuilles est irrégulière au cours de l’année chez le manguier.
- La chute des feuilles se produit principalement entre les mois d’octobre et de mai à la Réunion, avec un pic en novembre et décembre. Elle est quasiment nulle durant les mois frais et secs de juin à septembre.
- Le pic de chute de feuilles de novembre et décembre apparaît au moment où des flushs végétatifs surviennent dans l’arbre. La synchronisation entre la chute des feuilles et l’apparition de nouvelles UCs pourrait correspondre à un mécanisme de remobilisation des réserves des feuilles.
- Les facteurs environnementaux (lumière, température, disponibilité en eau) jouent un rôle secondaire dans la chute des feuilles chez le manguier, qui semble plus affectée par des facteurs endogènes à l’arbre.
- Au mois de décembre, l’intensité de la chute des jeunes feuilles est plus faible dans les environnements plus lumineux. Cette relation n'apparaît pas pour des feuilles plus âgées, ni à d'autres mois de l'année.
- L'occurrence de la chute augmente avec l’âge des feuilles.
- L’occurrence et l’intensité de la chute des feuilles sont soit affectées par des facteurs différents, soit un même facteur peut avoir des effets contraires sur ces deux processus. Cela suggère que les deux processus relèvent de mécanismes physiologiques distincts.

Chapitre IV. Intégration des effets de la lumière, de l'architecture et de la taille dans V-Mango

Le premier chapitre a permis d'établir la spatialisation des signaux lumineux dans la couronne d'un arbre à feuille persistantes et de produire des modèles pour estimer efficacement des variables décrivant la qualité et la quantité de la lumière susceptibles d'affecter l'apparition et la disparition des unités de croissance dans la couronne du manguier. Les chapitres deux et trois ont permis de caractériser les effets de l'architecture, de la lumière et de la taille sur différents processus associés à l'apparition et à la disparition des unités de croissances, ainsi qu'à la chute des feuilles.

Ce quatrième chapitre présente l'implémentation dans le modèle V-Mango d'un modèle radiatif simulant l'interception de la lumière et des effets de l'architecture, de la lumière et de la taille dans les modules de fonctionnement du modèle.

Intégration des effets de l'environnement lumineux des unités de croissance dans le modèle V-Mango pour l'optimisation des pratiques culturales

Emma CARRIÉ[1,2], Isabelle GRECHI[1,2], Frédéric BOUDON[3,4], Elzbieta FRAK[5], Didier COMBES[5] and Frédéric NORMAND*[1,2]

[1]CIRAD, UPR HortSys, F-97455 Saint-Pierre, La Réunion, France; [2]HortSys, Univ. Montpellier, CIRAD, Montpellier, France; [3]CIRAD, UMR AGAP Institut, F-34398 Montpellier, France; [4]UMR AGAP Institut, Univ. Montpellier, CIRAD, INRAE, Institut Agro, Montpellier, France; [5]INRAE, UR P3F, F-86600 Lusignan, France

*** Correspondance:**
frederic.normand@cirad.fr

Mots clés : modélisation**,** *Mangifera indica L.***,** lumière, taille, V-Mango

Résumé
L'architecture d'un arbre résulte de processus de croissance déterminés génétiquement, dont l'expression varie sous la contrainte de facteur environnementaux tel que la lumière. La taille est une pratique indispensable qui modifie l'architecture de l'arbre avec de potentiels effets bénéfiques sur le rendement des arbres fruitiers. Les modèles structure-fonction capables de simuler l'architecture 3D des arbres, en fonction de leur environnement et de pratiques culturales tel que la taille sont des outils prometteurs pour la conception assistée de nouveaux itinéraires culturaux plus durables. Le modèle V-Mango est un modèle structure fonction qui synthétise les connaissances actuelles sur le fonctionnement du manguier et qui permet de simuler le développement architectural et l'élaboration du rendement et de la qualité de la mangue. Intégrer dans V-Mango les effets de la lumière sur le développement architectural (apparition et disparition des axes) permettrait de rendre le modèle plus mécaniste et d'améliorer le réalisme de ses simulations. Nos résultats montrent que l'intégration d'un module de taille et de simulation de la lumière dans V-Mango permet de simuler correctement les modifications induites par la taille à l'échelle des UCs et à l'échelle de l'arbre, concernant la distribution de la lumière et du débourrement végétatif produit. La croissance végétative simulée sur les arbres intensément taillés reste encore surestimée car la mortalité des axes n'a pas été implémentée dans V-Mango et fait partie des perspectives intéressantes à court terme pour ce modèle. Ce travail permet de valider des résultats expérimentaux acquis à l'échelle de l'UC sur des données indépendantes à l'échelle des UCs et de l'arbre entiers. Il ouvre de large perspectives pour explorer l'effet de la taille sur la croissance végétative et reproductrice chez le manguier, assité du modèle structure fonction V-Mango

1. Introduction

L'arbre s'apparente à une structure modulaire qui s'établit par l'apparition répétée d'éléments (métamères, axes) similaires et semi autonomes, organisés à plusieurs niveaux d'échelles. L'architecture d'un arbre définie l'arrangement structural de ces éléments dans l'espace (Godin et al., 1999). L'architecture conditionne ainsi la distribution de la surface foliaire, les conditions microclimatiques au sein de la couronne et de nombreux processus tels que l'interception de la lumière, la transpiration et l'acquisition du carbone (Niinemets, 2007; Da Silva 2014). L'architecture de l'arbre résulte de processus de croissance affectés par des facteurs endogènes,

des contraintes exercées par l'environnement et peut être sévèrement modifiée par des interventions humaines.

Le débourrement des bourgeons est un processus central pour établir l'architecture de l'arbre. Il est régulé non seulement par des facteurs endogènes mais également par l'environnement lumineux. Parmi les facteurs endogènes qui affectent le débourrement, on trouve la disponibilité en assimilats carbonés, qui peut être exprimé par le rapport source/puits. Un faible rapport source/puits (lorsque la demande est plus élevée que l'offre), limite le débourrement des bourgeons (Schneider et al., 2021). Une compétition pour l'accès aux ressources s'exerce aussi entre les bourgeons et déterminent leur survie et leur potentiel de production (Barbier et al., 2019). La signalisation hormonale est un autre facteur endogène qui régule le débourrement des bourgeons, en fonction de leur position sur la structure. La lumière est quant à elle un facteur environnemental majeur qui affecte le débourrement. Elle intervient par ses différentes composantes : (i) sa qualité (composition spectrale) et (ii) sa quantité (intensité du rayonnement) mais aussi de durée (photopériode). La quantité de lumière est l'énergie utile à la photosynthèse, c'est-à-dire la densité de flux de photons intégrée entre 400 et 700 nm (*PPFD*). La qualité de la lumière correspond à certaines radiations morphogénétiquement actives (*MAR*, Smith 1982), c'est-à-dire la densité de flux photonique intégrée dans des bandes de longueur d'ondes spécifiques, comprises entre 350 et 800 nm. La filtration de la lumière par les feuilles de la couronne d'un arbre entraîne une réduction de la quantité et de la qualité de la lumière (Escobar-Gutiérrez et al., 2009). L'absorption préférentielle des longueurs d'onde rouges entraîne notamment une diminution du rapport entre la densité de flux de photons rouge clair étroit (*Rn* : 655-665 nm) et rouge sombre étroit (*FRn* : 725-735 nm), appelée ζ, qui détermine l'état de photoéquilibre des phytochromes (Smith, 1977 ; Smith, 1994). Les phytochromes sont des photorécepteurs spécifiques largement distribués dans la plante qui déclenchent des réponses photomorphogéniques lorsque la qualité de la lumière est modifiée. Par exemple, un faible ζ affecte négativement le débourrement (Morgan et al., 1985 ; Evers et al., 2006 ; Girault et al., 2008). Par ailleurs, une quantité de lumière élevée (i.e. un fort *PPFD*) entraîne localement une élévation du rapport source/puits (via une forte assimilation par les feuilles), une augmentation de la transpiration des feuilles et une importation accrue de ressources dans les bourgeons vascularisés qui stimule de débourrement. En raison de la compétition entre les organes de l'arbre, les bourgeons situés dans une zone ombragée (i.e., avec un faible *PPFD*) ont un potentiel de croissance réduit, voire même une mortalité plus élevée (Henriksson, 2000 ; Sprugel 2002) en comparaison aux bourgeons situés à des positions bénéficiant d'un meilleur environnement lumineux.

Le développement architectural de l'arbre peut aussi être modifié par des interventions techniques telles que la taille, une pratique couramment utilisée en arboriculture. La taille pratiquée sur un arbre modifie directement sa structure par le retrait des axes, et perturbe les équilibres hormonaux et nutritionnels internes de l'arbre. De plus, lorsque la taille consiste à retirer des axes feuillés comme chez les arbres à feuilles persistantes, la taille induit une modification de l'environnement lumineux. Ces modifications induites par la taille affectent à la fois la croissance végétative et reproductrice de l'arbre (Persello et al., 2019).

La mangue est le cinquième fruit le plus produit au monde, principalement dans les régions tropicales et subtropicales. Sa culture soulève un certain nombre de problèmes tels que l'irrégularité de la production de fruits d'une année sur l'autre et les asynchronismes phénologiques, qui entraînent de longues périodes de sensibilité aux parasites et aux maladies et contribuent à l'hétérogénéité de la qualité et de la maturité des fruits à la récolte. L'optimisation de l'architecture des arbres fruitiers par la taille est une voie d'amélioration de la production de fruits, déjà éprouvées sur d'autres cultures fruitières. Les modèles de plante

structure-fonction (FSPM) sont des outils privilégiés pour aborder cette question (Tang et al., 2019). V-Mango (Boudon et al., 2020 ; Vaillant et al., 2021) est un FSPM qui décrit le développement architectural du manguier, la croissance et de développement des unités de croissance (UCs), des inflorescences et des fruits, ainsi que de l'élaboration de la qualité des fruits, pour un arbre adulte non taillé. Il tient compte de l'effet de l'interception de la lumière sur la photosynthèse, mais il repose actuellement sur des environnements lumineux empiriques donnés en entrée du modèle. De ce fait, une première amélioration de V-Mango serait l'intégration d'un module d'interception de la lumière pour simuler des environnements lumineux plus précis dans la canopée de l'arbre. Cela permettrait d'obtenir une estimation plus précise de la photosynthèse et d'intégrer les effets de la quantité et de la qualité de la lumière sur la croissance végétative et la mortalité des UCs. Une seconde amélioration de V-Mango serait l'intégration d'un module de taille pour simuler des tailles virtuelles et leurs effets sur la croissance végétative ultérieures, ainsi que leurs effets en cascade sur la production de fruits.

Deux objectifs structurent ce travail. Premièrement, l'implémentation dans V-Mango d'un modèle de transfert radiatif pour estimer l'interception de la lumière et des effets couplés de l'environnement lumineux, des traits spécifiques des UCs et de la taille sur la croissance végétative et la mortalité des UCs. Ensuite, nous avons cherché à évaluer le modèle en comparant : (i) la taille virtuelle réalisée sur la maquette 3D de V-Mango avec la taille réalisée sur des arbres d'un verger expérimental, pour différentes modalités de taille, (ii) la distribution de la lumière simulée dans l'environnement virtuel 3D avec celle observée sur ces arbres, et (iii) la croissance végétative consécutive à la taille simulée par V-Mango avec celle observée sur ces arbres. Notre démarche est ainsi une méthode de validation des données expérimentales du chapitre II A, collectées à l'échelle des UCs, sur des données indépendantes à l'échelle de l'arbre entier.

2. Matériel et Méthodes

2.1 Données expérimentales

2.1.1. Site expérimental et matériel végétal

Les études de 2016 et 2021 ont été menées sur un verger expérimental situé sur la station expérimentale du Centre de coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD) à Saint-Pierre, à l'île de la Réunion (21°19'S, 55°29'E, 125 m d'altitude). Le verger expérimental était composé de 153 manguiers de la variété 'Cogshall' greffé sur le porte-greffe 'Maison Rouge'. Les arbres ont été plantés en 2004 à un espacement de 5 m entre les arbres le long de la rangée et de 6 m entre les rangées. L'orientation des rangs était nord-est-sud-ouest (34° par rapport au nord). Les arbres ont été taillés tous les deux ans à partir de 2012. L'irrigation a été appliquée avec un système de goutte à goutte sur la base de l'évapotranspiration (environ 5 mm par jour en moyenne), de la floraison jusqu'à ce que les précipitations soient suffisantes pour maintenir l'humidité du sol.

2.1.2 Dispositifs expérimentaux et données

2.1.2.1. Données 2021 : croissance végétative et mortalité des UCs

Une étude menée en 2021 a caractérisé l'effet de la taille et de l'environnement lumineux sur la croissance végétative d'UCs taillées et non taillées et leur mortalité. La croissance végétative a été caractérisée par des flushes correspondant à de courtes périodes de croissance pendant lesquelles se développent des unités de croissance (UC). Une unité de croissance est définie comme la portion d'un axe qui se développe pendant une période ininterrompue d'extension

(Hallé et Martin, 1968). La mortalité a été caractérisée sur les UCs suivies (UCs mère) et sur les nouvelles UCs apparues pendant le flush (UCs filles).

La taille a été caractérisé par deux facteurs : i) la sévérité de taille, définie à l'échelle de l'axe comme la profondeur de taille le long de l'axe, et ii) l'intensité de taille, définie à l'échelle de l'arbre comme la quantité de biomasse fraîche (feuilles et bois) retirée par unité de volume de la couronne de l'arbre. Trois modalités de sévérité de la taille ont été considérées, consistant en une taille sous la dernière (n1), l'avant-dernière (n2) ou la troisième (n3) UC à partir de l'extrémité de l'axe. Trois modalités d'intensité de taille ont été chacune répétées sur quatre arbres : arbres témoins non taillés (C ; 0 kg m^{-3}), arbres légèrement taillés (LP ; 0.15± 0.04 kg m^{-3}) et arbres intensément taillés (HP ; 0.50± 0.04 kg m^{-3}). Un treizième arbre modérément taillé (MP ; 0.32 kg m^{-3}) complétait le dispositif. Cet arbre, intégré uniquement dans le jeu de données de ce chapitre de thèse, visait à obtenir un gradient d'intensité de taille continu (Figure 1). Il est ainsi possible de transformer la variable « intensité de taille » initialement définie comme variable discrète (cf. approche expérimentale décrite dans le chapitre 2), en une variable continue, plus adaptée à l'objectif de modélisation de ce chapitre (l'intégration des effets de la taille sur la croissance végétative dans le modèle V-Mango).

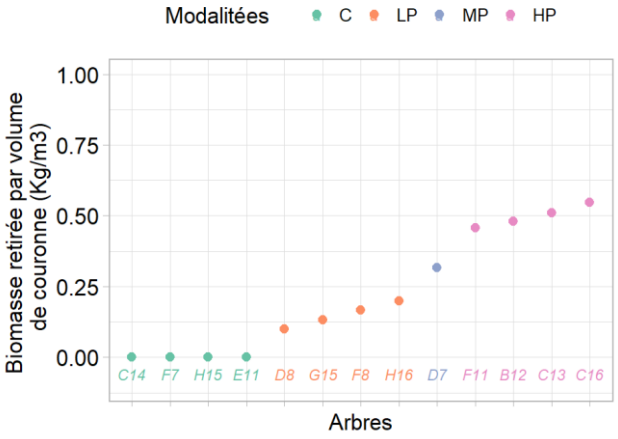


Figure 1. Biomasse retirée par volume de canopée (kg/m3) selon les modalités d'intensité de taille (C : arbres non taillés, LP : arbres faiblement taillés, MP : arbres modérément taillés et HP : arbres intensément taillés). L'index correspond aux numéros des arbres suivis en 2021, rangés par ordre croissant d'intensité de taille.

Les arbres ont été taillés le 23 février 2021. Le nombre total de points de coupe par arbre variait en fonction de l'intensité de taille et du volume de la couronne de chaque arbre. En moyenne, le nombre total de points de coupe (composés de 1/3 de n1, 1/3 de n2 et 1/3 de n3) a été de 122, 255 et 448 pour les arbres LP, MP et HP, respectivement. Ces points de coupe ont été répartis dans différentes zones de la couronne de l'arbre, pour chaque modalité de sévérité de taille n1, n2 et n3, selon le ratio : 2/5 dans la partie extérieure et haute (Haut, « H »), 2/5 dans partie extérieur et basse (Bas, « B ») et 1/5 dans la partie intérieure (Intérieur, « I ») de la couronne. Sur chaque arbre du dispositif, 30 UCs taillées (10 n1, 10 n2 et 10 n3) et 30 UCs non taillées (15 apicales et 15 latérales) ont été échantillonnées selon ces mêmes critères de répartition dans la couronne.

Dans le chapitre 2. A de la thèse, l'étude sur les effets couplés de la lumière, des caractéristiques des UCs et de la taille sur le débourrement végétatif et la mortalité des UCs a été présentée en détail. Ces effets ont été étudiés localement, sur des axes taillés, et à distance, sur des axes non taillés, en termes d'occurrence, d'intensité et de dynamique du débourrement végétatif. Ils ont aussi été analysés sur l'occurrence de la mortalité des UCs mères et sur l'occurrence et l'intensité de la mortalité des UCs filles. Les suivis du débourrement végétatif et de la mortalité y sont détaillés.

Des images hémisphériques ont été prises sous un ciel couvert avec un Plant Canopy Imager (CID 110 Bio-Science Inc., Camas, WA, USA) placé juste au-dessus de chaque UC mère taillée et non taillée. La procédure de traitement des images et des simulations de l'environnement lumineux (*TrPPFD*, *ζ*) des UCs sont détaillées dans le chapitre II. A. Dans le cadre de ce chapitre, les variables lumineuses (valeurs horaires de *TrPPFD* et *ζ*) ont été simulées sur les images à l'échelle d'une seule journée : de 07h00 à 18h00, le 01 mars 2021 (Une journée ensoleillée avant l'apparition des premières UCs filles dans le verger et la modification de l'environnement lumineux au sein des couronnes). Les valeurs ont été intégrées en calculant leurs valeurs moyennes, minimales ou maximales sur différentes échelles de temps ('heure' ou 'journée'), pour conduire au calcul de 14 variables de lumière entièrement définies dans le tableau 1. Ces variables ont ensuite été utilisées dans la sélection des facteurs significatifs sur le débourrement végétatif et la mortalité des UCs (voir §2.5.1).

Ces données ont été utilisées dans de ce travail pour développer des modèles de prédiction pour : l'occurrence, l'intensité et la dynamique du débourrement des UCs filles issues d'UCs mères taillées et non taillées, l'occurrence de la mortalité des UCs mères taillées et non taillées et enfin l'occurrence et l'intensité de la mortalité des UCs filles issues d'UC mères taillées et non taillées (voir §2.5.2). Ces modèles de prédictions seront intégrés à V-Mango.

A l'échelle de l'arbre, des images hémisphériques au centre de la couronne (à 1.20 m de hauteur) ont été acquises avec le CID 110, avant la taille puis après la taille, chaque semaine durant toute l'expérimentation. Les images ont été traitées et analysées avec le package Hemiphot sur le logiciel R pour calculer la GAP fraction, définie comme la fraction du ciel visible à travers la canopée. De plus, des vols de drones réalisés avant la taille, puis après la taille, au début de l'expérimentation et à la fin de l'expérimentation, ont permis d'obtenir des nuages de points 3D des arbres du verger, à partir desquels les dimensions des arbres ont été estimées.

2.1.2.2. Données 2016 : surface foliaire des UCs

Une étude menée en 2016 a caractérisé l'effet de la taille sur la croissance végétative d'UCs taillées et non taillées (Persello et al., 2019). Ces données avait permis d'intégrer dans V-Mango l'effet de l'intensité de taille en facteur discret (pour les arbres C, LP et HP), sur la surface individuelle des UCs filles et la surface foliaire totale produite par une UC taillée et non taillée. Au cours de cette expérimentation, la taille a été appliqué selon le même protocole que celui décrit précédemment (voir §2.5.1) mais sans caractériser l'environnement lumineux des UCs. Des données ont été collectées sur des arbres C, LP, MP et HP à la fin de la période de croissance végétative tel que : (i) le nombre d'UCs filles produites par UC taillée ou non taillée, (ii) le nombre de feuilles, (iii) la longueur (L) et la largeur maximale (lmax) de la feuille médiane de l'UC fille. La surface de chaque feuille médiane (la, dm²) a été estimée à partir de sa longueur et de sa largeur maximale (cm) en utilisant la relation suivante (Dambreville et al., 2013) :

$$la = 0{,}0074\ L\ lmax \qquad \text{(Eq. 1)}$$

La surface foliaire d'une UC fille a ensuite été estimée comme le produit de son nombre de feuilles et de la surface de sa feuille médiane. La surface foliaire totale produite par une UC taillée ou non taillée a été calculée en sommant les surfaces foliaires de ses UCs filles.

Ces données ont été utilisées dans de ce travail pour développer un modèle de prédiction de la surface individuelle moyenne des UCs filles issues d'UCs mères taillées et non taillées (voir §2.5.2) qui sera intégré à V-Mango.

2.2 Modèles de prédiction des différents processus simulés

2.2.1 Sélection des facteurs significatifs

Des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMMs) ont été construits pour chaque variable réponse (i.e., occurrence et intensité du débourrement végétatif, occurrence de la mortalité des UCs mères, et occurrence et intensité de la mortalité des UCs filles, pour les UCs taillées et non taillées) à partir des données expérimentales de 2021. L'analyse statistique qui a été utilisée dans ce travail pour sélectionner les facteurs significatifs sur ces variables réponses, parmi plusieurs facteurs potentiels, est la même que celle présentée dans le chapitre II. A Les facteurs potentiels testés dans la méthode de sélection sont les variables décrivant l'environnement lumineux de l'UC (Tableau 1), les traits spécifiques de l'UC (diamètre, position), la sévérité de taille (n1, n2, n2), l'intensité de taille (facteur continu) et le nombre d'UC filles produites (pour les variables réponses relatives à la mortalité des UCs).

2.2.2 Sélection des facteurs significatifs sur la surface foliaire des UCs filles

L'effet de la position de l'UC mère, de son diamètre de base et de l'intensité de taille (facteur continu) a été déterminé sur la surface foliaire totale produite par les UCs mères non taillées (n = 218). Pour les UCs mères taillées (n = 409), c'est l'effet du diamètre au point de coupe et de l'intensité de taille (facteur continu) qui a été testé sur la surface foliaire totale produite. L'analyse statistique a été conduite en construisant un GLMM avec les facteurs respectifs à chaque population d'UCs mères et un effet aléatoire pour l'arbre. La variable réponse surface foliaire totale produite (dm^2) a été associée à une loi de distribution Gaussienne. Un test de déviance de type III (et type II lorsque les interactions n'étaient pas significatives) a été conduit sur le modèle en y intégrant les interactions d'ordre deux entre chaque facteur. Le modèle a été réduit en retirant les interactions et facteurs non significatifs.

L'ensemble des analyses ont été réalisées avec le logiciel R version 4.1.2 (R Core Team, 2021).

2.3 Modèle V-Mango

2.3.1 Présentation du modèle V-Mango existant

V-Mango, est formalisé selon des processus interconnectés qui simulent : (i) le développement architectural, (ii) la croissance et le développement des UCs et (iii) la croissance et l'élaboration de la qualité du fruit. Pendant la simulation, les variables représentant les modules de la maquette 3D sont transmises entre les différents processus du modèle et leurs valeurs sont mises à jour pour simuler le développement du manguier et de ses composants d'intérêt (Vaillant et al., 2022). Le formalisme L-systems utilisé par le modèle architectural a été intégré en utilisant le cadre L-Py (Boudon et al. 2012) qui combine le formalisme L-systems avec le langage Python.

La mise au point du couplage entre un modèle d'interception lumineux et V-Mango avec l'implémentation des effets couplés de la lumière, des traits spécifiques des UCs et de la taille a nécessité dans un premier temps de développer un Notebook (indépendant de vmango-lab) dans lequel ont été réimplémentés certains processus de V-Mango (notamment du développement architectural) pour les utiliser sur la maquette 3D d'un manguier adulte digitalisé dans le verger en 2017 (Figure 2).

Tableau 1. Variables de lumière simulées à l'échelle de chaque UC et utilisées dans la procédure de sélection pour l'analyse des effets de la lumière dans les processus suivant : occurrence, intensité et dynamique du débourrement végétatif, occurrence de la mort des UCs mères, occurrence et intensité de la mort des UCs filles.

Nom de la Variable	Période d'intégration	Définition
'TrPPFD_day_mean' *'ζ_day_mean'*	1 jour	moyenne des valeurs horaires entre 7h00 et 18h00 le 1er mars 2021.
'TrPPFD_day_max' *'ζ_day_max'*	1 jour	valeur horaire maximale entre 7h00 et 18h00 le 1er mars 2021.
'TrPPFD_day_min' *'ζ_day_min'*	1 jour	valeur horaire minimale entre 7h00 et 18h00 le 1er mars 2021.
'TrPPFD_day_8' *'ζ_day_8'*	1 jour	valeur moyenne à 8h00 le 1er mars 2021.
'TrPPFD_day_10' *'ζ_day_10'*	1 jour	valeur moyenne à 10h00 le 1er mars 2021.
'TrPPFD_day_12' *'ζ_day_12'*	1 jour	valeur moyenne à 12h00 le 1er mars 2021.
'TrPPFD_day_16' *'ζ_day_16'*	1 jour	valeur moyenne à 16h00 le 1er mars 2021.



Figure 2. Maquette 3D d'un manguier 'Cogshall' adulte, utilisée dans Jupyter Notebook pour simuler la taille et les processus du fonctionnement de l'arbre intégrée à V-Mango.

Les sections suivantes décrivent les nouveaux modules qui ont été intégré à cette version existante du modèle V-Mango

2.3.2 Taille virtuelle dans V-Mango et estimation de l'intensité de taille

La taille virtuelle est simulée sur la maquette 3D initiale de l'arbre (Figure 2). D'abord, l'utilisateur de V-Mango choisi un nombre de coupe en fonction de l'intensité de taille qu'il souhaite appliquer. En fonction de cette intensité et de la proportionnalité à respecter entre les trois modalités de sévérité de taille (n1, n2, n3), le modèle détermine les points potentiels de coupe sur la maquette selon les intervalles de diamètres au point de coupe observés en 2021. Pour que la simulation soit conforme à l'expérimentation de 2021, la sélection et la taille des axes n3 est réalisée en premier, suivi de celles des axes n2 et enfin celles des axes n1. Cette procédure permet de réduire la probabilité de choisir une branche qui a déjà un point de coupe.

Les éléments retirés sur la maquette 3D sont caractérisées en termes de biomasse, de surface foliaire et de nombre d'UCs terminales enlevées pour calculer la biomasse fraîche retirée par la taille. D'après Persello et al. (2019), la biomasse fraîche retirée à chaque point de coupe dépend de la section de l'UC au point de coupe. La relation entre la biomasse fraîche retirée (MF, g) et la section au point de coupe (S, mm²) a été déterminée selon l'équation suivante :

$$MF = e^{1.276 * \log(S) - 0.9826} \quad \text{(Eq.2)}$$

Le volume de la couronne, assimilé à un cube, a été estimé à partir de la maquette 3D de l'arbre comme le produit de la hauteur de la couronne et de ces deux longueurs (entre les rangs et sur le rang). L'intensité de la taille virtuelle est calculée comme le rapport entre la biomasse fraîche retirée sur l'ensemble des points de coupe (kg) et le volume de couronne estimé (m^3). En fonction de cette valeur, l'intensité de taille est classée selon les quatre modalités d'intensité de taille définies dans le Tableau 2.

Tableau 2. Relation entre la biomasse retirée par unité de volume lors de la taille (Intensité de taille en facteur continu) et les modalités d'intensité de taille.

Biomasse retirée par unité de volume (Kg.m-3)	**Modalités d'intensité**
= 0	C
0 < Intensité ≤ 0.25	LP
0.25 < Intensité ≤ 0.40	MP
0.40 < Intensité ≤ 0.60	HP

2.3.3 Le modèle d'interception de la lumière CARIBU

L'estimation de la lumière sur la maquette 3D a été réalisé avec le modèle Caribu (Chelle et al., 2004), dédié à l'éclairage de scènes virtuelles 3D (Figure 3). Caribu utilise un algorithme de radiosité imbriquée (Chelle et al., 1998) qui permet une estimation précise de l'absorption de la lumière au niveau des petits éléments et peut prendre en compte les diffusions multiples. L'algorithme combine un modèle de projection qui résout l'éclairement de premier ordre, un modèle qui résout les équations de radiosité pour les échanges de lumière entre un élément de la canopée et son voisinage proche, et un modèle qui utilise les équations du milieu turbide pour les échanges entre un élément de la canopée et le reste de la canopée.

Les simulations avec Caribu ont permis d'estimer à l'échelle des UCs de la maquette 3D, le *TrPPFD* moyen pour chaque heure au cours d'une journée (01 mars 2021), en tenant compte de cette date et de la localisation du verger pour calculer la trajectoire du soleil. La scène a été répliquée à l'infinie pour prendre en compte l'effet de la proximité des arbres entre eux sur l'estimation de la lumière dans le verger. La proportion de lumière diffuse dans le rayonnement incident a été fixé à 0.3 dans les simulations de Caribu pour correspondre à la condition de ciel simulée sur les images hémisphériques. Pour réduire les temps de calcul, l'estimation du *TrPPFD* sur la maquette a été réalisé en calculant uniquement le rayonnement direct sans les rediffusions. Les valeurs horaires de ζ ont été estimées à partir des valeurs horaires de *TrPPFD* en utilisant le modèle de Schnute (voir §2.1). En fonction de la variable lumière utilisée dans les processus simulant la croissance végétative et la mortalité à l'échelle des UCs (Annexe 1),

la valeur de *TrPPFD*/ζ minimale, moyenne sur la journée ou d'une heure particulière est renvoyée dans V-Mango.

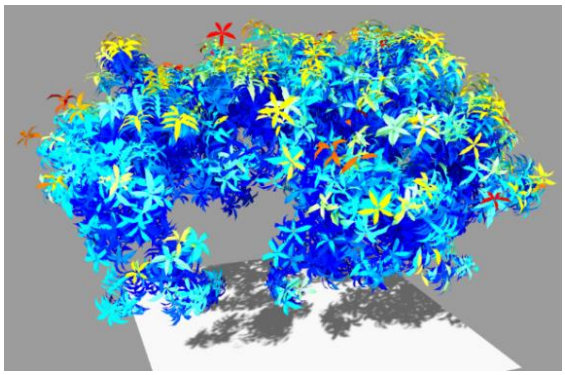


Figure 3. Feuillage de la maquette 3D du manguier, éclairé dans V-Mango avec le *TrPPFD* moyen au cours d'une journée ensoleillée estimé par le modèle Caribu, avec un gradient de couleur (du bleu au rouge) indiquant l'augmentation de la quantité de lumière (*TrPPFD* journalier).

2.3.4 Simulation de la croissance végétative

Le développement architectural dans V-Mango est décomposé à l'échelle de l'axe selon plusieurs processus élémentaires : l'occurrence du débourrement d'une UC, puis si l'UC débourre, le nombre d'UCs filles produites et sa date de débourrement. Le processus de croissance des nouveaux organes simule ensuite les dimensions des UCs filles produites grâce à des tirages dans des lois de distribution spécifiques. Dans le cadre de cette étude, les fonctions préexistantes du développement et de la croissance végétative ont été utilisé et adapté pour simuler l'effets couplés des facteurs significatifs sélectionnés dans l'analyse sur le jeu de données complet de l'expérimentation de 2021. Les modèles GLMMs établis dans cette étude (voir §2.2) et leurs paramètres ont donc été utilisé dans les processus de V-Mango :

- L'occurrence de débourrement pour chaque UC en position terminale est modélisée à partir d'une loi binomiale, en fonction du diamètre à la base, de l'intensité de taille et de la lumière ('TrPPFD_day_mean') pour les UCs non taillées, et du diamètre au point de coupe, de l'intensité de taille et de la lumière ('TrPPFD_day_mean') pour les UCs taillées.
- L'intensité du débourrement (nombre d'UCs filles produites) pour chaque UC ayant débourrée est déterminé par une loi de Poisson, en fonction du diamètre à la base, de l'intensité de taille et de la lumière ('ζ_day_mean') pour les UCs non taillées, et du diamètre au point de coupe, de l'intensité de taille, de la lumière ('TrPPFD_day_min' et 'ζ_day_8') et de l'interaction entre le diamètre et la variable 'TrPPFD_day_min' pour les UCs taillées.
- La dynamique du débourrement est décomposée en deux processus. Pour les UCs taillées et non taillées, la probabilité de débourrer dans le premier flush végétatif observé (loi de distribution binomiale), dépend de l'intensité de taille. Ensuite, la date de débourrement exprimée en nombre de jours après la taille (loi de distribution Gaussienne) dépend uniquement du diamètre des UCs taillées et non taillées.
- La surface foliaire totale produite par les UCs est déterminée par une loi Gaussienne et dépend de l'intensité de taille pour les UCs non taillées et de l'intensité de taille et du diamètre au point de coupe pour les UCs taillées. D'après Persello et al., (2019), la surface foliaire totale produite par l'UC est répartie sur les UCs filles en fonction de leur longueur, cette dernière étant tirée dans une loi normale. Le nombre de feuilles de l'UC fille dépend de la surface individuelle des feuilles, qui est aussi tirée dans une loi normale. Cependant, selon la position apicale ou latérale de l'UC et de sa mère, sa longueur et la surface de ses feuilles sont tirées dans des lois normales différentes.

Les équations et les paramètres pour ces différentes relations sont présentés en Annexe 1. Les résultats sur la mortalité seront prochainement intégrés au modèle.

2.3.5 Simulation des Gap fraction dans V-Mango

Une procédure pour simuler des images hémisphériques virtuelles (Figure 4) au centre de la maquette 3D (à 1.20 m de hauteur) a été développée et permet de calculer la gap fraction de l'image virtuelle. Le logiciel PovRay© est utilisé pour générer les images hémisphériques à partir de la description de la scène 3D (emplacement de la caméra, des sources lumineuses et de l'objet). L'angle de vue et les dimensions des images hémisphériques virtuelles produites sont identiques à celles des images du CID 110. Pour cela, la projection 'fisheye' proposée par PovRay est utilisée. La gap fraction de l'image est calculée en faisant le rapport entre le nombre total de pixel de l'image et le nombre de pixel blancs.

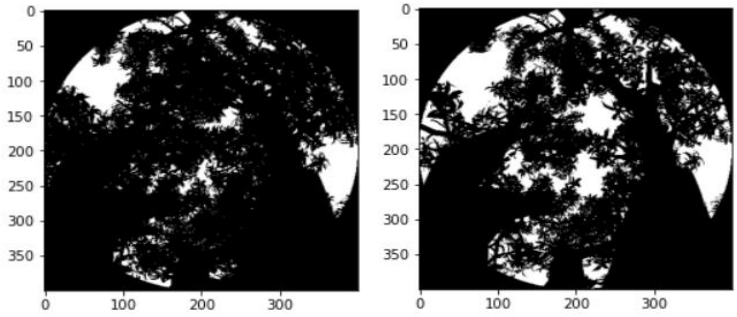


Figure 4. Gap fraction simulée au centre de la maquette dans V-Mango, avant une taille virtuelle (image à gauche) et après une taille virtuelle (image à droite).

2.4 Description des simulations et analyses réalisées.

2.4.1 Evaluation du réalisme des tailles virtuelles dans V-Mango

Des simulations de taille virtuelle ont été produites dans V-Mango, sur toute la gamme d'intensité de taille appliquée en verger expérimental (0 à 0.56 kg m^{-3}). Le nombre total de coupes pour chaque valeur d'intensité de taille simulée sur la maquette 3D a été enregistré et la GAP fraction au centre de la maquette après chaque taille virtuelle a été estimée. Des régressions linéaires entre le nombre de coupes et l'intensité de taille ont été faites, à la fois pour les données issues des expérimentations et celles issues des simulations dans V-Mango. Une analyse de covariance a aussi été réalisé pour vérifier si le type de données (observées, simulées) affecte la relation entre le nombre de coupes et l'intensité de taille. Des régressions non linéaires ont été faites entre la GAP fraction et l'intensité de taille, à la fois pour les données issues des expérimentations et celles issues des simulations dans V-Mango, pour être comparées.

2.4.2 Création de la variable « distance » dans la maquette 3D et définition des zones

La distance au centre de la maquette 3D (dans sa partie inférieure) de chaque UC a été calculée en utilisant les coordonnées 3D de l'UC (X, Y, Z) et les valeurs moyennes dans la maquette des coordonnées X (centre X) et Y (centre Y), suivant l'équation :

$$\text{Distance} = \sqrt{(\text{X} - \text{centre X})^2 + (\text{Y} - \text{centre Y})^2 + (\text{Z} - 0)^2}$$

(Eq.3)

La variable distance (m), calculée pour chaque UC, a permis d'estimer leur localisation dans la couronne et de les classer selon les mêmes modalités que celles utilisées dans les arbres du verger : avec des UCs sur le sommet extérieur (Haut « H », Distance ϵ]360 ; 400]), des UCs sur la partie basse extérieure (Bas « B », Distance ϵ]290 ; 330[et Z < 250) et des UCs dans la partie intérieure de la couronne (Intérieur « I », Distance ϵ]200 ; 230]). Cette classification a

ensuite été utilisée pour comparer la distribution de la lumière et l'occurrence du débourrement entre les données expérimentales et les données simulées dans V-Mango.

2.4.3 Distribution de la lumière et du débourrement sur les maquettes

Une simulation de taille virtuelle a été réalisé sur la maquette 3D pour chaque modalité d'intensité taille (arbre C, arbre LP, arbre MP et arbre HP). Le modèle Caribu a été utilisé pour estimer l'environnement lumineux des UCs après la taille. Ces données servies à comparer la quantité de lumière (*TrPPFD*) moyenne par jour au niveau des UCs entre la maquette et les données expérimentales. La croissance végétative a ensuite été simulée à l'échelle des UCs terminales des maquettes avec V-Mango. Les maquettes avant taille, après taille et après la croissance végétative ont été exportées et analysées avec le logiciel R pour pourvoir calculer la variable distance à l'échelle des UCs terminales, définir la localisation des UCs sur la couronne (H, B, I) (voir §2.7.2) et analyser la distribution de la lumière et du débourrement végétatif.

Sur les données simulées et sur les données expérimentales de 2021, des GLMs ou GLMMs binomiaux (avec un effet aléatoire arbre uniquement pour les données expérimentales) suivis d'un test de déviance de type II ont été construits pour évaluer les effets de la localisation de l'UC dans la couronne et de l'intensité de taille sur la probabilité du débourrement végétatif. Des comparaisons multiples ont été effectuées avec la fonction lsmeans() (Lenth, 2016) entre la probabilité des différentes modalités de zones dans la couronne et d'intensité de taille.

2.4.4 Calcul des volumes sur les arbres réels et simulés

Le volume de la couronne des arbres du verger a pu être estimée en utilisant la fonction convhull() du logiciel R. Le nuage de point 3D (acquis avec le drone) de chaque arbre a été au préalable individuellement segmenté avec le logiciel CloudCompare puis importés dans le logiciel R. La fonction convhull() génère une enveloppe convexe autour du nuage de point à partir d'un maillage construit sur sa surface 3D et permet d'estimer le volume à l'intérieur de l'enveloppe.
convhull() et alphashape3d(), une autre fonction plus précise, ont été utilisées sur la couronne 3D des maquettes de V-Mango avant et après la taille virtuelle, puis après avoir simulé la croissance végétative pour estimer son volume. L'enveloppe alpha (Figure 5) a été calculée avec un paramètre alpha fixé arbitrairement à 0.8. Ce paramètre est responsable du creusement de l'enveloppe sur le maillage de la surface. Cette fonction n'a pas pu être utilisée que sur les nuages de point des arbres du verger en raison de la mauvaise qualité des nuages de points acquis avec le drone (le problème d'occlusion génère des trous dans l'enveloppe calculée avec l'alpha shape).

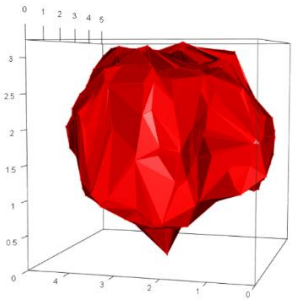


Figure 5. Alpha shape générée sur la maquette 3D utilisée dans V-Mango (avec alpha = 0.8), avant la taille virtuelle.

3. Résultats

3.1 Simuler des tailles virtuelles

Pour les données observées dans le verger et simulées dans V-Mango, il existe une relation linéaire très significative entre le nombre de coupes réalisées et l'intensité de taille (Figure 6 ;

R^2 = 0.99, p<0.001). Pour les données simulées dans V-Mango, la dispersion des points autour de la régression est faible. De plus, l'analyse de covariance indique que la nature des données (simulées avec V-Mango ou observées dans le verger) n'affecte pas significativement la relation entre l'intensité de taille et le nombre de coupes. Le processus de taille implémenté dans V-Mango est donc très réaliste.

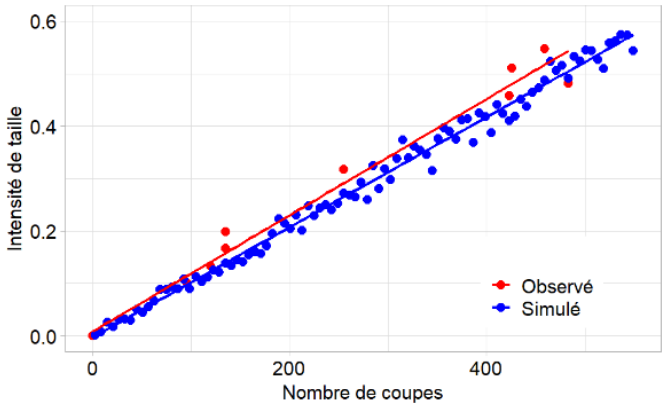


Figure 6. Régressions linéaires entre l'intensité de taille dans l'expérimentation de 2021 et le nombre de coupes réalisées (en rouge) et entre l'intensité de taille simulée par V-Mango et le nombre de coupes demandé par l'utilisateur (en bleu). Les points représentent les valeurs observées et la ligne représente les valeurs prédites par le modèle.

Pour les données observées dans le verger et simulées dans V-Mango, il existe une relation non linéaire entre la gap fraction et l'intensité de taille à l'échelle de l'arbre (Figure 7 ; p<0.001). Pour les données observées dans le verger (en rouge, Figure 7), la gap fraction mesurée au centre de l'arbre augmente de manière exponentielle avec l'intensité de taille appliquée aux arbres. Mais la variabilité entre les valeurs observées et les prédictions du modèle est forte. Pour les arbres non taillés (intensité = 0), les gap fractions varient entre 0.07 et 0.15 ce qui suggère que même pour des arbres ayant des dimensions similaires, l'architecture naturelle crée une grande variabilité de l'environnement lumineux à l'intérieur de la couronne. Pour les arbres fortement taillés, la variabilité autour de la régression est aussi importante, avec une gap fraction qui varie de 0.23 à 0.31 pour les arbres HP. Pour les valeurs simulées avec V-Mango (en bleu, Figure 7), la gap fraction simulée pour des faibles intensité de taille est très proche en moyenne de celles mesurées au centre des arbres du verger. Ensuite, les gap fractions estimées dans V-Mango (en bleu) en fonction de l'intensité de taille croissante sont inférieures à celles mesurées en verger (en rouge). La gap fractions d'un arbre HP dans V-Mango est au maximum de 0.20.

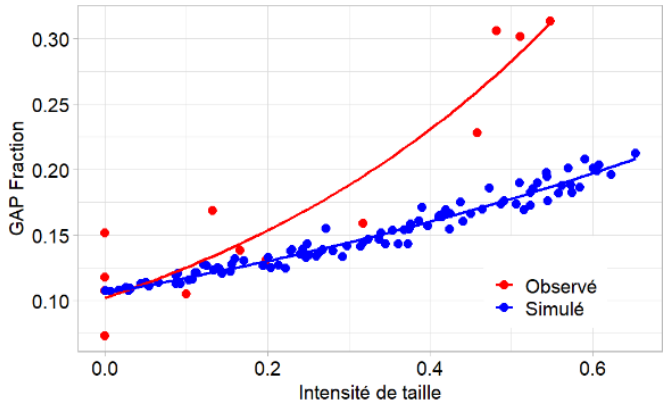


Figure 7. Régressions non linéaires entre la Gap fraction calculée dans l'expérimentation de 2021 et l'intensité de taille des arbres (en rouge) et entre la Gap fraction estimée dans V-Mango et l'intensité de taille simulée (en bleu). Les points représentent les valeurs observées et la ligne représente les valeurs prédites par le modèle.

3.2 Distribution de la lumière dans la couronne du manguier

Des UCs situées sur les trois localisations définies sur la maquette ont été échantillonnées pour être comparées aux UCs suivies lors de l'expérimentation de 2021 (Annexe 2).

La quantité de lumière (TrPPFD_day_mean) lors d'une journée ensoleillée estimée grâce aux images hémisphériques des UCs lors de l'expérimentation de 2021 était comprise entre 0.0005 et 0.76 tandis que la qualité de lumière (ζ_day_mean) a variée de 0.04 à 1.10. Pour les variables de lumière simulées avec Caribu sur la maquette 3D, TrPPFD_day_mean était compris entre 0

et 0.69 tandis que ζ_day_mean a variée entre 0 et 1.10. La quantité de lumière moyenne au cours d'une journée est globalement plus faible avec les estimations de Caribu sur la maquette 3D comparé aux estimations faites avec des photos hémisphériques dans les arbres du verger (Figure 8).

Dans l'expérimentation de 2021 et dans les simulations de Caribu sur la maquette, la quantité de lumière est en moyenne toujours supérieure sur la partie haute, à l'extérieur de la couronne (H), puis diminue sur la partie basse à l'extérieur (B) et dans la partie intérieure de la couronne (I). L'effet de l'architecture de l'arbre sur la distribution de la lumière a donc été simulé de manière réaliste. De plus, les données expérimentales en 2021 permettent de mettre en évidence que la quantité de lumière moyenne à l'intérieure de la couronne d'un arbre non taillé (C) est très inférieure à celle d'un arbre fortement taillé (HP). La valeur moyenne de TrPPFD_day_mean observée à l'intérieur d'un arbre fortement taillé (0.18) a augmenté de 200% par rapport celle observée à l'intérieur des arbres non taillés (0.06) (Figure 8 A). Dans les données simulées sur la maquette, la valeur moyenne de TrPPFD_day_mean simulées à l'intérieur d'un arbre fortement taillé (0.13) a augmenté de 86% par rapport à celle simulée à l'intérieur de l'arbre non taillé (0.07) (Figure 8 B).

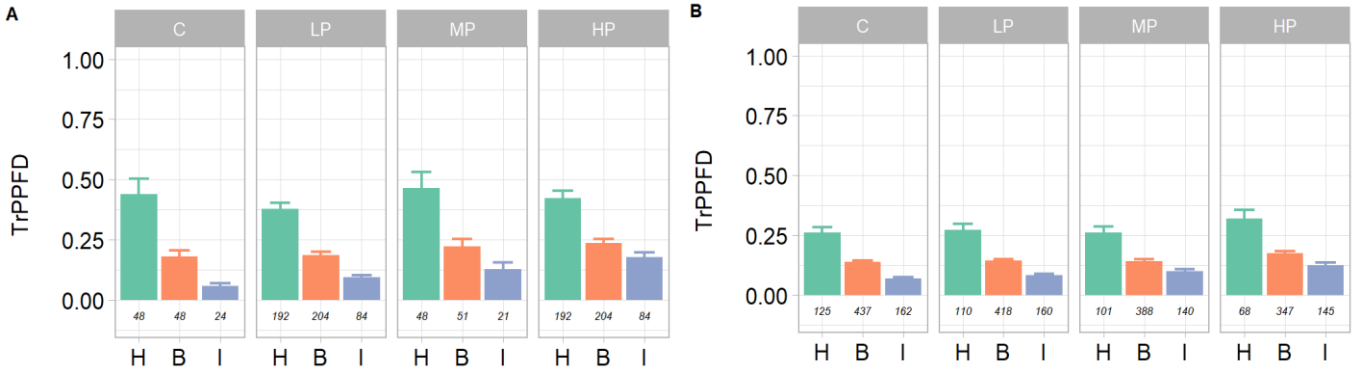


Figure 8. Quantité moyenne de lumière (TrPPFD_day_mean) reçue par les UCs terminales (taillées et non taillées), avant la croissance végétative, en fonction de leur localisation dans la canopée (H = Haut, partie haute extérieure de la couronne ; B = Bas, partie basse extérieure de la couronne ; I = partie intérieure de la couronne) pour les données observées en 2021 (A) et pour les données simulées dans V-Mango (B).

3.2 Simulation de la croissance végétative suite à la taille

La gap fraction mesurée et simulée au centre des arbres taillés décroit avec la dynamique de croissance des nouvelles UCs (Figure 9 & Figure 10). La pente correspond bien avec les dates (nombre de jours après la taille) du débourrement lors du premier flush végétatif (entre 9 et 34 jours) qui a lieu lors de l'expérimentation. La Gap fraction à la fin de l'expériemntation et des simulations est inférieure à la Gap fraction avant la taille suggérant que la surface foliaire générée par la taille excède la surface foliaire retirée.

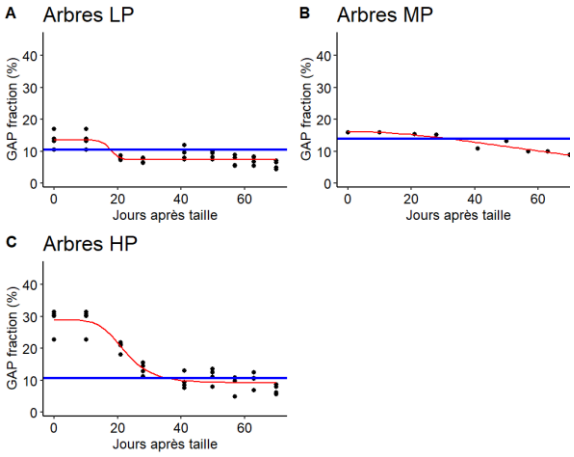


Figure 9. Cinétique de la gap fraction durant l'expérimentation de 2021 au centre de la couronne d'arbres taillés selon un gradient d'intensité : LP, arbres faiblement taillés (n = 4) (A), MP, arbre modérément taillé (n = 1) (B), HP, arbres fortement taillés (n = 4) (C) en fonction du nombre de jours après la taille. Les points noirs représentent les valeurs observées. La ligne rouge correspond à la régression (log logistique à 4 paramètres) ajustée aux données observées. La ligne bleu correspond à la gap fraction mesurée avant la taille des arbres.

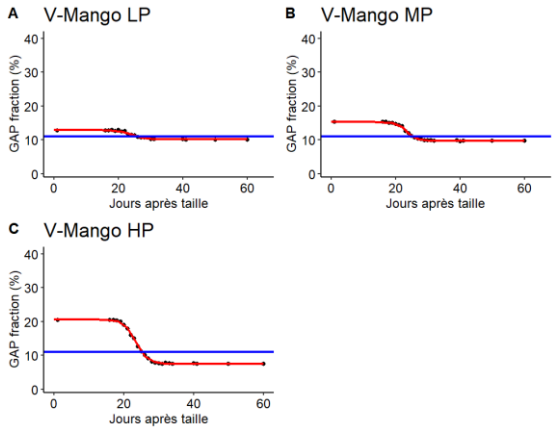


Figure 10. Cinétique de la gap fraction estimée au centre de la couronne d'arbres simulés dans V-Mango et taillés selon un gradient d'intensité : LP, arbres faiblement taillés (n = 1) (A), MP, arbre modérément taillé (n = 1) (B), HP, arbres fortement taillés (n = 1) (C) en fonction du nombre de jours après la taille. Les points noirs représentent les valeurs estimées dans V-Mango. La ligne rouge correspond à la régression (log logistique à 4 paramètres) ajustée aux données estimées. La ligne bleu correspond à la GAP Fraction estimée avant la taille des arbres.

L'analyse de déviance sur le GLMM construit avec les données expérimentales de 2021 montre que la zone (χ^2 = 112.75, df = 2, p<0.001) et l'intensité de taille (χ^2=24.52, df = 3, p<0.001) ont un effet très significatif sur l'occurrence du débourrement végétatif (Figure 11.A). Le même résultat est obtenu avec les données simulées par V-Mango (Figure 11.B), la zone (χ^2 = 172.43, df = 2, p<0.001) et l'intensité de taille (χ^2=670.13, df = 3, p<0.001) ont aussi un effet très significatif. La probabilité du débourrement sur la partie extérieure haute de la couronne est supérieure à celle sur la partie extérieure basse et la partie intérieure. La probabilité du débourrement augmente aussi avec l'intensité de la taille. Pour les données expérimentales la probabilité la plus faible se retrouve sur la partie extérieure basse des arbres non taillées (p = 0.05) et dans la partie intérieure des arbres non taillées (p = 0.04). La probabilité la plus élevée se trouve sur la partie extérieure haute des arbres moyennement (p = 0.78) et fortement (p = 0.83) taillés. Les mêmes effets sont observés dans les données simulées : la probabilité la plus faible est en moyenne dans la partie intérieure de l'arbre non taillé (p = 0.04) tandis que la probabilité la plus élevée se trouve dans la partie extérieure haute de la couronne de l'arbre fortement taillé (p = 0.90).

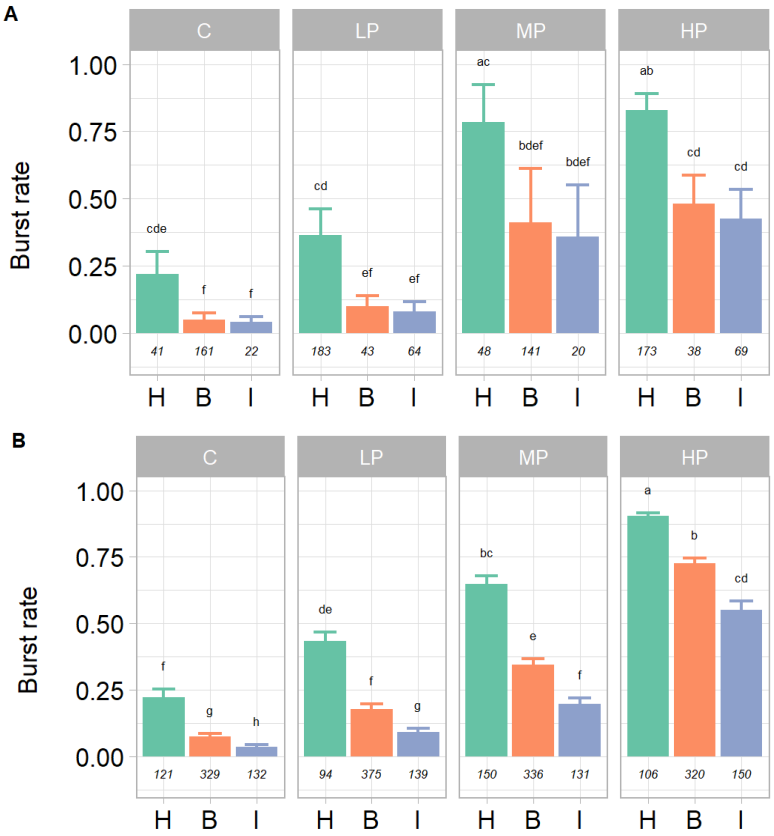


Figure 11. Probabilité du débourrement végétatif prédite sur les données expérimentales de 2021 (A) et sur les données simulées par V-Mango (B). Dans les deux modèles GLM binomiaux, la zone dans la couronne (« H », l'UC est positionnée sur la partie extérieure en haut de la couronne ; « B » sur la partie extérieure à la base de la couronne ; « I » à l'intérieur de la couronne) et l'intensité de taille (C, arbre non taillé ; LP, arbre faiblement taillé ; MP, arbre modérément taillé et HP arbre sévèrement taillé) ont un effet très significatif sur l'occurrence du débourrement. Les chiffres en dessous des barres indique l'effectif tandis que les lettres indiquent les résultats de significativité du test de comparaison multiple des moyennes.

Le volume de la canopée des 13 arbres du verger a été estimé sur le nuage de points 3D de leur couronne en définissant une enveloppe convexe autour des points (Annexe 3). Le volume des arbres avant la taille varie entre 64 et 88 m^3. En moyenne, la réduction de volume entre les nuages de points avant et après la taille est de 0m^3, 2m^3, 6m^3 et 7m^3 respectivement pour les arbres C, LP, MP et HP. L'augmentation moyenne de volume entre les nuages de points après la taille et après la croissance végétative est de 0m^3, 1m^3, 4m^3 et 4m^3. Pour les maquettes 3D de V-Mango, le volume a été calculé en construisant une enveloppe convexe et en construisant une enveloppe alpha (alpha = 0.8) avant, après la taille et après la croissance (Annexe 3). La régression linéaire entre les deux volumes indique bien que l'enveloppe convexe (x) surestime le volume par rapport à une enveloppe alpha (y) : y = 0.86 * x. Cette relation pourra être utilisée pour estimer le volume alpha sur les arbres du verger. Le volume de l'enveloppe convexe calculé sur la maquette est de 36 m^3. La réduction de volume entre les nuages de points des maquettes avant et après la taille est de 0 m^3, 0.5 m^3, 0.8 m^3 et 1.8 m^3 respectivement pour les arbres C, LP, MP et HP. L'augmentation moyenne de volume entre les nuages de points après la taille et après la croissance végétative est de 1.8 m^3, 3.0 m^3, 5.2 m^3 et 6 m^3.

4. Discussion

Dans ce travail, nous sommes parvenus à implémenter dans V-Mango un modèle d'interception de la lumière, Caribu, et les effets couplés de l'environnement lumineux, des traits spécifiques des UCs et de la taille sur le débourrement végétatif des UCs terminales du manguier. L'effet de ces facteurs a aussi été caractérisé sur la mortalité des UCs mères et des UCs filles et pourra prochainement être ajouté dans V-Mango. Nos résultats mettent en évidence le réalisme des simulations de la taille et de la croissance végétative sur la maquette 3D d'un manguier et permettent de valider les effets caractérisés dans le verger à l'échelle des UCs, sur des données indépendantes à l'échelle de l'arbre entier.

4.1 La taille virtuelle simulée par V-Mango est très réaliste

Le processus de taille implémenté dans V-Mango qui simule l'intensité de taille sur la maquette en fonction : (i) du nombre de coupes indiqué par l'utilisateur, (ii) des points de coupes potentiels et (iii) par la biomasse retirée estimée au point de coupe, est très réaliste au vu des régressions de l'intensité de taille en fonction du nombre de coupes (Figure 6), entre données réelles et simulées. Ces résultats confirment la précision de l'équation (Eq.2) utilisée dans V-Mango pour estimer la biomasse fraîche totale retirée à l'arbre lors d'une taille (Persello et al., 2019).

On observe une grande variabilité dans la relation non linéaire établit entre l'intensité de taille et la gap fraction sur la base des données réelles du verger. L'architecture de l'arbre, notamment la dimension et la forme des branches charpentières introduit cette grande variabilité entre les arbres du dispositif, comme on le constate par exemple entre les arbres non taillés (Figure 7). De plus, ces différences contribuent aussi à la forte variabilité de la gamme de gap fraction pour des arbres fortement taillés, en fonction de la dimension des branches charpentières apparentes sur l'image hémisphérique. La variabilité dans la relation non linéaire établit sur les données simulées est bien plus réduite puisqu'elles sont générées à partir de l'architecture d'un même arbre. La présence de branches charpentières sur l'image hémisphérique simulée au centre de la maquette pourrait expliquer que la gap fraction maximale d'un arbre intensément taillé dans V-Mango soit d'environ 0.20. Cette valeur est d'ailleurs proche de la gap fraction de l'un des arbres HP de l'expérimentation (arbre F11, gap fraction = 22.8). Il serait donc intéressant de disposer de plusieurs maquettes 3D de manguiers avec des architectures contrastées pour vérifier que l'on retrouve cette variabilité dans les gap fraction simulées, en fonction d'un gradient d'intensité de taille.

4.2 La lumière simulée sur la maquette est bien affectée par l'architecture de l'arbre

La variable « distance » qui sépare une UC sur la maquette du point central inférieur de la couronne, a permis de localiser les UCs dans la maquette selon les critères utilisés lors de l'échantillonnage des UCs dans les arbres du verger. L'objectif était de comparer l'environnement lumineux simulé dans V-Mango à un environnement lumineux réel (Figure 8). La réduction de la lumière à l'intérieur de la couronne du manguier est bien reproduite sur la maquette de V-Mango. L'environnement lumineux moyen simulé sur la maquette apparait toujours plus faible que celui estimé avec les images hémisphériques dans le verger, même sur les zones bien exposés dans la couronne. Le fait que les estimations de Caribu soient faites directement sur la surface des feuilles de la maquette (sur un plan non horizontal) et qu'elles ne prennent pas en compte les rediffusions explique que le *TrPPFD* calculé dans la maquette puisse être sous-estimé en comparaison de celui estimée sur les images hémisphériques qui ont été prises juste au-dessus des UCs. Une perspective intéressante sera prochainement, d'intégrer des capteurs virtuels sur la maquette pour explorer l'effet de leur position (par rapport à l'UC) et de leur orientation sur l'estimation de la lumière par Caribu. Ces recherches pourraient servir à redéfinir la surface servant à calculer l'environnement des UCs sur la maquette.
Un résultat percutant issu des données réelles est l'augmentation de 200% de la quantité de lumière journalière moyenne des UC situées à l'intérieur de la couronne, entre un arbre non taillé et un arbre fortement taillé. Cette augmentation est de 86% avec les données simulées sur la maquette. L'architecture de l'arbre influence probablement cette augmentation de la lumière à l'intérieur de la couronne induite par la taille, comme discuté pour la gap fraction.

4.3 Variation de la biomasse générée par la taille à l'échelle de l'arbre

Le suivi de la gap fraction estimée au centre des arbres au cours de l'expérimentation a permis d'illustrer la dynamique du débourrement végétatif. La surface foliaire produite entraine la fermeture de la couronne des arbres réels et l'environnement lumineux au centre de la couronne,

à la fin de l'expérimentation est inférieur à l'environnement lumineux initial (Figure 9). La fermeture du couvert simulée dans V-Mango (Figure 10) suit la même tendance. L'introduction de la mortalité des UCs filles devrait permettre de limiter l'intensité du débourrement végétatif, surestimé actuellement sur les arbres fortement taillés. Cette surestimation produit les faibles valeurs de gap fraction observées suite à la croissance végétative sur une maquette fortement taillées (Figure 10 C). En effet, l'intensité du débourrement (nombre d'UCs filles produites) est positivement affectée par l'intensité de taille. En retour, le nombre d'UCs filles produites à un effet positif sur l'occurrence de la mortalité des UCs filles issues d'UCs mères taillées et non taillées et sur l'intensité de la mortalité des UCs filles issues d'UCs mères taillées.

Les simulations de la croissance végétative dans V-Mango reproduisent la spatialisation du débourrement observé avec les données réelles (Figure 11). Les UCs positionnées dans des environnements lumineux favorables sont celles qui ont le plus de chance de débourrer, notamment dans la partie extérieure en haut « H » de la couronne. Cet effet de la lumière est dû probablement à la fois à la perception de la qualité de la lumière, tel qu'un fort rapport ζ (Desmotes-Mainard et al., 2016) mais aussi à l'effet positif de la quantité de la lumière sur le débourrement grâce aux assimilats carbonés (Schneider et al., 2019).

La biomasse retirée et produite suite à la taille a pu être quantifiée en calculant des enveloppes (convexe et alpha) sur les nuages de point 3D des couronnes. L'enveloppe alpha est plus précise que l'enveloppe convexe car elle s'ajuste plus étroitement à la forme d'un objet 3D (Lafarge et al., 2014). La relation établie grâce à la maquette 3D entre les volumes alpha et convexe va donc permettre prochainement de réestimer des volumes plus précis pour les arbres du verger. De plus, le volume estimé par l'enveloppe alpha est plus réaliste que le volume cubique utilisé dans le calcul de l'intensité de taille et pourrait être utilisé pour recalculer l'intensité de taille en faisant le rapport entre la biomasse fraîche retirée et le volume alpha de la couronne.

Nos données réelles et simulées montrent que l'augmentation de l'intensité de taille s'accompagne d'une augmentation du volume de la biomasse repris sur l'arbre. Nos résultats sont ainsi concordants avec une précédente étude sur la taille chez le manguier montrant que plus la taille est intense et plus la croissance végétative induite (occurrence, intensité du débourrement et surface foliaire produite) et importante (Persello et al., 2019). Les cinétiques de gap fraction réelles et simulées (Figures 9 et 10) suggèrent que la biomasse produite suite à la taille est supérieure à celle retirée. Les volumes simulées sur la maquette 3D confortent cette hypothèse. Par contre, le volume calculé sur les arbres réels montre un volume retiré par la taille supérieur à celui ajouté suite à la croissance végétative. Ce résultat pourrait provenir d'un biais causé par la déformation des branches suite à la très forte charge en fruit de 2021. Les couronnes plus évasées dans le verger une fois taillées pourraient présenter une plus forte réduction de volume qu'une couronne dense et sphérique comme celle de la maquette puisque les volumes ont été calculés par des enveloppes convexes. Ici aussi, disposer de maquette 3D avec des architectures contrastées permettrait de vérifier cette hypothèse.

4.4 Points d'amélioration et perspectives de recherche

Prochainement, l'implémentation dans V-Mango des processus de mortalité des UCs taillées et non taillées, de la mortalité des UCs filles et de la chute des feuilles devrait améliorer la simulation de la distribution du feuillage. Le bilan carbone joue un rôle important dans la croissance et le développement de la qualité des fruits (Fischer et al., 2012) et le rapport source-puits peut être caractérisé par le rapport entre le nombre de feuilles et le nombre de fruits sur une branche fruitière. L'importance de ce rapport sur la croissance des fruits a été rapportée sur plusieurs espèces fruitières dont le manguier (Chacko et al., 1982 ; Simmons et al., 1998 ;

Léchaudel et al., 2002 ; Grechi et Normand, 2019), et constitue un paramètre important pour la modélisation de la croissance des fruits du manguier (Léchaudel et al., 2005). L'amélioration de la distribution du feuillage permettra donc une meilleure estimation de la production des fruits. De plus, simuler la mortalité des axes permettra d'améliorer le réalisme de l'architecture au cours du temps et du bilan carbone à l'échelle de l'arbre. Associer l'estimation de l'environnement lumineux par Caribu à l'échelle des feuilles dans le processus de la photosynthèse permettra de rendre le modèle plus mécaniste. Enfin, intégrer les effets de la lumière sur l'occurrence du débourrement reproducteur (chapitre II. A) est également un objectif à court terme pour améliorer la spatialisation de la floraison simulée sur la maquette.

La gestion des vergers et les pratiques culturales comme la taille permettent d'optimiser l'architecture des arbres fruitiers pour améliorer l'interception de la lumière et la qualité des fruits. L'utilisation de modèle structure-fonction combinant la taille et la simulation de la lumière sur l'architecture de l'arbre sont une voie prometteuse pour apporter de nouvelles connaissances sur le fonctionnement des arbres fruitiers en simulant des dispositifs complexes à mettre en œuvre au champs (Tang et al., 2019). Le modèle V-Mango peut dès à présent permettre de tester de nouvelles hypothèses de travail quant au fonctionnement du manguier, et d'explorer les effets de la taille sur la modification de l'environnement lumineux et de l'architecture.

Conclusion

Les effets couplés de la lumière, des caractéristiques des UCs et de la taille ont été implémentés dans le modèle V-Mango, couplé au modèle d'interception de la lumière Caribu. Cette approche a permis de simuler des tailles très réalistes sur la maquette d'un manguier adulte digitalisé, et de représenter la forte variabilité de l'environnement lumineux au sein de la couronne, en particulier sa réduction à l'intérieur de la couronne. La simulation de l'évolution de l'environnement lumineux au centre des arbres virtuels rend bien compte de la fermeture de la couronne, synchronisée avec la dynamique du débourrement. L'implémentation de la lumière dans V-Mango a pour effet de spatialiser de façon réaliste le débourrement en fonction de la localisation des UCs dans la couronne : le débourrement à majoritairement lieu dans la partie haute de la couronne, bien illuminée à l'inverse de l'intérieur de la couronne. Prochainement, l'implémentation des processus de mortalité des UCs et des feuilles permettra d'améliorer la simulation de la distribution du feuillage dans la couronne pour contribuer à l'amélioration des prédictions de V-Mango sur le fonctionnement de l'arbre et notamment de son bilan carboné. Le modèle structure-fonction V-Mango permet de répondre à des hypothèses de recherches utiles pour comprendre le fonctionnement des arbres fruitiers et pourra apporter de nouvelles solutions aux problématiques de la production fruitière.

Contributions des auteurs

Tous les auteurs ont conçu l'expérience. EC, IG, FN, DC et FB ont collecté les données. EC et FB ont analysé les données. EC a rédigé la première version du manuscrit. Tous les auteurs ont discuté des résultats et révisé le manuscrit.

Financement

Ce travail a été réalisé dans le cadre du programme de recherche agronomique CIRAD DPP COSAQ (activités 2018-2021) financé par la Communauté européenne (fonds FEDER) et le Conseil Régional de la Réunion. Les sources de financement n'ont pas participé à la conception de l'étude, à la collecte, l'analyse ou l'interprétation des données, à la rédaction du rapport, ni à la décision de soumettre l'article pour publication.

Références bibliographiques

Barbier, F.F., Dun, E.A., Kerr, S.C., Chabikwa, T.G., Beveridge. C,A. (2019). An update on the signals controlling shoot branching. *Trends Plant Sci*. 24(3), 220–236. Doi : 10.1016/j.tplants.2018.12.001

Boudon, F., Pradal, C., Cokelaer, T., Prusinkiewicz, P., and Godin, C. (2012). L-Py: an L-system simulation framework for modeling plant architecture development based on a dynamic language. *Front. Plant Sci*. *3* (*76*), 1–20. Doi : 10.3389/fpls.2012.00076

Boudon, F., Persello, S., Jestin, A., Briand, A.-S., Grechi, I., Fernique, P., Guédon, Y., Léchaudel, M., Lauri, P.-É., Normand, F. (2020). V-Mango: a functional–structural model of mango tree growth, development and fruit production. *Ann. Bot*. 126(4), 745–763. Doi : 10.1093/aob/mcaa089

Chacko, E.K., Reddy, Y.T.N., and Ananthanarayanan, T.V. (1982). Studies on the relationship between leaf number and area and fruit development in mango (*Mangifera indica* L.). *J. Hortic. Sci*. 57(4), 483–492. Doi : 10. 1080/00221589.1982.11515082

Chelle, M., and Andrieu, B. (1998). The nested radiosity model for the distribution of light within plant canopies. *Ecol. Model*. 111(*1*), 75–91. Doi : 10.1016/S0304-3800(98)00100-8.

Chelle, M., Hanan, J.S., Autret, H. (2004). Lighting virtual crops: the CARIBU solution for open L-systems. In: Godin C, Hanan JS, Kurth W, Lacointe A, Takenaka A, Prusinkiewicz P, DeJong T, Beveridge C, Andrieu B, eds. 4th international workshop on functional-structural plant models. Montpellier, France: UMR AMAP, 194.

Cline, M. G., and Oh, C. (2006). A reappraisal of the role of abscisic acid and its interaction with auxin in apical dominance. *Ann. Bot*. 98(4), 891–897. Doi: 10.1093/aob/mcl173

Da Silva, D., Han, L., Costes, E. (2014). Light interception efficiency of apple trees: A multiscale computational study based on MAppleT. *Ecol. Modell.* 290, 45–53. Doi : 10.1016/j.ecolmodel.2013.12.001

Dambreville, A., Normand, F., Lauri, P.É. (2013). Plant growth co-ordination in natura: a unique temperature-controlled law among vegetative and reproductive organs in mango. *Funct. Plant. Biol*. 40(3), 280–291. Doi: 10.1071/FP12243

Demotes-Mainard, S., Péron, T., Corot, A., Bertheloot, J., Le Gourrierec, J., Pelleschi-Travier, S., Crespel, L., Morel, P., Huché-Thélier, L., Boumaza, R., Vian, A., Guérin, V., Leduc, N., Sakr, S. (2016). Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environ. Exp. Bot*. 121, 4–21, Doi : 10.1016/j.envexpbot.2015.05.010

Escobar-Gutiérrez, A.J., Combes, D., Rakocevic, M., de Berranger, C., Eprinchard-Ciesla, A., Sinoquet, H., Varlet-Grancher, C. (2009). Functional relationships to estimate Morphogenetically Active Radiation (MAR) from PAR and solar broadband irradiance measurements: The case of a sorghum crop. *Agric. For. Meteorol*. 149(8), 1244–1253. Doi: 10.1016/j.agrformet.2009.02.011

Evers, J.B., Vos, J., Andrieu, B., Struik, P.C. (2006). Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red: far-red ratio. *Ann. Bot*. 97(4), 649–658. Doi : 10.1093/aob/mcl020

Evers, J.B., van der Krol, A.R., Vos, J., Struik, P.C. (2011). Understanding shoot branching by modelling form and function, *Trends Plant Sci*. 16(9), 464–467. Doi : 10.1016/j.tplants.2011.05.004

Fischer, G., Almanza-Merchan, P.J., and Ramirez, P. (2012). Source-sink relationships in fruit species: a review. *Rev. Colomb. Cienc. Hortic*. 6(*2*), 238–253. Doi : 10.17584/rcch.2012v6i2.1980

Fumey, D., Lauri, P.-E., Guedon, Y., Godin, C., Costes, E. (2011). How young trees cope with removal of whole or parts of shoots: an analysis of local and distant responses to pruning in 1-year-old apple (Malus xdomestica; Rosaceae) trees. *Am. J. Bot*. 98(11), 1737–1751. Doi : 10.3732/ajb.1000231

Girault, T., Bergougnoux, V., Combes, D., Viemont, J.-D., Leduc, N. (2008). Light controls shoot meristem organogenic activity and leaf primordia growth during bud burst in Rosa sp. *Plant Cell Environ*. 31(11), 1534–1544. Doi : 10.1111/j.1365-3040.2008.01856.x

Godin, C., Costes , E., Sinoquet, H. (1999). A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Ann. Bot.* 84(3), 343–357. Doi : 10.1006/anbo.1999.0923

Grechi, I., and Normand, F. (2019). Effect of source-sink relationships from the branch to the tree scale on mango fruit size and quality at harvest. *Acta Hortic*. 1244, 93–100. Doi : 10.17660/ActaHortic.2019.1244.15

Henriksson, J. (2001). Differential shading of branches or whole trees: survival, growth, and reproduction. *Oecologia*. 126, 482–486. Doi : 10.1007/s004420000547

Lafarge, T., Pateiro-Lopez, B., Possolo, A., Dunkers, J. (2014). R Implementation of a polyhedral approximation to a 3D set of points using the α-Shape. *J. Stat. Softw.* 56(4), 1–19. ISSN 1548-7660. URL http://www.jstatsoft.org/v56/i04

Léchaudel, M., Génard, M., Lescourret, F., Urban, L., and Jannoyer, M. (2002). Leaf-to-fruit ratio affects water and dry-matter content of mango fruit. J. *Hortic. Sci. Biotechnol*. 77(*6*), 773–777. Doi : 10.1080/14620316. 2002.11511571

Léchaudel, M., Génard, M., Lescourret, F., Urban, L., and Jannoyer, M. (2005). Modeling effects of weather and source-sink relationships on on mango fruit growth. *Tree Physiol*. 25(*5*), 583–597. Doi : 10.1093/ treephys/25.5.583. PubMed

Lenth, R.V. (2016). Least-squares means: The R package lsmeans. *J. Stat. Software.* 69, 1–33. Doi : 10.18637/jss.v069.i01

Liyu, T., Dan, Y., Chongcheng, C., Dayu, Y., Wei, H. (2019). Optimal design of plant canopy based on light interception: a case study with loquat. *Front. Plant Sci.* 10(364), 1–11. Doi :10.3389/fpls.2019.00364

Morgan, D.C., Stanley, C. J., & Warrington, I. J. (1985). The effects of simulated daylight and shade-light on vegetative and reproductive growth in kiwifruit and grapevine. *J. Hortic. Sci.* 60(4), 473–484. Doi : 10.1080/14620316.1985.11515654

Niinemets, Ü. (2007). Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant Cell Environ.* 30(9), 1052–1071. Doi : 10.1111/j.1365-3040.2007.01683.x

Persello, S., Grechi, I., Boudon, F., Normand, F. (2019). Nature abhors a vacuum: Deciphering the vegetative reaction of the mango tree to pruning. *Eur. J. Agron.* 104, 85–96. Doi : 10.1016/j.eja.2019.01.007

R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Schneider, A., Godin, C., Boudon, F., Demotes-Mainard, S., Sakr, S., Bertheloot, J. (2019). Light regulation of axillary bud outgrowth along plant axes: an overview of the roles of sugars and hormones. *Front. Plant Sci*. 10(1296),1–17. Doi : 10.3389/fpls.2019.01296

Simmons, S.L., Hofman, P.J., Whiley, A.W., and Hetherington, S.E. (1998). Effects of leaf:fruit ratios on fruit growth, mineral concentration and quality of mango (*Mangifera indica* L. cv. Kensington Pride). *J. Hortic. Sci. Biotechnol*. 73(3), 367–374. Doi : 10.1080/14620316.1998.11510987

Smith, H., Holmes, M.G. (1977). Function of phytochrome in natural environment 3. Measurement and calculation of phytochrome photo-equilibria. *Photochem. Photobiol.* 25(6), 547–550. Doi : 10.1111/j.1751-1097.1977.tb09126.x

Smith, H. (1982). Light quality, photoperception, and plant strategy. *Ann. Rev. Plant Physiol*. 33, 481–518. Doi : 10.1146/annurev.pp.33.060182.002405

Smith, H. (1994). Sensing the light environment: the functions of the phytochrome family. In: Kendrick, R.E., Kronenberg, G.H.M. (Eds.), Photomorphogenesis in Plants. second ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, pp. 377–416.

Sprugel, D.G. (2002). When branch autonomy fails: Milton's Law of resource availability and allocation. *Tree Physiol*. 22(15-16), 1119–1124. Doi : 10.1093/treephys/22.15-16.1119

Tang, L., Yin, D., Chen, C., Yu, D., Han, W. (2019). Optimal design of plant canopy based on light interception: a case study with loquat. *Front. Plant Sci*. 10(364), 1–11. Doi : 10.3389/fpls.2019.00364

Vaillant, J., Grechi, I., Normand, F., Boudon, F. (2022). Towards virtual modelling environments for functional–structural plant models based on Jupyter notebooks: application to the modelling of mango tree growth and development. *in silico Plants*. 4(1), 1–16. Doi: 10.1093/insilicoplants/diab040

Annexe 1 Détails des facteurs significatifs sélectionnés pour V-Mango

Tableau 1 – Occurrence du débourrement pour les UCs non taillées (Loi binomiale)

	Chisq	df	P value	Fixef
Diamètre	7.48	1	<0.001	0.30
Intensité de taille	19.83	1	<0.001	6.34
TrPPFD_day_mean	27.59	1	<0.001	4.33
Intercept	-	-	-	-5.58

Tableau 2 – Occurrence du débourrement pour les UCs taillées (Loi binomiale)

	Chisq	df	P value	Fixef
Diamètre	76.13	1	<0.001	0.38
Intensité de taille	13.99	1	<0.001	8.37
TrPPFD_day_mean	64.67	1	<0.001	5.22
Intercept	-	-	-	-8.02

Tableau 3 – Intensité du débourrement pour les UCs non taillées (Loi Poisson)

	Chisq	df	P value	Fixef
Diamètre	17.74	1	<0.001	0.23
Intensité de taille	12.35	1	<0.001	2.12
ζ_day_mean	32.42	1	<0.001	6.30
Intercept	-	-	-	-8.15

Tableau 4 – Intensité du débourrement pour les UCs taillées (Loi Poisson)

	Chisq	df	P value	Fixef
Diamètre	158.75	1	<0.001	0.14
Intensité de taille	18.32	1	<0.001	1.24
TrPPFD_day_min	44.66	1	<0.001	10.74
ζ_day_8	10.13	1	0.001	0.56
TrPPFD_day_min :Diam.	31.67	1	<0.001	-0.65
Intercept	-	-	-	-1.51

Tableau 5 – Occurrence de la mortalité des UCs mères non taillées (Loi binomiale)

	Chisq	df	P value	Fixef
ζ_day_min	6.75	1	0.009	-3.70
Intercept	-	-	-	-1.60

Tableau 6 – Occurrence de la mortalité des UCs mères taillées (Loi binomiale)

	Chisq	df	P value	Fixef
Diamètre	25.06	1	<0.001	-0.23
Intensité de taille	16.00	1	<0.001	2.32
Sévérité de taille	18.70	2	<0.001	-*
ζ_day_min	21.64	1	<0.001	-2.70
Intercept	-	-	-	0.89

*P(n1) = 0.09 ; P(n2) = 0.20 ; P(n3) = 0.23

Tableau 7 – Occurrence de la mortalité des UCs filles sur les UCs non taillées (Loi binomiale)

	Chisq	df	P value	Fixef
Nombre d'UCs filles produites	20.47	1	<0.001	1.50
Intercept	-	-	-	-7.64

Tableau 8 – Occurrence de la mortalité des UCs filles sur les UCs taillées (Loi binomiale)

	Chisq	df	P value	Fixef
Nombre d'UCs filles produites	67.98	1	<0.001	0.47
Intercept	-	-	-	-2.36

Tableau 9 – Intensité de la mortalité des UCs filles sur les UCs taillées (Loi Poisson)

	Chisq	df	P value	Fixef
Nombre d'UCs filles produites	60.21	1	<0.001	0.21
Intercept	-	-	-	-1.51

R.q : aucun facteur n'est significatif pour l'intensité de la mortalité des UCs filles sur les UCs non taillées

Tableau 10 – Surface foliaire totale produite sur les UCs non taillées (Loi Gaussienne)

	Chisq	df	P value	Fixef
Intensité	8.23	1	0.004	6.86
Intercept	-	-	-	4.16

Tableau 11 – Surface foliaire totale produite sur les UCs taillées (Loi Gaussienne)

	Chisq	df	P value	Fixef
Intensité	5.58	1	0.02	9.47
Diamètre	194.92	1	<0.001	1.03
Intercept	-	-	-	-5.83

Tableau 12 – Surface foliaire individuelle des UCs filles

	UCs mère taillée			**UC mère non taillée**			
	UCs latérales			***UCs apicales***		***UCs latérales***	
	Moyenne	Ecart.type		Moyenne	Ecart.type	Moyenne	Ecart.type
			T0	31.06	11.47	35.61	15.30
T1	37.43	18.16	**T1**	44.35	18.33	35.48	15.50
T2	39.43	19.46	**T2**	50.71	14.33	35.75	9.24
T3	46.32	14.96	**T3**	51.34	16.75	42.77	17.12

Tableau 13 – Occurrence du débourrement pendant le 1er flush pour les UCs taillées et non taillées (Loi binomiale)

	Chisq	df	P value	Fixef
Intensité	16.73	1	<0.001	-6.02
Intercept	-	-	-	-2.44

Tableau 14 – Nombre de jours après la taille pour l'apparition des UCs taillées et non taillées (Loi Gausienne) dans le 1er flush

	Chisq	df	P value	Fixef
Diamètre	64.54	1	<0.001	-0.30
Intercept	-	-	-	29.1

R.q : mean = 24.89, min = 9, max = 4

Annexe 3 Détermination de localisation des UCs dans la maquette 3D

La distance entre chaque UC de la maquette 3D et le centre dans la partie inférieure de la maquette a été calculée (Figure 1) pour permettre de définir les trois localisations sur la maquette qui ont été utilisées pour l'échantillonnage des UCs suivies lors de l'expérimentation de 2021. Les UCs sélectionnées pour l'analyse de la distribution de la lumière après les tailles virtuelles sont celles qui se retrouve classées sur le sommet extérieur (Haut, « H »), sur la partie basse extérieure (Bas, « B ») et dans la partie intérieure de la couronne (Intérieur, « I »), comme illustré Figure 9.

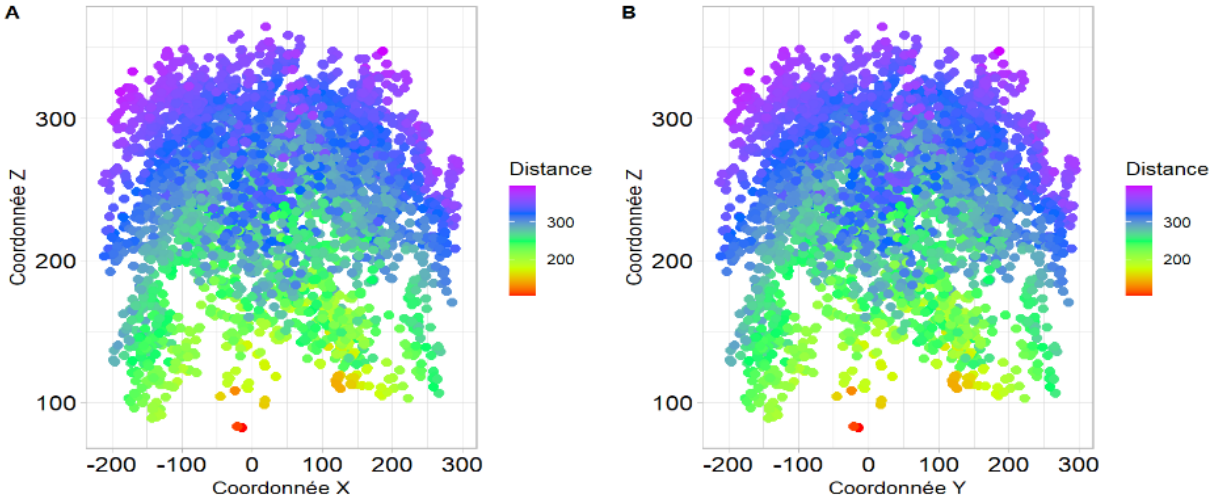


Figure 1. Distance en fonction des coordonnées X-Z (A) et Y-Z (B) des UCs. Ici sont illustrés les UCs terminales de la maquette non taillée (C), en fonction de la distance entre leurs coordonnées spatiales (3D) et le centre de la partie basse de la couronne.

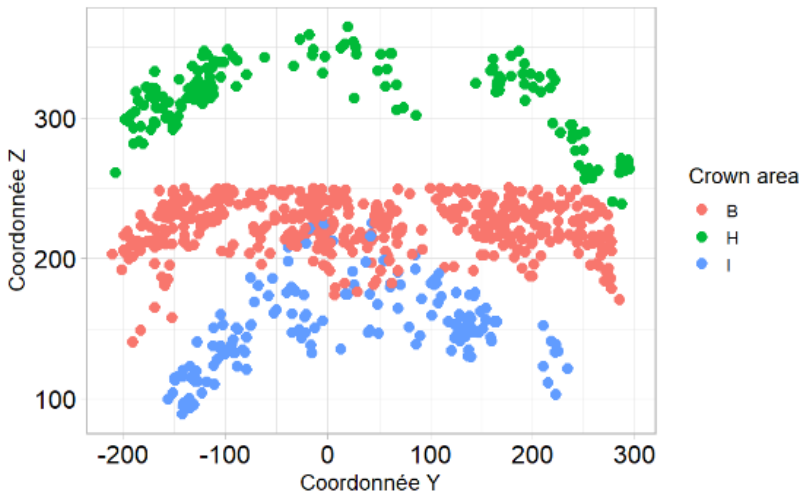


Figure 2. UCs terminales sur la maquette digitalisée d'un arbre non taillé (C), en fonction de leur localisation dans la couronne (H = Haut, partie haute extérieure de la couronne ; B = Bas, partie basse extérieure de la couronne ; I = partie intérieure de la couronne) attribuée selon leurs coordonnées spatiales.

Annexe 4 Estimation du volume des arbres

Tableau 1. Volumes (m^3) estimés par une enveloppe convexe sur les nuages de points acquis avec un drone au-dessus du verger expérimental.

Arbres	Volume avant taille		Volume après taille		Volume après croissance	
	Moyenne	Ecart type	Moyenne	Ecart type	Moyenne	Ecart type
C	72	3	72	4	72	3
LP	76	8	74	9	75	8
MP	64	0	58	0	63	0
HP	75	4	67	3	71	7

Tableau 2. Volumes (m^3) estimés par une enveloppe alpha (α shape) et par une enveloppe convexe (qhull) sur les maquettes de V-Mango.

Arbres	Volume avant taille		Volume après taille		Volume après croissance	
	α shape	qhull	α shape	qhull	α shape	qhull
C	29.67	35.62	29.67	35.62	31.10	37.37
LP	29.67	35.62	29.08	35.14	31.55	38.18
MP	29.67	35.62	28.35	34.87	32.27	40.05
HP	29.67	35.62	27.34	33.85	32.83	39.81

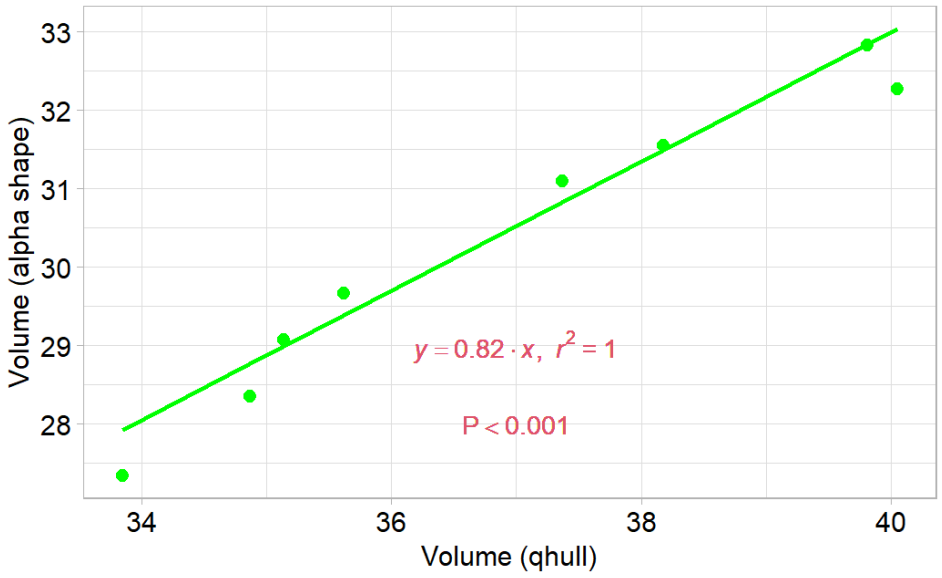


Figure 1. Régression linéaire entre les volumes estimés grâce à une enveloppe alpha et les volumes estimés avec une enveloppe convexe sur les maquettes de V-Mango. L'intercept n'étant pas significatif (p>0.05), sa valeur a été fixée à zéro.

Synthèse des résultats du chapitre IV

- Le modèle V-Mango a été couplé au modèle d'interception de la lumière Caribu.
- Les effets sur le débourrement végétatif de traits spécifiques des UCs, de l'environnement lumineux des UCs et de la taille ont été implémentés dans V-Mango.
- Des données indépendantes à l'échelle de l'arbre entier ont permis de retrouver dans les simulations de cette version améliorée de V-Mango les résultats expérimentaux du **chapitre II**.
- Le processus de taille virtuelle de V-Mango est très réaliste.
- La distribution de la lumière dans la couronne du manguier est correctement simulée sur la maquette.
- La taille virtuelle augmente la quantité de lumière à l'intérieur de la couronne de la maquette 3D.
- La spatialisation du débourrement végétatif suite à une taille est réaliste sur la maquette 3D et la fermeture de la couronne suivie par des gap fraction au centre des arbres valide la dynamique du débourrement simulée par V-Mango.
- Le débourrement végétatif et la surface foliaire qui en résulte sont surestimé sur les arbres intensément taillés, principalement car la mortalité des UCs filles n'a pas encore été implémentée dans le modèle.
- L'effet de l'intensité de taille sur le volume de biomasse ajouté suite à la croissance végétative sur la maquette 3D est cohérent avec les données réelles.
- L'implémentation des processus de mortalité des UCs mères et filles et de la chute des feuilles caractérisés dans les **chapitres II** et **III,** permettra d'améliorer la distribution du feuillage sur la maquette 3D, et ainsi la simulation de l'environnement lumineux des UCs. De plus, l'intégration des effets de la lumière sur le débourrement reproducteur (**chapitre II**) permettra également d'améliorer les simulations de production de mangues de V-Mango.
- V-Mango peut déjà servir à explorer les effets de la taille sur l'interception de la lumière dans la couronne et sur la réponse végétative de l'arbre.

Partie IV. Discussion et perspectives

L'objectif général de mon travail de thèse était d'apporter des connaissances afin d'améliorer le modèle d'élaboration du rendement et de la qualité de la mangue V-Mango pour l'utiliser comme appui à la conception de modes de conduite du manguier plus durables. Cet objectif s'est décliné en cinq objectifs spécifiques qui ont été abordés dans les chapitres I à IV de ce mémoire :

1- Décrire la variabilité de la quantité et de la qualité de la lumière dans une couronne de manguier, identifier les relations entre ces deux dimensions et évaluer les effets de facteurs environnementaux et de l'architecture sur ces relations.
2- Caractériser les effets de la taille, de l'environnement lumineux et de traits spécifiques des unités de croissance sur l'occurrence, l'intensité et la dynamique de leur débourrement, et leur mortalité suite à une taille de l'arbre.
3- Evaluer les rôles respectifs de la quantité et de la qualité de la lumière sur le débourrement et le développement végétatif du manguier.
4- Etablir la dynamique de chute des feuilles du manguier au cours de l'année et caractériser les effets de l'environnement lumineux et de traits spécifiques des unités de croissance sur cette chute.
5- Intégrer dans V-Mango les effets de la lumière sur les processus de débourrement végétatif du manguier, de chute des feuilles et de mortalité des unités de croissance.

La discussion se divise en quatre parties qui discutent de ces objectifs sur la base des résultats obtenus et une cinquième présente leurs perspectives :

A. Quelles relations entre la quantité et la qualité de la lumière sont retrouvées dans la couronne d'un arbre à feuilles persistantes ?

B. Les traits spécifiques des UCs, leur l'environnement lumineux et la taille affectent ils le débourrement et la mortalité des UCs ?

C. Quels sont les facteurs qui affectent la chute des feuilles chez le manguier ?

D. Le couplage de V-Mango avec un modèle d'interception de la lumière et l'implémentation de l'effet des facteurs caractérisés dans notre étude produisent ils des simulations réalistes ?

E. Quelles sont les contributions du travail de thèse à la connaissance sur le manguier et au développement de V-Mango ?

A. Quelles relations entre la quantité et la qualité de la lumière sont retrouvées dans la couronne d'un arbre à feuilles persistantes ?

Comment la lumière est-elle distribuée dans la couronne du manguier ?

L'architecture d'un arbre modifie significativement la lumière car son feuillage filtre la lumière qu'il intercepte. L'absorption, la réflexion et la transmission différentielle des longueurs d'ondes, selon les propriétés optiques des feuilles, conduisent à une modification simultanée de

la quantité et de la qualité de la lumière à l'intérieure de sa couronne. Des mesures du rayonnement lumineux dans la couronne de manguiers adultes non taillés depuis un an et demi, présentant un feuillage dense, ont servi dans le chapitre I à décrire la distribution de la lumière. Les valeurs des variables descriptives de la quantité et de la qualité de la lumière mesurées selon un gradient horizontal de profondeur dans la couronne du manguier couvrent toute la gamme de ces variables, en particulier le pourcentage de *PPFD* transmis et le rapport rouge clair : rouge sombre, ζ. Les gammes de valeur mesurées sont similaires à celles décrites dans des forêts tropicales (Lee, 1987) et tempérées (Hertel et al., 2011). La variabilité de la qualité et de la quantité de la lumière dans la couronne du manguier est fortement structurée par la profondeur dans la couronne, comme observé dans des profils verticaux (Baraldi et al., 1994 ; Dengel et al., 2015).

Pour les arbres à feuilles caduques des environnements lumineux contrastés caractérisent ainsi différents niveaux de leur couronne, mais l'intensité de ces contrastes varie selon la saison. Cependant, le manguier est un arbre à feuilles persistantes et la variabilité mesurée est présente toute l'année dans sa couronne. Il y a donc en permanence une grande hétérogénéité d'environnement lumineux entre les unités de croissances (UCs) du manguier, en fonction de leur position sur la structure. Les UCs positionnées à l'intérieur de la couronne se trouvent dans des environnements lumineux qui peuvent négativement affecter le débourrement chez certaines espèces (Desmotes-Mainard et al., 2016). Les facteurs environnementaux inclus dans le dispositif expérimental, l'élévation du soleil et la condition de ciel, ont eux aussi, dans une moindre mesure, contribué à la variabilité de la quantité et de la qualité de la lumière au sein de la couronne.

Quelles relations relient la qualité et la quantité de la lumière dans un couvert végétal ?

Des relations linéaires ont été établies dans la couronne du manguier entre des variables descriptives de la qualité de la lumière (*Rn*, *FRn* et *UVA-BL*) et le *PPFD*. Les pentes et ordonnées à l'origine de ces relations linéaires établies dans la couronne du manguier se révèlent très similaires à ceux établis dans un couvert de sorgho (Escobar-Gutiérrez et al., 2009). Le rapport ζ est lié au *TrPPFD* par une relation non-linéaire dans la couronne du manguier. Cette relation a aussi été mise en évidence dans plusieurs types de végétation (Muroaka et al., 2001; Leuchner et al., 2007; Escobar-Gutiérrez et al., 2009). Il existe des différences marquées dans la forme du modèle non-linéaire entre les types de végétation (Figure 33). La partie ascendante pour les faibles *TrPPFD* est plus ou moins rapide, avec pour conséquence des niveaux de ζ plus ou moins élevés dans ces conditions qui correspondent plutôt à l'intérieur du couvert ou de la couronne. Ces différences pourraient être liées à l'architecture du couvert ou de la couronne et aux propriétés optiques des feuilles. Ces différences affectent la qualité de la lumière retrouvée à l'intérieur des couverts (Leuchner et al., 2007) avec de potentiels effets sur le fonctionnement des plantes.

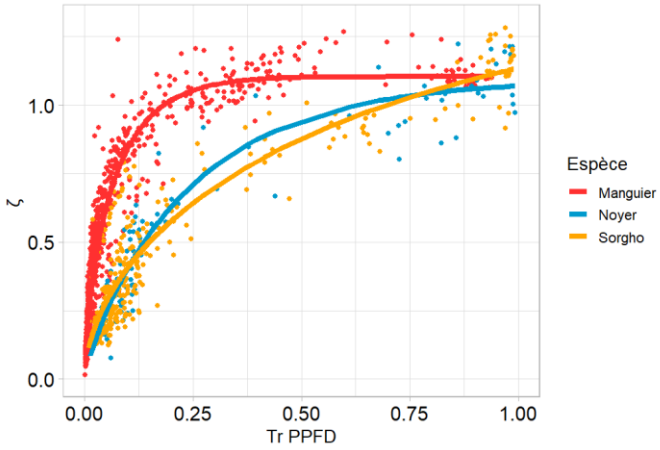


Figure 33. Comparaison des modèles non linéaires entre le rapport ζ et le *PPFD* transmis (*TrPPFD*) dans des types de couverts contrastés. Les données du sorgho et du noyer ont été fournies par l'INRAE.

Ces relations entre la qualité et la quantité de la lumière offrent des avantages importants dans le domaine de la modélisation et des mesures *in situ*. Actuellement, la plupart des modèles se contentent de simuler la quantité de lumière interceptée à l'échelle des organes, et notamment des feuilles pour la photosynthèse. Simuler l'interception de la qualité de la lumière est beaucoup plus complexe et nécessite une grande puissance de calcul (Henke and Buck Sorlin 2017) car c'est la trajectoire (directe et rediffusée) de chaque longueur d'onde du spectre qui doit être calculée en fonction des propriétés optiques du végétal et des interactions au sein de la maquette 3D. La possibilité d'estimer la qualité de la lumière à partir de sa quantité réduit significativement les temps de calcul dans les modèles. Par ailleurs, les mesures de la quantité de lumière peuvent être plus rapides et simplifiées dans les expérimentations (images hémisphériques) que celles de la qualité. Pour une estimation rapide et précise de la qualité de la lumière, la relation générale établie entre ζ et *TrPPFD* a ainsi été utilisée dans les chapitres II et IV.

L'architecture et l'environnement affectent les relations entre quantité et qualité de la lumière.
Nous avons montré que les relations linéaires et non linéaires entre la qualité et la quantité de la lumière sont affectées par la profondeur dans la couronne (effet de l'architecture) et par l'élévation du soleil et la condition de ciel (effet de facteurs environnementaux). Les relations établies sont donc sensibles à la fois aux caractéristiques du rayonnement incident et aux interactions entre le rayonnement transmis dans la couronne du manguier et la structure de l'arbre. Par exemple, l'augmentation de la pente de la relation linéaire entre les variables *UVA-BL* et *PPFD* en condition de ciel couvert s'explique par une plus grande proportion de lumière bleue dans le rayonnement diffus incident (Reinhardt et al., 2010 ; Durand et al., 2021). De même, la relation non-linéaire entre ζ et *TrPPFD* est affectée par la condition de ciel, en raison d'un ζ incident plus élevé en condition de ciel couvert et d'une meilleure pénétration de la lumière diffuse dans la partie intérieure de la couronne (Hertel et al., 2011). Enfin, l'effet de la profondeur dans la couronne sur la relation non-linéaire entre ζ et *TrPPFD* a permis de mettre en évidence un résultat inattendu. Pour les faibles *TrPPFD* (<0.25), les valeurs de ζ à l'intérieur de la couronne du manguier sont supérieures à celles de l'extérieur. La modélisation est un outil de choix pour mieux comprendre l'origine de ce phénomène en utilisant un modèle d'interception de la lumière et en décomposant les rayonnements diffus et direct pour les bandes *Rn* et *FRn*, sur une maquette 3D.

L'utilisation des relations fonctionnelles en tenant compte de l'effet des facteurs architecturaux et environnementaux doit être considérée en fonction des objectifs de modélisation et du niveau de précision nécessaire. Nous avons ainsi évalué le bénéfice d'ajouter de la complexité dans la relation fonctionnelle entre ζ et *TrPPFD*, en tenant compte des facteurs environnementaux. Dans un premier temps, des données indépendantes ont été utilisées pour estimer des valeurs de ζ à partir de *TrPPFD* avec le modèle général pour valider la qualité de ses prédictions (voir chapitre I). Les mêmes données indépendantes ont ensuite servi à estimer les valeurs de ζ à partir de *TrPPFD* en tenant compte de la condition de ciel, de l'élévation du soleil ou des deux (avec des paramètres du modèle spécifiques pour ces facteurs). Au regard d'un indicateur de qualité tel que l'erreur quadratique moyenne relative (RRMSE), les modèles complexes améliorent légèrement sa valeur : avec un RMSE de 21.3% pour le modèle général contre 21.2% pour le modèle incluant l'élévation du soleil et contre 17.9% pour le modèle incluant la condition de ciel. Au regard de ce bénéfice, ce sont les paramètres de l'ajustement global du modèle qui ont été utilisés pour estimer le rapport ζ à partir de *TrPPFD* dans les autres travaux de cette thèse. La profondeur a aussi montré un effet sur les relations fonctionnelles, mais le bénéfice d'inclure la profondeur dans l'estimation de ζ n'a pas pu être quantifié à cause des gammes de valeur trop restreintes pour les positions à l'intérieur de la couronne.

Nous avons montré que la taille modifie l'architecture du manguier et ouvre la couronne au passage de la lumière (Chapitre II). On peut se demander si la relation entre ζ et *TrPPFD* établie dans une couronne non taillée depuis un an et demi est affectée par la taille. Si c'est le cas, cela pose un problème pour la généricité de cette relation, notamment pour son utilisation dans V-Mango sur des arbres taillés et non taillés. Cependant, nous avons montré que la forme du modèle entre l'extérieur et la partie intérieur de la couronne reste bien conservée (Figure 3, Chapitre I). La taille conduit à une augmentation de la quantité de lumière transmise dans la partie médiane et à l'intérieur de la couronne et réduit l'amplitude des rediffusions qui sont la principale source de variations dans le niveau du rapport ζ pour un *TrPPFD* donné. L'augmentation de la proportion de rayonnement directe à l'intérieur de la couronne va ainsi probablement entrainer des ζ plus similaires entre les parties médianes, voire extérieure de la couronne. Ces éléments suggèrent que la taille ne va pas conduire à une modification de la forme de la relation entre ζ et *TrPPFD* obtenue dans une couronne non taillée, mais plutôt à une translation des valeurs de *TrPPFD* vers des valeurs plus élevées. Ces éléments plaident pour une utilisation de la relation générale (Figure 2, chapitre I) et pas d'une relation plus complexe tenant compte de la position dans la couronne au point de mesure. Nous avons donc utilisé la relation générale entre ζ et *TrPPFD* au sein des arbres taillés et non taillés (Chapitres II) et pour la modélisation dans V-Mango (Chapitre IV).

B. Les traits spécifiques des UCs, leur l'environnement lumineux et la taille affectent le débourrement et la mortalité des UCs ?

Les effets de l'architecture (au travers des traits spécifiques des UCs), de la lumière et de la taille ont été analysés à l'échelle des UCs terminales, taillées ou non taillées, du manguier pour la variété Cogshall. Notre méthode d'analyse, qui consiste à décomposer l'apparition de nouvelles entités (UCs ou inflorescences) à partir des bourgeons en processus élémentaires

(occurrence, intensité, dynamique), s'inscrit dans la continuité des précédents travaux réalisés sur le manguier (Dambreville et al., 2013a ; Capelli et al., 2016 ; Persello et al., 2019), avec pour objectif de synthétiser les connaissances acquises dans le modèle V-Mango. En effet, le développement du manguier est simulé dans le modèle architectural de V-Mango par des processus stochastiques basés sur des lois de probabilité à l'échelle des UCs. Nos travaux présentent l'originalité de prendre en compte l'effet d'un facteur environnemental (la lumière) dans l'étude de ces processus, d'étudier de nouveaux processus comme la mortalité des UCs (Chapitre II) et la chute des feuilles (Chapitre III) et de valider le réalisme des processus simulés à l'échelle de l'arbre entier (chapitre IV).

Comment les traits spécifiques des UCs affectent leur débourrement et leur mortalité ?
Les expérimentations montrent que l'intensité du débourrement végétatif (nombre d'UCs filles produites) pour les UCs non taillées du manguier est plus élevée sur les UCs apicales que sur les UCs latérales (Chapitre II). Ces résultats confirment ceux de précédents travaux (Dambreville et al., 2013a; Persello et al., 2019) et pourrait être en relation avec le dimorphisme observé entre les UCs apicales et les UCs latérales. La position apicale d'une UC, associée à une longueur et un diamètre de base supérieur et une plus grande surface foliaire (Normand et al., 2009) suggère une plus grande capacité de stockage de sucres et une meilleure conductivité hydraulique. Le rôle positif des sucres (Goldsmidt, 1999 ; Marquat et al., 1999 ; Greer et al., 2002 ; Zapata et al., 2004 ; Smith et al., 2013) et de la disponibilité en eau (Lauri et al., 2008) sur le débourrement végétatif pourrait expliquer une intensité de débourrement plus élevées sur les UCs apicales comparé aux UCs latérales. On observe par ailleurs que les traits spécifiques des axes (longueur, diamètre) sur lesquels ils se situent, sont aussi positivement lié au débourrement chez des arbres tel que le pommier (Lauri and Trottier, 2004) et le hêtre (Cochard et al., 2005). Comme souligné lors de précédents travaux, la position de l'UC n'a pas d'effet sur la probabilité de l'occurrence du débourrement, c'est le diamètre qui affecte significativement ce processus, probablement en raison de la proximité entre ces deux variables (Dambreville et al., 2013a). Les mêmes processus évoqués ci-dessus pourraient donc aussi expliquer l'effet positif du diamètre, un bon prédicteur de la surface foliaire et de la capacité de stockage des sucres dans les parenchymes ligneux (Normand et al., 2009b), observé dans le chapitre II sur l'occurrence du débourrement des UCs taillées et non taillées et sur l'avancement de la date du débourrement. Toutefois, pour les UCs taillées il est important de signaler que d'autres processus sont impliqués dans ces effets, notamment la perte de la dominance apicale.

La mortalité observée en 2021 a principalement affectée les UCs taillées. Dans ce contexte, l'augmentation du diamètre des UCs taillées a eu un effet négatif sur l'occurrence de leur mortalité. Le diamètre d'un axe est un bon prédicteur de la capacité locale de stockage des sucres et c'est peut-être cette disponibilité qui détermine les chances de survie des UCs taillées.

Le nombre d'UCs filles totales produites est un facteur affectant très significativement l'occurrence de la mortalité des UCs filles issues d'UCs mères taillées et non taillées (Chapitre II). Ce facteur affecte aussi l'intensité de la mortalité des UCs filles issues d'UCs mères taillées. Sans la taille, la mortalité des UCs filles a été rare. Une hypothèse pourrait être que les UCs mères, en réponse à des signaux internes (sucres, eau, hormones) et externes (lumière),

expriment un potentiel de production maximal d'UCs filles qui est ensuite réajusté par la mortalité de certaines UCs filles par rapport à la disponibilité en carbone dont elles disposent. Les observations sur le terrain indiquent que la mortalité des UCs filles à lieu très rapidement avant même qu'elles aient terminées leur croissance, ce qui appuie l'hypothèse que leur mortalité provient d'une limitation dans la disponibilité locale en carbone. Les UCs mères taillées, pourrait ainsi être plus affectées par la mortalité des UCs filles à cause du retrait d'axes feuillés.

Comment la qualité et la quantité de la lumière affectent le débourrement et la mortalité des UCs ?

Nous avons montré que l'environnement lumineux des UCs affecte positivement l'occurrence et l'intensité de leur débourrement et en avance la date (Chapitre II. A). A l'opposé, plus l'environnement lumineux d'une UC mère est élevé, plus sa probabilité de mortalité est faible. Les résultats obtenus en 2020 ont montré que la relation entre la probabilité de débourrement et la quantité de lumière (*TrPPFD*) est identique pour les débourrements végétatif et reproducteur. Ces résultats suggèrent que la lumière, en termes de quantité et/ou de qualité, affecte bien le débourrement des bourgeons, et que la nature de l'entité fille (UC ou inflorescence) est déterminée par d'autres facteurs. Chez la plupart des variétés de manguier, notamment les floridiennes comme Cogshall, les températures fraîches sont impliquées dans l'induction de la floraison (Nunez-Elisea and Davenport, 1994, 1995).

Nous avons montré que le rapport ζ est associé à un effet positif sur l'occurrence et l'intensité du débourrement végétatif, pour les UCs taillées et les UCs non taillées. Un faible ζ induit des réponses morphogénétiques, qui se traduisent notamment par une réduction du débourrement (Girault et al., 2008; Nathalie-Leduc, 2014; Desmotes-Mainard et al., 2016) et un allongement des axes chez de nombreuses espèces végétales. La perception d'un rapport ζ plus faible par les phytochromes est un signal rapide (Desmotes-Mainard et al., 2016), qui permet aux plantes d'échapper à l'ombre. La temporalité de nos mesures (environnement lumineux caractérisé deux semaines avant le début du débourrement des UCs) suggère que l'effet de la lumière observé chez le manguier correspond aussi à un signal rapide perçu à l'échelle de l'UC. Ce signal pourrait être perçu directement par les bourgeons, comme chez le rosier (Girault et al., 2008). Une observation soutenant cette hypothèse est que les UCs fortement taillées sont généralement dépourvues de feuilles mais montrent un gradient de réponse à la lumière (Figure 3A, Chapitre II). Sur les manguiers adultes non taillés (réponse naturelle à la lumière) la probabilité du débourrement est ainsi proche de 0 (< 0.01) pour les UCs placées dans un environnement où le rapport ζ moyen sur une semaine est inférieur à 0.50. Il est ainsi possible qu'un faible ζ soit perçu comme un signal inhibiteur du débourrement chez le manguier, comme c'est le cas chez le blé (Evers et al., 2006).

Plus la quantité de lumière reçue par une UC en début de matinée (8h00) est importante, plus sa date de débourrement est précoce, pour les UCs taillées et non taillées dans le chapitre II. A. La qualité de la lumière change au cours de la journée, avec une proportion plus importante de lumière bleue le matin par rapport au reste de la journée (Chiang et al., 2019). La lumière bleue stimule la photosynthèse en induisant l'ouverture des stomates et avance le débourrement des

bourgeons chez certains arbres tempérés (Bresfold et Robson, 2018). Nous avons montré dans le chapitre I que la quantité de lumière (*PPFD*) est linéairement corrélée avec la quantité de lumière bleue. Il est probable que les UCs recevant plus de lumière le matin reçoivent plus de lumière bleue que les UCs placées à l'ombre à ce moment de la journée, avec un effet sur leur date de débourrement.
Nous avons aussi montré dans le chapitre II. A que la lumière (valeur minimale de *TrPPFD*) affecte négativement la mortalité des UCs. Ce résultat pourrait être expliqué par le concept de compétition entre les UCs au sein d'un arbre, déterminée par leur l'environnement lumineux et leur approvisionnement en ressources (Henriksson et al., 2001 ; Sprugel et al., 2002). Selon ce concept, il est possible que la photosynthèse des feuilles à l'ombre devienne limitée en eau à cause des feuilles situées au soleil qui disposent d'une plus grande force de puit. La photosynthèse pourrait être réduite à tel point, que les UCs à l'ombre ne puissent plus fixer suffisamment de carbone pour couvrir leur respiration d'entretien et finissent par mourir. De plus, la mortalité des UCs situées à l'ombre pourrait potentiellement être une stratégie de remobilisation de réserves pour assurer le débourrement des UCs situés dans des environnements lumineux favorables.

Les différentes variables lumineuses testées pour leur effet sur le débourrement des bourgeons du manguier étaient corrélées entre elles puisque la quantité et la qualité de la lumière diminuent simultanément au sein de la couronne du manguier comme illustré dans le chapitre I. Les effets de la lumière observés sur le débourrement végétatif et la mortalité dans notre étude résulte probablement de la diminution conjointe de la quantité et de la qualité de la lumière et pas seulement d'une seule des composantes de la lumière. Entre autres, en plus de l'effet morphogénétique d'un faible ζ, un faible *PPFD* diminue directement la photosynthèse et affecte négativement la régulation du débourrement médiée par la signalisation des sucres et le rapport source/puit (Schneider et al., 2019). Dans le chapitre II, des filtres colorés ont été utilisés pour dissocier les effets de la quantité et de la qualité de la lumière sur le développement végétatif de jeunes manguiers. Les résultats obtenus à ce jour permettent de confirmer l'effet morphogénétique d'un faible ζ sur l'allongement des axes et suggèrent qu'un faible *PPFD* pourraient réduire le débourrement végétatif du manguier. L'absence d'effets significatifs à l'échelle des arbres dans nos analyses statistiques est liée au faible effectif de notre expérimentation (n = 4 arbres), de la variabilité observée entre les arbres. Chez le kiwi, l'application d'un ombrage (réduction du *PPFD* ou du ζ sur tous l'arbre) a permis de montrer qu'un faible ζ induit un allongement des axes et réduit le débourrement végétatif à partir de la seconde année de suivi (Morgan et al., 1985). A court terme, les analyses de l'occurrence du débourrement végétatif à l'échelle des UCs durant l'application des traitements devraient permettre de clarifier les effets respectifs de la quantité et de la qualité de la lumière sur l'occurrence du débourrement végétatif du manguier. Sur le long terme, l'expérimentation sur les jeunes manguiers permettra donc éventuellement de mettre en évidence des différences significatives entre les traitements même sur l'architecture globale de l'arbre.

Quels sont les effets de la taille ?

L'effet de la taille dans le chapitre II a été étudié à l'échelle de l'arbre grâce au facteur intensité de taille (la quantité de masse fraîche retirée par unité de volume dans la couronne) et à l'échelle

de l'axe grâce au facteur sévérité de taille (la profondeur de taille le long de l'axe). L'effet de l'intensité de la taille sur le débourrement végétatif et la mortalité des UCs mères et filles a été analysé localement sur les UCs taillées et à distance sur les UCs terminales non taillées des arbres LP et HP. Nous avons montré que l'intensité de taille a un effet positif local sur l'occurrence et l'intensité du débourrement végétatif et sur la mortalité des UCs taillées. L'effet distant de la taille, sur les UCs non taillées, est uniquement visible sur l'augmentation de l'occurrence du débourrement. Contrairement à nos hypothèses, l'intensité de taille n'a pas affecté la dynamique du débourrement végétatif comme c'est souvent observé dans les expérimentations, avec une synchronisation des dates du débourrement (Davenport, 2006 ; Persello et al., 2019). Cette absence d'effet significatif sur la dynamique peut être dû aux faibles taux de débourrement chez les arbres C et LP, ou à l'introduction de nouvelles variables importantes dans les modèles d'analyse statistique tel que la lumière. Malgré certaines différences dans les effets observés localement et à distance avec de précédentes études (Persello et al., 2019 ; Fumey et al., 2011), nos résultats confirment que globalement il existe une relation positive entre l'intensité de taille et la croissance végétative induite. L'induction du débourrement végétatif par la taille apparait comme une réponse bien partagée entre les espèces car la taille affecte le fonctionnement de l'arbre, par exemple au niveau des hormones et des nutriments. D'une part, la suppression des bourgeons terminaux enlève localement la dominance apicale exercée par les hormones et certains nutriments, permettant aux bourgeons axillaires sous-jacents de débourrer (Cline et Oh, 2006). D'autre part, la suppression de certains axes par la taille modifie le rapport source/puits au niveau des bourgeons (impliqué dans la régulation du débourrement) en réduisant le nombre de sites de croissance total de l'arbre, qui fonctionnent à la fois comme puits d'azote (N) et comme sources et puits de carbone (C) (Médiène et al., 2002). Les conséquences de ces modifications sur la structure de l'arbre sont l'induction localement et à distance du débourrement et la mise en place de nouveaux axes végétatifs pour restaurer le rapport initial entre la partie aérienne et racinaire (Rom et Ferree, 1985 ; Neri et al., 1992 ; Tworkoski 2000) afin d'équilibrer l'acquisition de C et N (Brouwer, 1983). De plus, nos résultats ont permis de montrer qu'une taille intense dans la couronne du manguier augmente significativement la quantité de lumière à l'intérieur, ce qui favorise également le débourrement végétatif.

L'intensité de la taille affecte fortement les relations existantes entre la lumière ou le diamètre et les réponses de l'occurrence du débourrement végétatif et de la mortalité à l'échelle des UCs. Cet effet suggère que la réponse à la lumière et au diamètre à l'échelle de l'UC est affectée par le déséquilibre global appliqué à l'échelle de l'arbre. De cette manière, les UCs sur un arbre taillé plus intensément ont une probabilité de débourrement (UCs taillées et non taillées) ou une probabilité de mortalité (UCs taillées) supérieures pour un diamètre ou un environnement lumineux donné. Une plus grande intensité de taille induit même des débourrements dans des environnements où la lumière est limitante pour le débourrement dans des arbres non taillés (Chapitre II - arbres HP Figure. 2A), ce qui suggère que la taille induit des changements dont l'effet sur le débourrement domine celui d'un faible ζ et/ou faible *TrPPFD*.

La sévérité de la taille est étroitement corrélée au diamètre au point de coupe. Contrairement à nos hypothèses, la sévérité de la taille n'affecte pas le débourrement végétatif dans notre étude.

L'effet positif de la sévérité de la taille sur le débourrement végétatif observé par Persello et al. (2019) était probablement dû à l'absence d'un facteur très significatif tel que l'environnement lumineux dans les modèles. Nos résultats mettent cependant en évidence que la sévérité de taille affecte significativement la relation entre le diamètre et la mortalité des UCs taillées (Chapitre II - Figure 4B). Pour un même diamètre, une taille sévère, plus profonde le long de l'axe, augmente la probabilité de mortalité de l'UC. La croissance rythmique du manguier conduit à l'apparition successive des UCs et à la formation d'un gradient d'âge le long de l'axe (voir chapitre III) avec les UCs plus jeunes situées en position terminale. Les effets de la sévérité de taille sur l'occurrence de la mortalité pourraient être liés à l'augmentation des risques de cavités et d'infections par des agents pathogènes avec le diamètre au point de coupe et au fait que des tissus jeunes contenant des cellules actives du parenchyme ont de meilleures chances de supporter cette blessure que des tissus âgés (Dujesjefken et Stobbe, 2002).

Quels sont les limites de cette étude ?

Les expérimentations en 2020 et 2021 permettent de mieux comprendre les effets de l'architecture, de l'environnement lumineux et de la taille sur le débourrement et la mortalité des UCs chez le manguier. Cependant, toute l'étude est restreinte à la variété 'Cogshall' et les réponses varient entre cultivars. De plus, la variabilité des réponses à la lumière observées entre les arbres est importante, ce qui souligne que des facteurs endogènes interviennent également pour réguler le débourrement végétatif et reproducteur chez le manguier. La forte charge en fruit de la récolte 2020-2021 semble notamment avoir impacté négativement la croissance végétative de l'expérimentation de 2021 en raison de l'effort de reproduction qui diminue les réserves de l'arbre nécessaires pour la croissance végétative suivante (Costes et al., 2000; Capelli et al., 2016 ; Capelli et al., 2021).

C. Quels sont les facteurs qui affectent la chute des feuilles chez le manguier ?

Les facteurs environnementaux ont un effet mineur sur la chute des feuilles chez le manguier

Nous avons montré que le manguier Cogshall présente une chute des feuilles irrégulière, avec une variabilité importante entre les mois de l'année (chapitre III). La chute des feuilles a eu lieu principalement d'octobre à mai. A la Réunion, la saison chaude et pluvieuse se situe de janvier à avril-mai, suivie d'une période sèche qui se termine entre les mois d'octobre et de décembre. Dans notre étude, le pic principal de chute des feuilles a été observé sur les mois de novembre et de décembre. Le fait que les mois de chute de feuilles élevée couvrent deux périodes au climat bien différent suggère que le climat (précipitations et température) joue un rôle peu important dans la chute des feuilles, et que ce sont plutôt des facteurs propres à l'arbre qui affectent ces chutes. De même, contrairement à nos hypothèses préliminaires, la lumière a joué un rôle mineur dans la chute des feuilles. Chez les arbres, la chute des feuilles peut être affectée par de complexes interactions entre la physiologie des feuilles et leur environnement lumineux (Niinemets, 2016). Notre étude a montré que l'intensité de la chute des feuilles en décembre dépend de l'environnement lumineux uniquement pour les jeunes UCs. Dans un environnement peu lumineux (faible *TrPPFD*), la probabilité de chute des feuilles des jeunes UCs est trois fois supérieure à celle des UCs âgées. Dans une même gamme d'environnement lumineux, la probabilité de chute des feuilles des jeunes UCs décroit linéairement avec l'augmentation de la

quantité de lumière, tandis que celle des UCs âgées reste constante. Dans les environnements lumineux favorables, la probabilité d'intensité de chute de feuilles est indépendante de l'âge de l'UC. Une hypothèse serait que ce mécanisme est une stratégie pour maximiser l'efficacité de récolte de la lumière à l'échelle de la couronne en éliminant les jeunes feuilles à l'ombre.

Effet de facteurs architecturaux du manguier sur la chute des feuilles

Nous avons montré que ce sont des facteurs endogènes au manguier qui ont le plus affectés la dynamique de chute des feuilles au cours de l'année. En particulier, l'âge des feuilles (= âge des UCs) est le principal facteur qui affecte leur chute, confirmant ainsi d'autres travaux sur le manguier (Boudon et al., 2020a) et sur d'autres espèces à feuilles persistantes (Kitajima et al., 1997). Cet effet de l'âge pourrait être lié à l'état physiologique des cellules avec la détérioration du contenu cellulaire ou l'accumulation de métabolites spécifiques (Wingler et al., 2009). Une seconde hypothèse concerne l'âge et l'environnement lumineux des feuilles. Chez les espèces à feuilles persistantes, la croissance végétative devrait conduire à une diminution de l'environnement lumineux et de l'assimilation carbonée des feuilles les plus âgées, mais c'est faux pour le manguier (Niinemets, 2016). De plus, Urban et al. (2003) ont montré que la teneur en azote et la photosynthèse à un niveau de lumière fixe restent constantes pour des feuilles âgées de 2 à 20 mois chez le manguier. Ceci suggère que l'effet de l'âge des feuilles sur leur chute n'est pas dû à une diminution de la capacité photosynthétique (au moins jusqu'à 2 ans) mais à un autre mécanisme. Une hypothèse à explorer est le rôle de l'éthylène dans l'abscission des feuilles chez le manguier. En effet, chez *Arabidopsis* il a été montré que la chute des feuilles est un phénomène dépendant de l'âge qui peut être induit par l'éthylène dans une fenêtre temporelle définie où le signal peut être perçu (Jing et al., 2002 ; Jing et al., 2005).

La longueur de l'UC a aussi un effet négatif marqué sur l'intensité de la chute des feuilles. La longueur d'une UC étant bien corrélée à son diamètre, elle est liée à la capacité de stockage en sucres de l'UC. Une hypothèse est que cette relation entre la longueur d'une UC et la chute de ses feuilles traduit des relations complexes qui peuvent exister entre l'approvisionnement en carbone d'un axe et la longévité de ses feuilles (Wingler et al., 2009).

La chute des feuilles semble fortement liée à la phénologie du manguier. Dans l'expérimentation, le pic principal de chute des feuilles est concomitant avec la croissance végétative qui a eu lieu principalement en décembre sur les arbres. La synchronisation entre l'émergence de nouvelles feuilles et la chute de feuilles âgées est connue chez de nombreuses espèces d'arbres à feuilles persistantes. Elle correspondrait à une redistribution de nutriments au profit de la croissance de nouveaux axes et de nouvelles feuilles (Nitta et Ohsawa, 1997). À l'échelle des UCs, l'intensité de la chute des feuilles était cependant plus élevée sur les UCs sans croissance végétative en position acropétale. Il est possible que les flux hormonaux basipétaux pendant l'extension des nouvelles UCs favorisent le maintien de feuilles sur les UCs précédentes afin de soutenir leur élongation, notamment pendant leur courte période d'hétérotrophie. Les cytokinines favorisent l'initiation des feuilles et inhibent leur sénescence (Wu et al., 2021) et pourraient être de bonnes candidates pour étudier cette hypothèse. Il pourrait également être intéressant de rechercher plus globalement une relation à l'échelle de l'arbre entier entre la croissance végétative et la chute des feuilles. Concernant le mécanisme sous-jacent à

l'irrégularité de la chute des feuilles au cours de l'année, Urban et al. (2006) ont observé une tendance saisonnière dans la teneur en sucres des feuilles du manguier, avec les teneurs les plus élevées en novembre. Des résultats soutiennent un rôle de l'accumulation de sucres dans les feuilles dans l'initiation et/ou l'accélération de la sénescence avant leur chute (Stessman et al., 2002; Wingler et Roitsch, 2008). Cette hypothèse reste cependant à démontrer chez le manguier.

D. Le couplage de V-Mango avec un modèle d'interception de la lumière et l'implémentation des effets des facteurs caractérisés dans notre étude produisent ils des simulations réalistes ?

Dans le chapitre IV de la thèse nous avons décrit l'implémentation dans V-Mango d'un modèle d'interception de la lumière, Caribu, et des effets couplés de l'environnement lumineux, des traits spécifiques des UCs et de la taille sur le débourrement végétatif des UCs terminales du manguier.

La distribution de la lumière et le débourrement végétatif simulés sur la maquette 3D sont-ils réalistes ?

L'implémentation dans V-Mango des effets de traits spécifiques des UCs, de l'environnement lumineux des UCs et de la taille sur des processus de débourrement à l'échelle de l'UC a été validée sur des données indépendantes issues de la maquette 3D d'un arbre extérieur au dispositif du chapitre II. Le réalisme des simulations a été évalué à l'échelle des UCs de la maquette et à l'échelle globale de la couronne.

Dans l'expérimentation ayant servie à caractériser les effets de la taille dans le chapitre II. A, le facteur intensité de taille a été considéré comme un facteur qualitatif à deux modalités (faiblement taillé LP et intensément taillé HP). Dans le modèle V-Mango l'intensité de taille a été transformée en facteur continu grâce à l'arbre modérément taillé (MP) inclue dans l'analyse des données du chapitre IV, pour permettre de simuler plus précisément la réponse des arbres en fonction de l'intensité de taille appliquée. Nous avons montré que la taille virtuelle dans V-Mango simule de manière très réaliste la relation entre le nombre de coupes réalisées sur un arbre et l'intensité de taille appliquée grâce à la relation linéaire très significative entre les données expérimentales et simulées (Chapitre IV, Figure 6). De plus, l'implémentation du modèle Caribu dans V-Mango a permis de reproduire la distribution de la lumière dans la couronne du manguier mise en évidence dans le chapitre I. La simulation d'une taille virtuelle intense sur la maquette permet de retrouver une augmentation importante de la quantité de lumière à l'intérieur de la couronne mise en évidence avec les données réelles. D'autre part, nos résultats à l'échelle des UCs montrent que le modèle simule bien le débourrement sur la maquette et respecte fidèlement sa spatialisation, avec une probabilité de débourrement qui diminue entre l'extérieur et l'intérieur de la couronne et qui augmente avec l'intensité de taille (chapitre IV, Figure 11). Notre travail a donc permis d'améliorer le réalisme des simulations du débourrement végétatif dans V-Mango, au regard de la version précédente où le débourrement des UCs taillées et non taillées avait lieu aussi bien à l'extérieur qu'à l'intérieur de la couronne (Persello et al., 2019). Puisque la croissance végétative est mieux simulée, des conséquences bénéfiques directes doivent se répercuter sur le nombre de points potentiels de floraison et la

production simulées devrait être plus réaliste. Toutefois, le débourrement et la surface foliaire produite restent surestimés sur les arbres HP (Fig. 12C et 13B), probablement car la mortalité des UCs mères et des UCs filles n'est pas encore implémentée dans V-Mango. En effet, les arbres intensément taillés sont ceux qui débourrent le plus (donc plus de surface foliaire produite), et ce sont aussi ceux sur lesquels il y a le plus de mortalité des UCs mères et filles (qui vient limiter la surface foliaire produite).

A l'échelle de l'arbre, une méthode de validation globale du suivi hebdomadaire de la fermeture du couvert à l'aide de photos hémisphériques valide le réalisme des simulations de l'intensité du débourrement et de sa dynamique. De même, les comparaisons entre les estimations par des photos aériennes prises par drone de l'évolution du volume des arbres lors de la croissance végétative suivant la taille et le volume estimé sur les maquettes simulées dans V-Mango ont permis de vérifier la capacité du modèle à simuler l'augmentation du volume total de la couronne en fonction de l'intensité de taille appliquée. Le type d'approche que nous avons utilisé, combinant l'imagerie aérienne et la reconstruction 3D de l'enveloppe des arbres, est une méthode récente qui se diffuse actuellement largement pour estimer des variables architecturales dans les vergers et quantifier les effets de la taille, par exemple chez la vigne (Garcia-Fernandez et al., 2021) ou l'olivier (Jiménez-Brenes et al., 2017). Contrairement aux méthodes classiques nécessitant des mesures manuelles fastidieuses pour estimer un volume cubique des arbres très approximatif, cette nouvelle approche offre une estimation bien plus performante de la forme et du volume réels de la couronne de l'arbre à grande échelle et permet d'envisager des recherches approfondies sur la distribution de la nouvelle croissance produite suite à la taille.

Quelles améliorations et perspectives sont attendues à court terme ?

Prochainement, l'implémentation dans V-Mango du processus de mortalité des UCs mères, de la mortalité des UCs filles et de la chute des feuilles devrait améliorer la simulation de la distribution du feuillage. La meilleure simulation de la distribution du feuillage dans les maquettes 3D permettra une meilleure simulation de l'environnement lumineux des feuilles et donc de la photosynthèse, avec des conséquences positives sur la simulation de l'assimilation carbonée et de la croissance et de l'élaboration de la qualité des mangues. Le bilan carboné joue en effet un rôle important dans la croissance et le développement de la qualité des fruits (Fischer et al., 2012) et le rapport source/puits peut être caractérisé par le rapport entre le nombre de feuilles et le nombre de fruits sur une branche fruitière. L'importance de ce rapport sur la croissance des fruits a été rapportée pour plusieurs espèces fruitières dont le manguier (Chacko et al., 1982 ; Simmons et al., 1998 ; Léchaudel et al., 2002 ; Grechi et Normand, 2019), et constitue un paramètre important pour la modélisation de la croissance de la mangue (Léchaudel et al., 2005). L'intégration des effets de la lumière sur le débourrement reproducteur (chapitre II. A) permettra également d'améliorer l'estimation des points de floraison et la production dans V-Mango.

E. Quelles sont les contributions du travail de thèse à la connaissance sur le manguier et au développement de V-Mango ?

Le travail réalisé au cours de ma thèse a contribué au développement d'un modèle d'appui à la conception d'itinéraires techniques de production de mangues plus durables par deux aspects : l'acquisition de nouvelles connaissances originales dans des domaines spécialisés de recherche (photomorphogénèse, fonctionnement des arbres fruitiers) et l'intégration de ces connaissances dans le modèle structure fonction V-Mango.
Parmi les nouvelles connaissances produites au cours de ce travail on retrouve : (i) la distribution du rayonnement lumineux à l'intérieur de la couronne d'un manguier ; (ii) la caractérisation de la réaction végétative du manguier à la taille et à la lumière, en termes d'apparition de nouvelles UCs et de mortalité des UCs existantes ou apparues suite à la taille ; (iii) la dissociation au champs des effets de la quantité et de la qualité de la lumière chez le manguier grâce à l'utilisation de filtres colorés ; et enfin (iv) la caractérisation de la dynamique de la chute des feuilles chez le manguier et des facteurs qui l'affectent.

L'acquisition de ces connaissances a nécessité le développement de nouvelles méthodologies adaptées à nos questions de recherche, comme par exemple le couplage des photos hémisphériques du CID 110 et du package Hemiphot() pour pouvoir simuler l'environnement lumineux des UCs sur différentes échelles de temps et adaptable à la condition de ciel. Ainsi, l'estimation précise de la quantité et de la qualité de la lumière dans les arbres a nécessité de développer un pipeline particulier d'analyse des images hémisphériques. La validation des estimations issues des images hémisphériques avec des mesures de spectroradiomètre garantit la précision de l'environnement lumineux estimé à l'échelle des UCs (*TrPPFD, ζ*). Cette méthodologie pourrait être étendue à d'autres variables MAR pour étudier d'autres réponses morphogénétiques. De plus, la méthode de calcul développée durant la thèse utilisant les données météo d'une station météorologique proche pour resimuler des conditions de ciel horaire réelles est un atout pour les recherches en plein champ. Tous ces outils sont des moyens efficaces pour générer rapidement une grande quantité de données nécessaires au développement du modèle d'aide à la décision. Plus particulièrement, pour les modèles dédiés aux arbres fruitiers et/ou systèmes agroforestiers complexes qui nécessitent de simuler le fonctionnement des arbres, leur environnement lumineux et potentiellement une pratique culturale telle que la taille. Une fois développés, ces modèles combinant la taille et la simulation de la lumière sur l'architecture de l'arbre sont une voie prometteuse pour développer et tester de nouveaux dispositif expérimentaux (Tang et al., 2019).

L'intégration dans le modèle V-Mango des nouvelles connaissances produites a permis de dépasser certaines limitations du modèle qui étaient visibles sur l'architecture simulée (architecture buissonnante). A l'issue de ce travail de thèse, le modèle V-Mango est maintenant plus opérationnel. Il sera notamment possible de l'utiliser pour explorer *in silico* la réponse végétative et reproductive du manguier à différentes stratégies de taille en vue de régulariser les rendements et de limiter les asynchronismes phénologiques (et donc de réduire les interactions avec les bioagresseurs), afin d'améliorer la durabilité de cette culture. Le modèle pourrait aussi être utilisé comme outil de discussion avec les agriculteurs sur les stratégies de taille, ou comme outil de formation à la taille.

Conclusion

Cette thèse avait pour objectif de caractériser les effets de l'architecture, de l'environnement lumineux et de la taille sur des processus de croissance et de mortalité à l'échelle des unités de croissance (UCs) du manguier, et d'intégrer ces effets dans le modèle structure fonction d'élaboration du rendement et de la qualité de la mangue V-Mango afin de dépasser certaines limitations du modèle. Nous faisions l'hypothèse que la lumière, en tant que source d'énergie et signal, a un rôle essentiel dans les processus de débourrement végétatif, de chute des feuilles et de mortalité des axes du manguier, et qu'intégrer ces effets dans V-Mango peut conduire à une amélioration significative des sorties du modèle. L'originalité de cette étude réside dans la mesure et l'estimation de la quantité et de la qualité de la lumière au sein de la couronne du manguier, et dans la caractérisation de réponses morphogénétiques au champ. Ce travail a permis de décrire les effets de facteurs architecturaux, de l'environnement lumineux à l'échelle de l'UC, ainsi que de la taille sur le débourrement végétatif et la mortalité des UCs. La dynamique de chute des feuilles au cours de l'année, ainsi que les facteurs qui l'affectent chez le manguier sont aussi présentés pour la première fois. Nos résultats nous ont permis d'avancer différentes hypothèses sur les mécanismes sous-jacents impliqués dans le contrôle du débourrement, de la mortalité des UCs et de la chute des feuilles. L'intégration d'une partie de ces résultats dans le modèle V-Mango couplé à un modèle d'interception de la lumière nous a permis de valider par des méthodologies originales (photo hémisphériques, images de drones) le réalisme des simulations sur une maquette 3D à l'échelle des UCs et à l'échelle globale de l'arbre. Notamment, la fermeture de la couronne des arbres par la croissance végétative induite par la taille a été suivie par des photos hémisphériques au centre des arbres et par l'estimation du volume de leur couronne à partir d'images de drone. L'ensemble des processus décrits dans ce travail sera prochainement intégré à V-Mango. Ce modèle permet d'explorer *in silico* la réponse végétative et reproductive du manguier à différentes stratégies de taille afin de sélectionner celle(s) qui correspond(ent) à des objectifs de durabilité fixés (conception de stratégies de taille assistée par modèle). C'est également un outil intéressant pour répondre à de nouvelles hypothèses de recherche, comme par exemple les effets de la lumière sur la reproduction chez le manguier.

Références bibliographiques

Ai, M., Yao, Y., Hu, Q., Wang, Y., Wang, W. (2020). An Automatic Tree Skeleton Extraction Approach Based on Multi-View Slicing Using Terrestrial LiDAR Scans Data. *Remote Sens.* 12(22), 1–19. Doi : 10.3390/rs12223824

Aikio, S., Taulavuori, K., Hurskainen, S., Taulavuori, E., Tuomi, J. (2019). Contributions of day length, temperature and individual variability on the rate and timing of leaf senescence in the common lilac *Syringa vulgaris*. *Tree Physiol*. 39(6), 961–970. Doi : 10.1093/treephys/tpz013

Alla, A.Q., Camarero, J.J., Palacio, S., Montserrat-Martí, G. (2013). Revisiting the fate of buds: size and position drive bud mortality and bursting in two coexisting Mediterranean *Quercus* species with contrasting leaf habit. *Trees.* 27**,** 1375–1386. Doi : 10.1007/s00468-013-0885-x

Amouroux, P., Normand, F., and Vincenot, D. (2009). Le raisonnement de la conduite du verger. In Guide de Production Intégrée de Mangues à La Réunion, (Cirad et chambre d'agriculture de la Réunion, Saint-Pierre: Vincenot.D et Normand F.), pp. 75–104.

Ballaré, C.L., Mazza, C.A., Austin, A.T., Pierik, R. (2012). Canopy light and plant health. *Plant Physiol.* 160(1), 145–155. Doi : 10.1104/pp.112.200733

Banerjee, R., Batschauer, A. (2005). Plant blue-light receptors. *Planta.* 220**,** 498–502. Doi : 10.1007/s00425-004-1418-z

Baraldi, R., Rossi, F., Facini, O., Fasolo, F., Rotondi, A., Magli, M., Nerozzi, F. (1994). Light environment, growth and morphogenesis in a peach tree canopy. *Physiol. Plant.* 91(2), 339–345. Doi : 10.1111/j.1399-3054.1994.tb00442.x

Barbier, F.F., Dun, E.A., Kerr, S.C., Chabikwa, T.G., Beveridge, C.A. (2019). An update on the signals controlling shoot branching. *Trends Plant Sci*. 24(3), 220–236. Doi: 10.1016/j.tplants.2018.12.001

Barnes, C., Tibbitts, T., Sager, J., Deitzer, G., Bubenheim, D., Koerner, G., Bugbee, B. (1993). Accuracy of Quantum Sensors Measuring Yield Photon Flux and Photosynthetic Photon Flux. *HortScience*. 28(12), 1197–1200. PMID: 11537894

Barthelemy D., Edelin C., Hallé F. (1989). Architectural concepts for tropical trees. In : Tropical Forests:Botanical dynamics, speciation and diversity, L.B. Holm-Nielsen and H. Baslev (Eds.), Academic Press, London, 89-100.

Barthélémy, D., and Caraglio, Y. (2007). Plant architecture : A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann. Bot*. 99(3), 375–407. Doi : 10.1093/aob/mcl260

Barthélémy, D., Caraglio, Y., Costes, E. (1997). Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. In:Bouchon J, Reffye de P, Barthelemy D (eds) Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux, INRA éditions, Paris, pp 89–136

Bartlett, G.A., Remphrey, W.R. (1998). The effect of reduced quantities of photosynthetically active radiation on Fraxinus pennsylvanica growth and architecture. *Can. J. Bot.* 76, 1359–1365. Doi : 10.1139/b98-126

Bompard, J.M. (2009). Taxonomy and Systematics. In : Litz RE, ed. The Mango: Botany, Production and Uses, 2 nd edition. Wallingford, UK: CABI, 19-41.

Boudon, F., Persello, S., Grechi, I., Marquier, A., Soria, C., Fournier, C., Léchaudel, M., and Normand, F. (2020a). Assessing the role of ageing and light availability in leaf mortality in the mango tree. Acta Hortic. 1281, 601–608. Doi : 10.17660/ActaHortic.2020.1281.79

Boudon, F., Persello, S., Jestin, A., Briand, A.-S., Grechi, I., Fernique, P., Guédon, Y., Léchaudel, M., Lauri, P.-É., and Normand, F. (2020b). V-Mango : a functional–structural model of mango tree growth, development and fruit production. *Ann. Bot*. 126(4), 745–763. Doi : 10.1093/aob/mcaa089

Boudon, F., Pradal, C., Cokelaer, T., Prusinkiewicz, P., and Godin, C. (2012). L-Py: An L-System Simulation Framework for Modeling Plant Architecture Development Based on a Dynamic Language. *Front. Plant Sci*. 3. Doi : 10.3389/fpls.2012.00076

Bovy, B., McBain, G.D., Gailleton, B., Lange, R. (2021). benbovy/xarray-sim- lab: 0.5.0 (version 0.5.0). Zenodo. Doi:10.5281/zenodo.4469813

Brelsford, C.C., Nybakken, L., Kotilainen, T.K., Robson, T.M. (2019). The influence of spectral composition on spring and autumn phenology in trees**.** *Tree Physiol*. 39(6), 925–950. Doi : 10.1093/treephys/tpz026

Brelsford, C.C., Robson, T.M. (2018). Blue light advances bud burst in branches of three deciduous tree species under short-day conditions**.** *Trees*. 32(4), 1157–1164. Doi : 10.1007/s00468-018-1684-1

Brouwer, R. (1983). Functional equilibrium: sense or nonsense? *Neth. J. Agric. Sci*. 31(4), 335–348. Doi : 10.18174/njas.v31i4.16938

Calders, K., Adams, J., Armston, J., Bartholomeus, H., Bauwens, S., Bentley, L.P., Chave, J., Danson, F.M., Demol, M., Disney, M., Gaulton, R., Krishna, S.M., Moorthy, Levick, S.R., Saarinen, N., Schaaf, C., Stovall, A., Terryn, L., Wilkes, P., Verbeeck H. (2020). Terrestrial laser scanning in forest ecology: Expanding the horizon. *Remote Sens. Environ*. 251(112102), 1–17. Doi : 10.1016/j.rse.2020.112102

Cannell, M.G.R. (1971). Production and distribution of dry matter in trees of *Coffea arabica* L. in Kenya as affected by seasonal climatic differences and the presence of fruit. *Ann. Appl. Biol*. 67, 99–120. Doi : 10.1111/j.1744-7348.1971.tb02910.x

Capelli, M., Lauri, P.-É., and Normand, F. (2016). Deciphering the costs of reproduction in mango–vegetative growth matters. *Front. Plant Sci*., 7(1531), 1–16. Doi : 10.3389/fpls.2016.01531

Capelli, M., Lauri, P.-É., Léchaudel, M. Normand, F. (2021). Hormones and carbohydrates are both involved in the negative effects of reproduction on vegetative bud outgrowth in the mango tree: consequences for irregular bearing. *Tree Physiol*. 41(12) 2293–2307. Doi : 10.1093/treephys/tpab079

Capers, R.S., Chazdon, R.L. (2004). Rapid assessment of understory light availability in a wet tropical forest. *Agric. For. Meteorol*. 123(3–4), 177–185. Doi : 10.1016/j.agrformet.2003.12.009

Casal, J.J. (2013). Canopy light signals and crop yield in sickness and in health. *ISRN Agronomy*. 1–16. Doi : 10.1155/2013/650439

Casella, E., and Sinoquet, H. (2003). A method for describing the canopy architecture of coppice poplar with allometric relationships. *Tree Physiol*. 23(17), 1153–1170. Doi : 10.1093/treephys/23.17.1153

Chacko, E.K., Reddy, Y.T.N., and Ananthanarayanan, T.V. (1982). Studies on the relationship between leaf number and area and fruit development in mango (*Mangifera indica* L.). *J. Hortic. Sci*. 57(4), 483–492. Doi : 10. 1080/00221589.1982.11515082

Champagnat, P. (1989). Rest and activity in vegetative buds of trees. *Ann. Sci. For*. 46, 9–26. Doi : 10.1051/forest:19890501

Chelle, M., and Andrieu, B. (1998). The nested radiosity model for the distribution of light within plant canopies, *Ecol. Modell*. 111(1) 75–91. Doi : 10.1016/S0304-3800(98)00100-8.

Chelle, M., Andrieu, B. & Bouatouch, K. (1998). Nested radiosity for plant canopies. *The Visual Computer*. 14, 109–125. Doi : 10.1007/s003710050127

Chelle, M., Evers, J.B., Combes, D., Varlet-Grancher, C., Vos, J., Andrieu, B. (2007). Simulation of the three-dimensional distribution of the red:far-red ratio within crop canopies. *New Phytol*. 176(1), 223–234. Doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02161.x

Chelle, M., Hanan, J.S., Autret, H. (2004). Lighting virtual crops: the CARIBU solution for open L-systems. In Godin C, Hanan JS, Kurth W, Lacointe A, Takenaka A, Prusinkiewicz P, DeJong T, Beveridge C and Andrieu B, eds. 4th International Workshop on Functional-Structural Plant Models. Montpellier, France: UMR AMAP, 194.

Chiang, C., Olsen, J.E., Basler, D., Bånkestad, D., Hoch, G. (2019). Latitude and weather influences on sun light quality and the relationship to tree growth. *Forests*. 10, 610–622. Doi : 10.3390/f10080610

Christie, J.M., and Murphy, A.S. (2013). Shoot phototropism in higher plants: New light through old concepts. *Am. J. Bot*. 100(1), 35–46. Doi : 10.3732/ajb.1200340

Cieslak M., Lemieux, C., Hanan, J., Prusinkiewicz ,P. (2008). Quasi-Monte Carlo simulation of the light environment of plants. *Func. Plant Biol*. 35(10), 837–849. Doi : 10.1071/FP08082

Cline, M. G. (1997). Concepts and terminology of apical dominance. *Am. J. Bot*. 84(8), 1064–1069. Doi : 10.2307/2446149

Cline, M.G., and Oh, C. (2006). A Reappraisal of the Role of Abscisic Acid and Its Interaction with Auxin in Apical Dominance. *Ann. Bot.* 98(4), 891–897. Doi : 10.1093/aob/mcl173

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 Physiol*. 25(12), 1545–1552. Doi : 10.1093/treephys/25.12.1545

Combes, D., Escobar-Gutiérrez, A.J. (2009). Morphogenetically Active Radiation within tree canopies: estimations from PAR and solar broadband irradiance measurements, in: 2009 Third International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA), IEEE, Beijing, China, 72–78. Doi: 10.1109/PMA.2009.65

Corot, A., Roman H., Douillet, O., Autret, H., Perez-Garcia, M.-D., Citerne, S., Bertheloot, J., Sakr, S., Leduc, N., Demotes-Mainard, S. (2017). Cytokinins and abscisic acid act antagonistically in the regulation of the bud outgrowth pattern by light intensity. *Front. Plant.* Sci. 8, 1–16. Doi : 10.3389/fpls.2017.01724

Costes, E., Fournier, F., Salles, J.C. (2000). Changes in primary and secondary growth as influenced by crop load in 'Fantasme' apricot trees. *J. Hortic. Sci. Biotechnol*. 75(5), 510–519. Doi: 10.1080/14620316.2000.11511277.

Costes, E., Lauri, P.E., Regnard, J.L. (2006). Analyzing fruit tree architecture: implications for tree management and fruit production. *Horticultural Reviews.* 32, 1–61.

Costes, E., Sinoquet, H., Kelner, J.J., Godin, C. (2003) Exploring within-tree architectural development of two apple tree cultivars over 6 years. *Ann. Bot*. 91(1), 91–104. Doi: 10.1093/aob/mcg010

Costigan, S.E., Warnasooriya, S.N., Humphries, B.A., Montgomery, B.L. (2011). Root-localized phytochrome chromophore synthesis is required for photoregulation of root elongation and impacts root sensitivity to jasmonic acid in Arabidopsis. *Plant Physiol.* 157(3), 1138–1150. Doi : 10.1104/pp.111.184689

Courangou, J. (1983). Facteurs variétaux de l'alternance des arbres fruitiers. Résultats de quinze années de recherches chez le prunier domestique. *Fruits.* 38(10), 705–728.

Crane, J. (2008). Mangifera indica. In The Encyclopedia of Fruit & Nuts, (Janick, J., Paull, R.E.), pp. 15–20.

Dambreville, A., Lauri, P.-E., Normand, F., Guédon, Y. (2015). Analysing growth and development of plants jointly using developmental growth stages. *Ann. Bot.* 115(1), 93–105. Doi : 10.1093/aob/mcu227

Dambreville, A., Lauri, P.-É., Trottier, C., Guédon, Y. and Normand, F. (2013a). Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. *J. Exp. Bot*. 64(8), 2467–80. Doi : 10.1093/jxb/ert105

Dambreville, A., Normand, F., and Lauri, P.-É. (2013b). Plant growth coordination in natura: A unique temperature controlled law among vegetative and reproductive organs in mango. *Funct. Plant Biol*. 40(3), 280–91. Doi : 10.1071/FP12243

Dassot, M., Constant, T., & Fournier, M. (2011). The use of terrestrial LiDAR technology in forest science: application fields, benefits and challenges. *Ann. For. Sci.* 68(5)**,** 959–974. Doi : 10.1007/s13595-011-0102-2

Dauzat, J., Rapidel, B., Berger, A. (2001). Simulation of leaf transpiration and sap flow in virtual plants: model description and application to a coffee plantation in Costa Rica. *Agric. For. Meteorol*. 109(2), 143–160. Doi : 10.1016/S0168-1923(01)00236-2

Davenport, T. L., (2009). Reproductive physiology. In: The mango, Botany, Production and Uses, 2nd Edition, R. E. Litz (Ed.), CAB International, Wallingford, UK, pp. 97–169.

Davenport, T.L. (2000). Processes influencing floral initiation and bloom: the role of phytohormones in a conceptual flowering model. *HortTechnology* 10(4), 733–739. Doi : 10.21273/HORTTECH.10.4.733

Davenport, T.L. (2006). Pruning strategies to maximize tropical mango production from the time of planting to restoration of old orchards. *HortScience*. 41(3), 544–548. Doi : 10.21273/HORTSCI.41.3.544

DeJong, T.M., Da Silva, D., Vos, J., Escobar-Gutiérrez, A.J. (2011). Using functional–structural plant models to study, understand and integrate plant development and ecophysiology, *Ann. Bot.* 108(6), 987–989, Doi : 10.1093/aob/mcr257

Demotes-Mainard, S., Péron, T., Corot, A., Bertheloot, J., Le Gourrierec, J., Pelleschi-Travier, S., Crespel, L., Morel, P., Huché-Thélier, L., Boumaza, R., Vian, A., Guérin, V., Leduc, N., Sakr, S. (2016). Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. Environ. Exp. Bot. 121, 4–21. Doi : 10.1016/j.envexpbot.2015.05.010

Dengel, S., Grace, J., MacArthur, A. (2015). Transmissivity of solar radiation within a Picea sitchensis stand under various sky conditions. *Biogeosciences.* 12(14), 4195–4207. Doi : 10.5194/bg-12-4195-2015

Dorey, E., Cambournac, T., Michels, T., Rothe, M., Tixier, P. (2018). Designing new management sequences for pineapple production using the SIMPIÑA model. *Agricultural Systems*. 159, 50–56. Doi : 10.1016/j.agsy.2017.10.006

Dujesiefken, D., Stobbe, H. (2002). The Hamburg tree pruning system–A framework for pruning of individual trees. *Urban For. Urban Green*. 1(2), 75–82. Doi : 10.1078/1618-8667-00008

Durand, M., Murchie, E.H., Lindfors, A.V., Urban, U., Aphalo, P.J., Robson, T.M. (2021). Diffuse solar radiation and canopy photosynthesis in a changing environment. *Agric. For. Meteorol*. 311(108684), 1–13. Doi: 10.1016/j.agrformet.2021.108684

Edelin, C. (1977). Images de l'architecture des Conifères. Th. Doct. 3 Cycle, Biol. vég. Université Montpellier II. 255 p.

Eloy, C., Fournier, M., Lacointe, A. and Moulia, B. (2017). Wind loads and competition for light sculpt trees into self-similar structures. *Nat. Commun.* 8(1014), 1–12. Doi : 10.1038/s41467-017-00995-6

Emmel, C., D'Odorico, P., Revill, A., et al. (2020). Canopy photosynthesis of six major arable crops is enhanced under diffuse light due to canopy architecture. *Glob. Change. Biol*. 26, 5164– 5177. Doi : 10.1111/gcb.15226

Erez, A., Samish, R.M. and Lavee, S. (1966). The Role of Light in Leaf and Flower Bud Break of the Peach (Prunus persica). Physiologia Plantarum, 19, 650–659. Doi : 10.1111/j.1399-3054.1966.tb07049.x

Escobar-Gutiérrez, A.J., Combes, D., Rakocevic, M., de Berranger, C., Eprinchard-Ciesla, A., Sinoquet, H., Varlet-Grancher, C. (2009). Functional relationships to estimate Morphogenetically Active Radiation (MAR) from PAR and solar broadband irradiance measurements: The case of a sorghum crop. *Agric. For. Meteorol*. 149(8), 1244–1253. Doi : 10.1016/j.agrformet.2009.02.011

Evers, J.B., van der Krol, A.R., Vos, J., Struik, P.C. (2011) Understanding shoot branching by modelling form and function, *Trends Plant Sci.* 16(9), 464-467. Doi : 10.1016/j.tplants.2011.05.004

Evers, J.B., Vos, J., Andrieu, B., Struik, P.C. (2006). Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red : far-red ratio. *Ann Bot*. 97(4), 649–658. Doi : 10.1093/aob/mcl020

Evers, J.B., Vos, J., Fournier, C., Andrieu, B., Chelle, M., Struik, P.C. (2005). Towards a generic architectural model of tillering in Gramineae, as exemplified by spring wheat (Triticum aestivum). *New Phytol*. 166(3), 801–12. Doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01337.x

FAO. (2020). *World Food and Agriculture - Statistical Yearbook 2020*. Rome. Doi : 10.4060/cb1329en
Figiel-Kroczyńska, M., Ochmian, I., Lachowicz, S., Krupa-Małkiewicz, M., Wróbel, J., Gamrat, R. (2021). Actinidia (Mini Kiwi) Fruit Quality in Relation to Summer Cutting. *Agronomy*. *11*(964), 1–15. Doi : 10.3390/agronomy11050964

Fischer, G., Almanza-Merchan, P.J., and Ramirez, P. (2012). Source-sink relationships in fruit species: a review. *Rev. Colomb. Cienc. Hortic*. 6(2), 238–253. Doi : 10.17584/rcch.2012v6i2.1980

Franklin, K,A,**.** (2008). Shade avoidance. *New Phytologist.* 179(4), 930–944. Doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02507.x

Franklin, K.A., Quail, P.H. (2010). Phytochrome functions in Arabidopsis development. *J. Exp. Bot.* 61(1), 11–24. Doi : 10.1093/jxb/erp304

Fumey, D., Lauri, P.É., Guédon, Y., Godin, C., Costes, E. (2011). How young trees cope with removal of whole or parts of shoots: an analysis of local and distant responses to pruning in 1-year-old apple (Malus xdomestica; Rosaceae) trees. *Am. J. Bot*. 98(11), 1737–51. Doi : 10.3732/ajb.1000231

García-Fernández, Marta., Sanz-Ablanedo, E., Pereira-Obaya, D., Rodríguez-Pérez. J.R. (2021). Vineyard Pruning Weight Prediction Using 3D Point Clouds Generated from UAV Imagery and Structure from Motion Photogrammetry. *Agronomy*. 11(12), 1–13. Doi : 10.3390/agronomy11122489

Génard, M., Dauzat, J., Franck, N., Lescourret, F., Moitrier, N., Vaast, P., Vercambre, G. (2008). Carbon allocation in fruit trees: from theory to modelling. *Trees.* 22, 269–282. Doi : 10.1007/s00468-007-0176-5

Gerhard, B-S., de Visser, P.H.B., Henke, M., Sarlikioti, V., van der Hejden, G.W.A.M., Marcelis, L.F.M. Vos, J. (2011). Towards a functional–structural plant model of cut-rose : simulation of light environment, light absorption, photosynthesis and interference with the plant structure. Ann. Bot. 108(6), 1121–1134. Doi : 10.1093/aob/mcr190

Girault, T., Bergougnoux, V., Combes, D., Viemont, J.D., Leduc, N. (2008). Light controls shoot meristem organogenic activity and leaf primordia growth during bud burst in Rosa sp. *Plant Cell Environ.* 31(11), 34–44. Doi : 10.1111/j.1365-3040.2008.01856.x

Godin, C., and Caraglio, Y. (1998). A multiscale model of plant topological structures. *J. Theor. Biol.* 191(1), 1–46. Doi : 10.1006/jtbi.1997.0561

Godin, C., and Sinoquet, H. (2005). Functional–structural plant modelling. *New Phytol.* 166, 705–708. Doi : 10.1111/j.1469-8137.2005.01445.x

Godin, C., Costes, E., and Sinoquet. H. (1999). A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Ann. Bot*. 84(3), 343–357. Doi : 10.1006/anbo.1999.0923

Goguey T. (1995). Approche architecturale des mécanismes de la croissance aérienne et de la floraison du manguier. PhD thesis, Université Montpellier II, Montpellier, France

Goldschmidt, E.E. (1999). Carbohydrate supply as a critical factor for citrus fruit development and productivity. *HortScience*. 34(6), 1020–1024. Doi : 10.21273/HORTSCI.34.6.1020

González, C.V., Fanzone, M.L., Cortés, L.E., Bottini, R., Lijavetzky, C.D., Ballaré, C.L., Boccalandro, H.E. (2015). Fruit-localized photoreceptors increase phenolic compounds in berry skins of field-grown Vitis vinifera L. cv. Malbec. *Phytochemistry*. 110, 46–57. Doi : 10.1016/j.phytochem.2014.11.018

Grant, R.H. (1997). Partitioning of biologically active radiation in plant canopies. *Int. J. Biometeorol*. 40, 26–40. Doi : 10.1007/BF02439408

Grechi I., Persello S., Boudon F., Normand F. (2021). Wenatchee : ISHS, 1 p international Symposium on Integrating Canopy, Rootstock and Environmental Physiology in Orchard Systems. 12, 2021-07-26/2021-07-30, Wenatchee (Etats-Unis).

Grechi, I., and Normand, F. (2019). Effect of source-sink relationships from the branch to the tree scale on mango fruit size and quality at harvest. *Acta Hortic*. 1244(15), 93–100. Doi : 10.17660/ActaHortic.2019.1244.15

Grechi, I., Sauge, M.-H., Sauphanor, B., Hilgert, N., Senoussi, R. and Lescourret, F. (2008). How does winter pruning affect peach tree–*Myzus persicae* interactions?. *Entomol. Exp. Appl*. 128, 369–379. Doi : 10.1111/j.1570-7458.2008.00720.x

Greer, D.H., Wünsche, J.N., Halligan, E.A. (2002). Influence of postharvest temperatures on leaf gas exchange, carbohydrate reserves and allocations, subsequent budbreak, and fruit yield of 'Braeburn' apple (Malus domestica) trees. *N. Z. J. Crop Hortic. Sci.* 30, 175–185. Doi : 10.1080/01140671.2002.9514213

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

Hallé, F., Oldeman, R.A.A., Tomlinson, P.B. (1978). Tropical trees and forests: an architectural analysis. Berlin: Springer Verlag.

Hemmerling, R., Kniemeyer, O., Lanwert, D., Kurth, W., and Buck-Sorlin, G. (2008). The rule-based language XL and the modelling environment GroIMP illustrated with simulated tree competition. *Funct. Plant Biol*. 35(10), 739–750. Doi : 10.1071/FP08052

Henke, M., Buck-Sorlin, G.G. (2017). Using a Full Spectral Raytracer for Calculating Light Microclimate in Functional-Structural Plant Modelling. *Computing and Informatics*. 36(6), 1492–1522. Doi : 10.4149/cai_2017_6_1492

Henriksson, J. (2001). Differential shading of branches or whole trees: survival, growth, and reproduction. *Oecologia*, 126, 482–486. Doi: 10.1007/s004420000547

Hertel, C., Leuchner, M., Menzel, A. (2011). Vertical variability of spectral ratios in a mature mixed forest stand. *Agric. For. Meteorol.* 151(8), 1096–1105. Doi : 10.1016/j.agrformet.2011.03.013

Hill, A.F. (1952). Economic Botany. edn 2 Mc Graw-Hill & Kogakusha.

Holdsworth, M. (1963). Intermittent growth of the mango tree. *J. West Afr. Sci. Ass*. 7(2), 163–171.

Holmes, M.G., Smith, H. (1977). The Function of phytochrome in the natural Environment—I. Characterization of daylight for studies in photomorphogenesis and photoperiodism. *Photoch. Photobiol.* 25, 533–538. Doi : 10.1111/j.1751-1097.1977.tb09124.x<

Holmes, M.G., Smith, H. (1977). The Function of phytochrome in the natural Environment—I. Characterization of daylight for studies in photomorphogenesis and photoperiodism. *Photoch. Photobiol*. 25, 533–538. Doi : 10.1111/j.1751-1097.1977.tb09124.x

Issarakraisila, M., Considine, J. A., and Turner, D. W. (1991). Pattern of vegetative and reproductive growth of mango trees in a warm temperate region of Western Australia. *Acta Hortic*. 291, 188–97. Doi : 10.17660/ActaHortic.1991.291.21

Issarakraisila, M., Considine, J. A., and Turner, D. W. (1997). Vegetative and reproductive growth aspects of mango growing in a Mediterranean climate in Western Australia. *Acta Hortic*. 455, 56–63. Doi : 10.17660/ActaHortic.1997.455.8

Jackson, S.D. (2009). Plant responses to photoperiod. *New Phytol*. 181(3), 517–531. Doi : 10.1111/j.1469-8137.2008.02681.x

Jiménez-Brenes, F.M., López-Granados, F., de Castro, A.I. *et al.* (2017). Quantifying pruning impacts on olive tree architecture and annual canopy growth by using UAV-based 3D modelling. *Plant Methods.* 13(55). Doi : 10.1186/s13007-017-0205-3

Jing, H.C., Schippers, J.H., Hille, J., Dijkwel, P.P. (2005). Ethylene-induced leaf senescence depends on age-related changes and OLD genes in Arabidopsis. *J. Exp. Bot*. 56(421), 2915–23. Doi: 10.1093/jxb/eri287

Jing, H.C., Sturre, M.J., Hille, J., Dijkwel, P.P. (2002). Arabidopsis onset of leaf death mutants identify a regulatory pathway controlling leaf senescence. *Plant J.* 32(1), 51–63. Doi : 10.1046/j.1365-313x.2002.01400.x

John, R.E. (2013). Improving Photosynthesis. *Plant Physiol.* 162(4), 1780–1793. Doi : 10.1104/pp.113.219006

Kagawa, T. (2003). The phototropin family as photoreceptors for blue light-induced chloroplast relocation. *J. Plant Res*. 116, 75–80. Doi : 10.1007/s10265-002-0072-4

Kami, C., Lorrain, S., Hornitschek, P., Fankhauser, C. (2010). Light-regulated plant growth and development. *Curr. Top. Dev. Biol*. 91, 29–66. Doi : 10.1016/S0070-2153(10)91002-8

Karwowski, R., and Prusinkiewicz, P. (2003). Design and Implementation of the L+C Modeling Language. *Electron. Notes Theor. Comput. Sci.* 86(2), 134–152. Doi : 10.1016/S1571-0661(04)80680-7

Kim, H-S., Palmroth, S., Therezien, M., Stenberg, P., Oren, R. (2011). Analysis of the sensitivity of absorbed light and incident light profile to various canopy architecture and stand conditions. *Tree Physiol*. 31(1), 30–47. Doi : 10.1093/treephys/tpq098

Kitajima, K., Mulkey, S., Wright, S. (1997). Decline of photosynthetic capacity with leaf age in relation to leaf longevities for five tropical canopy tree species. *Am. J. Bot*. 84(5), 702–708. Doi : 10.2307/2445906

Kotilainen, T., Aphalo, P.J., Brelsford, C.C., Böök, H., Devraj, S., Heikkilä, A., Hernández, R., Kylling, A., Lindflors, A.V., Robson, T.M. (2020). Patterns in the spectral composition of sunlight and biologically meaningful spectral photon ratios as affected by atmospheric factors. *Agric. For. Meteorol.* 291, 1–14. Doi : 10.1016/j.agrformet.2020.108041

Kurth, W. (1994). Morphological models of plant growth: Possibilities and ecological relevance. *Ecol. Model. 75–76*, 299–308.

Lauri, P.É., and Trottier, C. (2004). Patterns of size and fate relationships of contiguous organs in the apple (Malus domestica) crown. *New Phytol*. 163(3), 533–546. Doi : 10.1111/j.1469-8137.2004.01136.x

Lauri, P.É., Bourdel, G., Trottier, C., Cochard, H. (2008). Apple shoot architecture: evidence for strong variability of bud size and composition and hydraulics within a branching zone. *New Phytol*. 178(4), 798–807. Doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02416.x

Léchaudel, M., Génard, M., Lescourret, F., Urban, L., and Jannoyer, M. (2002). Leaf-to-fruit ratio affects water and dry-matter content of mango fruit. J. *Hortic. Sci. Biotechnol*. 77(6), 773–777. Doi : 10.1080/14620316. 2002.11511571

Léchaudel, M., Génard, M., Lescourret, F., Urban, L., Jannoyer, M. (2005). Modeling effects of weather and source-sink relationships on mango fruit growth. *Tree Physiol*. 25(5), 583–97. Doi : 10.1093/treephys/25.5.583

Léchaudel, M., Vercambre, G., Lescourret, F., Normand, F., and Genard, M. (2007). An analysis of elastic and plastic fruit growth of mango in response to various assimilate supplies. *Tree Physiol.* 27(2), 219–230. Doi : 10.1093/treephys/27.2.219

Leduc, N., Roman, H., Barbier, F., Péron, T., Huché-Thélier, L., Lothier, J., Demotes-Mainard, S., Sakr, S. (2014). Light signaling in bud outgrowth and branching in plants. *Plants.* 3(2), 223–250. Doi : 10.3390/plants3020223

Lee, D.W. (1987). The spectral distribution of radiation in two neotropical rainforests. *Biotropica* 19, 161–166. Doi : 10.2307/2388739

Lee, D.W., Downum, K.R. (1991). The spectral distribution of biologically active solar radiation at Miami, Florida, USA. *Int. J. Biometeorol.* 35(1)**,** 48–54. Doi : 10.1007/BF01040963

Lescourret, F., Génard, M. (2005). A virtual peach fruit model simulating changes in fruit quality during the final stage of fruit growth. *Tree Physiol.* 25(10), 1303–1315. Doi : 10.1093/treephys/25.10.1303

Lescourret, F., Moitrier, N., Valsesia, P., Genard, M. (2011). QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. I. Model development. *Trees.* 25**,** 519–530. Doi : 10.1007/s00468-010-0531-9

Leuchner, M., Menzel, A., Werner, H. (2007). Quantifying the relationship between light quality and light availability at different phenological stages within a mature mixed forest. *Agric. For. Meteorol*. 142(1), 35–44. Doi: 10.1016/j.agrformet.2006.10.014

Li, J., Li, G., Wang, H., Wang Deng, X. (2011). Phytochrome signaling mechanisms. *Arabidopsis Book* 9, e0148. Doi :10.1199/tab.0148

Li, S.-H., Huguet, J.-G., Schoch P. G. and Orlando P. (1989). Response of peach tree growth and cropping to soil water deficit at various phenological stages of fruit development. J. Hortic. Sci. 64(5), 541–552. Doi : 10.1080/14620316.1989.11515989

Locke, A.M., Ort, D.R. (2014). Leaf hydraulic conductance declines in coordination with photosynthesis, transpiration and leaf water status as soy-bean leaves age regardless of soil moisture. J. Exp. Bot. 65(22), 6617–6627. Doi : 10.1093/jxb/eru380

Louarn, G., Song, Y. (2020). Two decades of functional–structural plant modelling: now addressing fundamental questions in systems biology and predictive ecology. *Ann. Bot.* 126(4), 501–509. D oi : 10.1093/aob/mcaa143

Marquat, C., Vandamme, M., Gendraud, M., Pétel, G. (1999). Dormancy in vegetative buds of peach: relation between carbohydrate absorption potentials and carbohydrate concentration in the bud during dormancy and its release. *Sci. Hortic*. 79(3-4), 151–162. Doi : 10.1016/S0304-4238(98)00203-9

Massonnet, C., Garcia-Villanueva, E., Costes, E., Regnard, J.L. (2004). Integrating apple tree aerial and root architecture in a structure–function approach. *Acta Hortic*. 636(636), 601–608. Doi : 10.17660/ActaHortic.2004.636.75

Mediene, S., Jordan, M.O., Pages, L., Lebot, J., Adamowicz, S. (2002). The influence of severe shoot pruning on growth, carbon and nitrogen status in young peach trees (*Prunus persica*). *Tree Physiol*. 22(18), 1289–1296. Doi : 10.1093/treephys/22.18.1289

Menzel, C., Olesen, T., McConchie, C., Wiltshire, N., Diczbalis, Y., Wicks, C. (2000). Optimizing canopy management in lychee, longan and rambutan. RIRDC Publication No. 00/29. *Rural Indust. Res. Develop. Corpor*., Canberra, Australia. 1–92.

Michelson, I.H., Ingvarsson, P.K., Robinson, K.M., Edlund, E., Eriksson, M.E., Nilsson, O., Jansson, S. (2018). Autumn senescence in aspen is not triggered by day length. *Physiol. Plant.* 162(1), 123–134. Doi : 10.1111/ppl.12593

Mirás-Avalos, J.M., Egea, G. Nicolas, E. et al. (2011). QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. II. Parameterisation for peach, analysis of growth-related processes and agronomic scenarios. *Trees*. 25, 785–799. Doi : 10.1007/s00468-011-0555-9

Morgan, D.C., Stanley, C.J., & Warrington, I.J. (1985). The effects of simulated daylight and shade-light on vegetative and reproductive growth in kiwifruit and grapevine, Journal of Horticultural Science, 60(4), 473–484. Doi : 10.1080/14620316.1985.11515654

Mukherjee, S.K., Litz, R.E. (2009). Introduction: botany and importance. In: Litz RE (ed.): Mango: botany production and uses. University of Florida, USA. Wallingford, CABI: 1–18.

Muleo, R., Morini, S., and Casano, S. (2001). Photoregulation of growth and branching of plum shoots: physiological action of two photosystems. *Vitr. Cell. Dev. Biol*. 37, 609–617. Doi : 10.1007/s11627-001-0107-x

Muñoz, E., and Ochoa, A. (2021). Climatic traits on daily clearness and cloudiness indices. *Biogeosciences*. 18, 573–584. Doi : 10.5194/bg-18-573-2021

Muraoka, H., Hirota, H., Matsumoto, J., Nishimura, S., Tang, Y., Koizumi, H., Washitani, I. (2001). On the convertibility of different microsite light availability indices, relative illuminance and relative photon flux density. *Funct. Ecol*. 15(6), 798–803. Doi : 10.1046/j.0269-8463.2001.00581.x

Naor, A., Flaishman, M., Stern, R., Moshe, A., and Erez, A. (2003). Temperature effects on dormancy completion of vegetative buds in Apple. *J. Am. Soc. Hortic. Sci*. 128(5), 636–641. Doi : 10.21273/JASHS.128.5.0636

Navrátil, M., Špunda, V., Marková, I., Janouš, D. (2007). Spectral composition of photosynthetically active radiation penetrating into a Norway spruce canopy: the opposite dynamics of the blue/red spectral ratio during clear and overcast days. *Trees.* 21, 311–320. Doi: 10.1007/s00468-007-0124-4

Neri, D., Sansavini, S., and Sugiyama, N. (1992). Summer and root pruning of split-root potted peach trees. *Acta Hortic*. 322, 177–189. Doi : 10.17660/ActaHortic.1992.322.20

Niinemets, Ü. (2016). Leaf age dependent changes in within-canopy variation in leaf functional traits: a meta-analysis. *J. Plant Res*. 129, 313–338. Doi : 10.1007/s10265-016-0815-2

Nitta, I., and Ohsawa, M. (1997). Leaf dynamics and shoot phenology of eleven warm-temperate evergreen broad-leaved trees near their northern limit in central Japan. *Plant Ecol*. 130, 71–88. Doi : 10.1023/A:1009735709258

Normand, F., and Lauri, P.-É. (2018). Advances in understanding mango tree growth and canopy development. In Burleigh Dodds Series in Agricultural Science, Instituto Canario de Investigaciones Agrarias (ICIA), Spain, V. Galán Saúco, and P. Lu, eds. (Burleigh Dodds Science Publishing), pp. 87–119.

Normand, F., and Lauri, P.-É., (2012). Assessing models to predict vegetative growth of mango at the current-year branch scale. *Am. J. Bot*. 99(3), 425–37. Doi : 10.3732/ajb.1100249

Normand, F., Bissery, C., Damour, G., and Lauri, P.-É. (2008). Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf-stem allometry in mango cultivars. *New Phytol*., 178(3), 590–602. Doi : 10.1111/j.1469-8137.2008.02380.x

Normand, F., Capelli, M., and Lauri, P.-E. (2016). The costs of reproduction in plants: a novel approach to study irregular bearing of fruit crops. *Acta Hortic*. 1130, 207–214. Doi: 10.17660/ActaHortic.2016.1130.30

Normand, F., Kowir, A., Bello, P., Trottier, C., Lauri, P-É. (2009a). Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? An essay in mango. *Ann. Bot.* 103(8), 1325–1336. Doi : 10.1093/aob/mcp079

Normand, F., Lagier, S., Escoute, J., Verdeil, J.L., Mialet-Serra, I. (2009b). Starch localisation in mango tree : histological observations. *Acta Hortic*. 820, 245–250. Doi : 10.17660/ActaHortic.2009.820.27

Normand, F., Magne, C. and Lauri, P.-É. (2009c). Effect of flowering and fruiting on branching of young mango trees: An architectural approach. *Acta Hortic*. 820, 221–230. Doi : 10.17660/ActaHortic.2009.820.24

Nunez-Elisea, R., and Davenport T.L. (1994). Flowering of mango trees incontainers as influenced by seasonal temperature and water stress. *Scientia Hort*. 58(1-2), 57–66. Doi : 10.1016/0304-4238(94)90127-9

Núñez-Eliséa, R., Davenport, T.L. (1995). Effect of leaf age, duration of cool temperature treatment, and photoperiod on bud dormancy release and floral initiation in mango. *Sci. Hort*. 62(1–2), 63-73. Doi : 10.1016/0304-4238(94)00749-6

Olesen, T., Menzel, C.M., McConchie, C.A., Wiltshire, N. (2013). Pruning to control tree size, flowering and production of litchi. *Sci. Hortic*. 156, 93–98. Doi : 10.1016/j.scienta.2013.03.013

OMS/FAO. (2014). Fruits et légumes pour la santé. Rapport de l'atelier commun FAO/OMS. Pp1–55

Pallas, B., Bluy, S., Ngao, J., Martinez, S., Clément-Vidal, A., Kelner, J.-J., Costes, E. (2018). Growth and carbon balance are differently regulated by tree and shoot fruiting contexts: an integrative study on apple genotypes with contrasted bearing patterns, *Tree Physiol.* 38(9), 1395–1408, Doi : 10.1093/treephys/tpx166

Pallas, B., Da Silva, D., Valsesia, P., Yang, W., Guillaume, O., Lauri, P.-E., Vercambre, G., Génard, M., Costes, E. (2016). Simulation of carbon allocation and organ growth variability in apple tree by connecting architectural and source–sink models. *Ann. Bot.* 118(2), 317–330. Doi : 10.1093/aob/mcw085

Patel, D., Franklin, K.A. (2009). Temperature-regulation of plant architecture. *Plant Signal Behav*. 4(7),577–579. Doi :10.4161/psb.4.7.8849

Pecot, S.D., Horsley, S.B., Battaglia, M.A., Mitchell, R.J. (2005). The influence of canopy, sky condition, and solar angle on light quality in a longleaf pine woodland. *Can. J. For. Res*. 35(6), 1356–1366. Doi.org/10.1139/x05-069

Persello, S., Grechi, I., Boudon, F., Normand, F. (2019). Nature abhors a vacuum: Deciphering the vegetative reaction of the mango tree to pruning. *Eur. J. Agron*. 104, 85–96. Doi : 10.1016/j.eja.2019.01.007.

Pradal, C., Dufour-Kowalski, S., Boudon, F., Fournier, C., and Godin, C. (2008). OpenAlea: A visual programming and component-based software platform for plant modeling. Funct. Plant Biol. 35(10), 751–760. Doi : 10.1071/FP08084

Prusinkiewicz, P. (2004). Modeling plant growth and development. *Curr. Opin. PlantBiol*. 7, 79–83. Doi : 10.1016/j.pbi.2003.11.007

Prusinkiewicz, P., Lindenmayer, A. (1990). The algorithmic beauty of plants. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.

Ramírez, F., Davenport, T. L., Fischer, G., and Pinzón, J.C.A., (2010). The stem age required for floral induction of synchronized mango trees in the tropics. *HortScience*. 45(10), 1453–8. Doi : 10.21273/HORTSCI.45.10.1453

Ramírez, F., Davenport, T. L., Fischer, G., Pinzón, J.C.A., and Ulrichs, C. (2014). Mango trees have no distinct phenology: The case of mangoes in the tropics. *Sci. Hortic*., 168, 258–66. Doi : 10.1016/j.scienta.2014.01.040

Rehman, A., Malik, A.U., Ali, H., Alam, M.W., and Sarfraz, B. (2015). Preharvest factors influencing the postharvest disease development and fruit quality of mango. *J. Environ. Agric. Sci*. 3, 42–47.

Reinhardt, K., Smith, W.K., Carter, G.A. (2010). Clouds and cloud immersion alter photosynthetic light quality in a temperate mountain cloud forest. *Botany*. 88(5), 462–470. Doi: 10.1139/b-10-008

Rodrígues-Calcerrada, J., Limousin, J-M., Martin-StPaul, N. K., Jaeger, C., Rambal, S. (2012). Gas exchange and leaf aging in an evergreen oak: causes and consequences for leaf carbon balance and canopy respiration. *Tree Physiol*. 32(4), 464–477. Doi : 10.1093/treephys/tps020

Rom, C.R., and Ferree, D.C. (1985). Time and severity of summer pruning influences on young peach tree net photosynthesis, transpiration, and dry weight distribution. *J. Amer. Soc. Hort. Sci*. 110(3), 455–461. Doi : 10.21273/JASHS.110.3.455

Roman, H., Girault, T., Barbier, F., Peron, T., Brouard, N., Pencik, A., et al. (2016). Cytokinins are initial targets of light in the control of bud outgrowth(1 open). *Plant Physiol*. 172(1), 489–509. Doi: 10.1104/pp.16.00530

Sabatier, S., Barthélémy, D. (2001). Bud Structure in Relation to Shoot Morphology and Position on the Vegetative Annual Shoots of *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Ann. Bot.* 87(1), 117–123. Doi : 10.1006/anbo.2000.1312

Sabatier, S.A. (1999). Variabilité morphologique et architecturale de deux espèces de noyers: Juglans regia L., Juglans nigra L. et de deux noyers hybrides interspécifiques. PhD thesis, Université Montpellier II, Montpellier, France

Salisbury, F.J., Hall, A., Grierson, C.S., Halliday, K.J. (2007). Phytochrome coordinates Arabidopsis shoot and root development. *Plant J.* 50(3), 429–438. Doi : 10.1111/j.1365-313X.2007.03059.x

Schneider, A., Godin, C., Boudon, F., Demotes-Mainard, S., Sakr, S., Bertheloot, J. (2019). Light regulation of axillary bud outgrowth along plant axes: an overview of the roles of sugars and hormones. *Front. Plant Sci*. 10, 1–17. Doi : 10.3389/fpls.2019.01296.

Seehuber, C., Damerow, L., Blank, M. (2011). Regulation of source:sink relationship, fruit set, fruit growth and fruit quality in European plum (Prunus domestica L.) using thinning for crop load management. *Plant Growth Regul.* 65, 335–341. Doi : 10.1007/s10725-011-9606-x

Simmons, S.L., Hofman, P.J., Whiley, A.W., and Hetherington, S.E. (1998). Effects of leaf:fruit ratios on fruit growth, mineral concentration and quality of mango (*Mangifera indica* L. cv. Kensington Pride). *J. Hortic. Sci. Biotechnol*. 73(3), 367–374. Doi : 10.1080/14620316.1998.11510987

Singh, R.K., Bhalerao, R.P., Eriksson, M.E. (2021). Growing in time: exploring the molecular mechanisms of tree growth, *Tree Physiol.* 41(4), 657–678. Doi : 10.1093/treephys/tpaa065

Smith, H. (1982). Light quality, photoperception, and plant strategy. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 33, 481–518. Doi : 10.1146/annurev.pp.33.060182.002405

Smith, H. et Holmes, M. G. (1984). Techniques in Photomorphogenesis. Smith, H. et Holmes, M. G. (Eds), Academic Press, Londres, 308 p.

Smith, H.M., Samach, A. (2013). Constraints to obtaining consistent annual yields in perennial tree crops. I: heavy fruit load dominates over vegetative growth. *Plant Sci.* 207, 158–167. Doi : 10.1016/j.plantsci.2013.02.014

Springmann, S., Rogers, R., and Spiecker, H. (2011). Impact of artificial pruning on growth and secondary shoot development of wild cherry (Prunus avium L.). *For. Ecol. Manag*. 261(3), 764–769. Doi : 10.1016/j.foreco.2010.12.007

Sprugel, D.G. (2002). When branch autonomy fails: Milton's Law of resource availability and allocation. *Tree Physiol.* 22(15-16), 1119–1124. Doi : 10.1093/treephys/22.15-16.1119

Stessman, D., Miller, A., Spalding, M. *et al.* (2002). Regulation of photosynthesis during *Arabidopsis* leaf development in continuous light. *Photosyn. Res.* 72(1), 27–37. Doi : 10.1023/A:1016043003839

Strasser, B., Sanchez-Lamas, M., Yanovsky, M.J., Casal, J.J., Cerdan, P.D. (2010). Arabidopsis thaliana life without phytochromes. *Proc. Natl. Acad. Sci*. 107(10), 4776–4781. Doi : 10.1073/pnas.0910446107

Tang, L., Yin, D., Chen, C., Yu, D., Han, W. (2019). Optimal design of plant canopy based on light interception: a case study with loquat. *Front. Plant Sci*. 10(364), 1–11. Doi : 10.3389/fpls.2019.00364

Tixier, P., (2004). Conception assistée par modèle de systèmes de culture durables : Application aux systèmes bananiers de Guadeloupe. PhD thesis, Ecole Nationale Superieure Agronomique de Montpellier - AGRO M

Thomas, H. (2013). Senescence, ageing and death of the whole plant. *New Phytol.* 197(3), 696–711. Doi.org/10.1111/nph.12047

Tworkoski, T. (2000). Response of potted peach trees to pruning and grass competition. *HortScience.* 35(7), 1209–1212. Doi : 10.21273/HORTSCI.35.7.1209

Urban, L., Le Roux, X., Sinoquet, H., Jaffuel, S., and Jannoyer, M. (2003). A biochemical model of photosynthesis for mango leaves: evidence for the effect of fruit on photosynthetic capacity of nearby leaves. *Tree Physiol.* 23, 289–300. Doi : 10.1093/treephys/23.5.289

Urban, L., Montpied, P., and Normand, F. (2006). Season effects on leaf nitrogen partitioning and photosynthetic water use efficiency in mango. *J. Plant Physiol*. *163*, 48–57. Doi : 10.1016/j.jplph.2005.02.005

Vaast, P., Angrand, J., Franck, N., Dauzat, J., Génard, M. (2005). Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. *Tree Physiol.* 25(6), 753–760. Doi : 10.1093/treephys/25.6.753

Vaillant, J., Boudon, F. (2021). jvail/plantgl-jupyter: (version v1.2.0). Zenodo:. Doi :10.5281/zenodo.5513337

Vaillant, J., Grechi, I., Normand, F., Boudon. F. (2022). Towards virtual modelling environments for functional–structural plant models based on Jupyter notebooks: application to the modelling of mango tree growth and development. *in silico Plants*. 4(1). Doi : 10.1093/insilicoplants/diab040

Visa, I., Cotorcea, A., Moldovan, M., and Neagoe, M. (2016). Two degrees of freedom parallel linkageto track solarthermal platforms installed on ships. IOP Conference Series: Materials Science and Engineering, Vol 147, 7th International Conference on Advanced Concepts in Mechanical Engineering, Iasi, Romania.

Vos, J., Evers, J.B., Buck-Sorlin, G.H., Andrieu, B., Chelle, M., de Visser, P.H.B. (2010). Functional–structural plant modelling: a new versatile tool in crop science. *J. Exp. Bot.* 61(8), 2101–2115. Doi : 10.1093/jxb/erp345

Wade, G.L. and Westerfield, R.R.(2009). Basics principles of pruning woody plants. *Extension Horticulturists.* The University of Georgia, Cooperative extension. pp1–6

Waldie, T., and Leyser, O. (2018). Cytokinin targets auxin transport to promote shoot branching. *Plant Physiol*. 177(2), 803–818. Doi : 10.1104/pp.17.01691

White, J. (1979). The plant as a metapopulation. *Annu. Rev. Ecol. Syst*. 10, 109–145.

Wilkie, J.D., Sedgley, M., Olesen, T. (2009). A model of vegetative flush development and its potential use managing macadamia (Macadamia integrifolia) tree canopies. *Crop Pasture Sci*. 60(5), 420–426. Doi : 10.1071/CP08337

Willaume, M., Lauri, PÉ., and Sinoquet, H. (2004). Light interception in apple trees influenced by canopy architecture manipulation. *Trees.* 18, 705–713. Doi : 10.1007/s00468-004-0357-4

Wingler, A., and Roitsch, T. (2008). Metabolic regulation of leaf senescence: interactions of sugar signalling with biotic and abiotic stress responses. *Plant Biol*. 10(1), 50–62. Doi : 10.1111/j.1438-8677.2008.00086.x

Wingler, A., Masclaux-Daubresse, C., Fischer A.M. (2009). Sugars, senescence, and ageing in plants and heterotrophic organisms. *J. Exp. Bot*. 60(4), 1063–1066. Doi :10.1093/jxb/erp067

Wu, W., Du, K., Kang, X., and Wei, H. (2021). The diverse roles of cytokinins in regulating leaf development. *Hortic. Res*. 8, 118. Doi : 10.1038/s41438-021-00558-3

Yang, X., Wu, J., Chen, X., Ciais, P., Maignan, F., Yuan, W., Piao, S., Yang, S., Gong, F., Su, Y., Dai, Y., Liu, L., Zhang, H., Bonal, D., Liu, H., Chen, G., Lu, H., Wu, S., Fan, L., Gentine, P., Wright, S.J. (2021). A comprehensive framework for seasonal controls of leaf abscission and productivity in evergreen broadleaved tropical and subtropical forests. *The Innovation.* 2(4) 1–7. Doi : 10.1016/j.xinn.2021.100154.

Zapata, C., Deléens, E., Chaillou, S., Magné, C.C. (2004). Partitioning and mobilization of starch and N reserves in grapevine (Vitis vinifera L.). J. *Plant Physiol.* 161, 1031–1040. Doi : 10.1016/j.jplph.2003.11.009

Zeiger, E., Iino, M., and Ogawa, T. (1985). The blue light response os stomata : pulse kinetics and some mecanistic implications. *Photochem.Photobiol.* 42, 759–763. Doi : 10.1111/j.1751-1097.1985.tb01644.x

Zhang L., Koc, A.B., Wang, X.N., Jiang, Y.X., (2018). A review of pruning fruit trees. *IOP Conf. Ser. Earth Environ. Sci.* 153(2), 1–6 . Doi : 10.1088/1755-1315/153/6/062029

Résumé

La couronne d'un arbre résulte de l'apparition répétée d'éléments végétatifs (métamères, axes) et reproducteurs, et de leur disparition. L'apparition et la disparition de ces éléments sont conditionnées par des facteurs architecturaux, environnementaux et d'éventuelles manipulations humaines. En particulier, la taille des arbres fruitiers est connue pour stimuler le débourrement des bourgeons et la croissance végétative. Le manguier est un arbre fruitier tropical d'intérêt économique, culturel et nutritionnel dont la culture pose des problèmes agronomiques majeurs, tels que des rendements en général faibles et irréguliers d'une année sur l'autre, et des asynchronismes phénologiques qui conduisent à la présence dans les vergers de stades sensibles aux bioagresseurs sur de longues périodes. Ces contraintes proviennent en partie des interactions fortes entre croissance végétative et reproduction qui ont été montrées chez cette espèce. Ainsi, l'importance et la dynamique de la croissance végétative précédant la floraison déterminent en grande partie le succès de cette dernière. Le modèle structure-fonction d'élaboration du rendement et de la qualité de la mangue V-Mango est construit sur ces connaissances, et a pour vocation la conception assistée par modèle d'itinéraires techniques plus durables, basés notamment sur une optimisation de la taille. Cette pratique a été récemment intégrée au modèle. Cependant, les simulations montrent une surestimation de la croissance végétative et de la production, liée à une surproduction de nouveaux axes et à la non prise en compte de la mortalité des axes. Nous faisons l'hypothèse que la lumière, en tant que source d'énergie et signal, a un rôle essentiel dans les processus de débourrement végétatif, de chute des feuilles et de mortalité des axes du manguier, et qu'intégrer ces effets dans V-Mango peut conduire à une amélioration significative des sorties du modèle. Pour évaluer cette hypothèse, nous avons quantifié la variabilité de l'environnement lumineux au sein d'une couronne de manguier adulte, et recherché des relations fonctionnelles entre la quantité et la qualité de la lumière. Les effets de l'architecture, de la lumière et de la taille sur l'apparition et la disparition des axes ont été caractérisés. La dynamique annuelle de la chute des feuilles et les facteurs qui l'affectent ont été mis en évidence à l'échelle des axes. Enfin, l'ensemble de ces résultats ont été intégrés dans V-Mango après son couplage à un modèle d'interception de la lumière. Nos résultats montrent une importante hétérogénéité de l'environnement lumineux au sein de la couronne du manguier, ainsi que des relations fortes entre la qualité et la quantité de la lumière. L'environnement lumineux, la morphologie et la topologie des axes, et la taille ont des effets marqués sur le débourrement végétatif et sur la mortalité des axes. La dynamique de chute des feuilles est irrégulière au cours de l'année et dépend principalement de facteurs architecturaux et peu de la lumière. L'implémentation dans V-Mango des effets de l'architecture, de la lumière et de la taille sur le débourrement végétatif, après son couplage avec un modèle d'interception de la lumière, permet de simuler de manière réaliste la quantité et la dynamique d'apparition des nouveaux axes suite à une taille, et d'améliorer leur spatialisation dans la couronne. Les simulations, réalisées à partir de la maquette 3D d'un manguier adulte digitalisé, ont été validées à l'échelle des axes et à l'échelle de l'arbre entier avec des données indépendantes recueillies grâce à des méthodologies originales d'analyse de photographies hémisphériques et d'images aériennes prises par drone. L'amélioration significative du modèle V-Mango apportée par ce travail de thèse permet d'envisager à court terme de l'utiliser pour améliorer la pratique de taille du manguier et concevoir ainsi des itinéraires techniques plus durables.

Mots clés : architecture – croissance végétative – ile de La Réunion - *Mangifera indica* – lumière - modélisation – taille

Summary

A tree crown is the result of the repeated appearance of vegetative (metamers, axes) and reproductive elements, and of their disappearance. The appearance and disappearance of these elements are conditioned by architectural and environmental factors, and possible human manipulation. In particular, pruning of fruit trees stimulates bud burst and vegetative growth. Mango is a tropical fruit tree of economic, cultural and nutritional interest, whose cultivation meets major agronomic problems, such as generally low and irregular yield from one year to the next one, and phenological asynchronisms leading to the presence of stages susceptible to pests and diseases over long periods in orchards. These constraints stem in part from the strong interactions between vegetative growth and reproduction that have been evidenced in this species. Thus, the importance and dynamics of vegetative growth prior to flowering largely determine the success of the latter. The functional structural plant model V-Mango that simulates mango yield and quality build-up is based on this knowledge. It aims at the model-assisted design of more sustainable orchard management practices, based in particular on pruning optimization. This practice has recently been integrated into V-Mango. However, the simulations show an overestimation of vegetative growth and production, linked to an overproduction of new axes and to the non-consideration of axis mortality. We hypothesized that light, as a source of energy and a signal, has an essential role in the processes of vegetative bud burst, leaf fall and axes mortality in the mango tree, and that integrating these effects into V-Mango can lead to a significant improvement of model outputs. To evaluate this hypothesis, we quantified the variability of the light environment within a mature mango tree crown, and investigated functional relationships between light quantity and quality. We characterized the effects of architecture, light and pruning on axes appearance and disappearance. The annual dynamics of leaf fall and the factors affecting it were analyzed at the axis level. Finally, all these results were integrated into V-Mango after coupling it to a light interception model. Our results showed an important heterogeneity of light environment within the mango tree crown, as well as strong relationships between light quality and quantity. Light environment, axis morphology and topology, and pruning had marked effects on vegetative bud burst and axis mortality. Leaf fall dynamics was irregular during the year and depended mainly on architectural factors and little on light. The implementation in V-Mango of the effects of architecture, light and pruning on vegetative bud burst, after its coupling with a light interception model, allowed to simulate realistically the quantity and dynamics of the appearance of new axes following pruning, and to improve their spatialization in the crown. The simulations, performed on the 3D mock-up of a digitized adult mango tree, were validated at the axis scale and at the whole tree scale with independent data collected through original methodologies of analysis of hemispherical photographs and aerial images taken by drone. The significant improvement of the V-Mango model brought by this research makes it possible to consider using it in the short term to improve pruning practices on the mango tree and thus design more sustainable orchard management practices.

Keywords : architecture – La Reunion island - light - *Mangifera indica* – modelling - pruning – vegetative growth