

Analyse et modélisation de la variabilité inter et intra-génotypique de l'architecture aérienne chez la vigne

Joël Kodzo Dropenou

▶ To cite this version:

Joël Kodzo Dropenou. Analyse et modélisation de la variabilité inter et intra-génotypique de l'architecture aérienne chez la vigne. Agronomie. 2023. dumas-04347186v2

HAL Id: dumas-04347186 https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04347186v2

Submitted on 8 Jul 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers. L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.





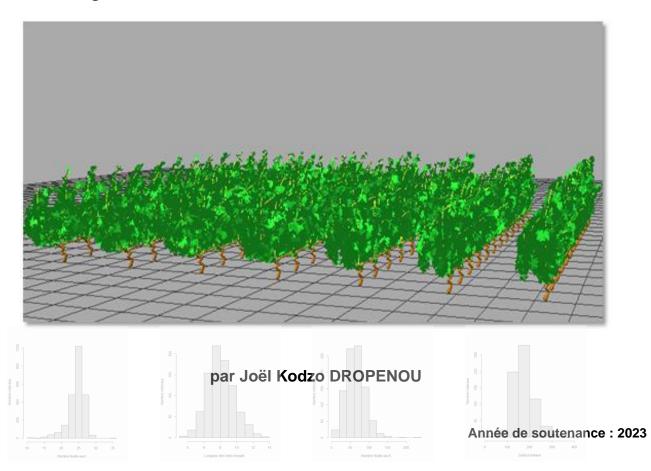


MÉMOIRE DE FIN D'ÉTUDES

Présenté pour l'obtention du diplôme de Master Sciences et Technologie de l'Agriculture, l'Alimentation et de l'Environnement (<u>Master 3A</u>)

Option: AgroDesign

ANALYSE ET MODÉLISATION DE LA VARIABILITÉ INTER & INTRA-GÉNOTYPIQUE DE L'ARCHITECTURE AÉRIENNE CHEZ LA VIGNE



INRAE - UMR LEPSE 2 place Pierre VIALA 34060 MONTPELLIER







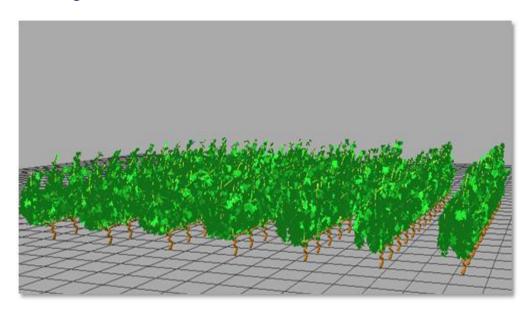


MÉMOIRE DE FIN D'ÉTUDES

Présenté pour l'obtention du diplôme de Master Sciences et Technologie de l'Agriculture, l'Alimentation et de l'Environnement (<u>Master 3A</u>)

Option: AgroDesign

ANALYSE ET MODÉLISATION DE LA VARIABILITÉ INTER & INTRA-GÉNOTYPIQUE DE L'ARCHITECTURE AÉRIENNE CHEZ LA VIGNE



par Joël Kodzo Dropenou

Année de soutenance : 2023

Pr Claire NEEMA

Training property sould in the control to t	
Présenté le :	11/09/2023
devant le jury :	Anne PELLEGRINO
	Benoît PALLAS
	Hélène MARROU
	Claire NEEMA

Mémoire préparé sous la direction de :

Organismes d'accueil : UMR LEPSE INRAE/L'Institut Agro Montpellier

Encadrant de stage : Benoît PALLAS

REMERCIEMENTS

directeur du Laboratoire d'Écophysiologie des Plantes Sous Stress Environnementaux (LEPSE), de m'avoir accueilli au sein de leur unité.

Mes remerciement et reconnaissance particulières sont adressés à Benoît Pallas, mon encadrant de stage, dont l'engagement dans la transmission de son savoir et de son expertise mérite d'être souligné. Sa méthodologie pédagogique s'est distinguée par sa remarquable qualité et sa patience louable tout au long de cette période de stage, et je le remercie de m'avoir transmis le sens de la justesse, de la rigueur et de la diplomatie.

Un remerciement tout particulier est adressé à Stathis Delivorias qui m'a assisté et soutenu tout au long de mon stage, notamment dans le traitement des données et l'utilisation des logiciels de programmation. Ses conseils, son aide et son expertise m'ont été d'une valeur inestimable.

Un sincère remerciement à tous les membres de l'équipe pour leur accueil chaleureux et leur soutien infaillible durant toute la période du stage. Leurs conseils et leurs retours d'expérience ont été inestimables pour mon apprentissage et mon développement professionnel.

Ma reconnaissance va à mes enseignants et professeurs, acteurs essentiels dans la transmission des connaissances et des compétences nécessaires à la réalisation de ce stage. Leur expertise et leur dévouement indéfectible envers leur domaine d'étude ont été une source d'inspiration majeure pour mon parcours.

Je tiens également à exprimer ma gratitude envers ma responsable pédagogique, Claire NEEMA, pour ses encouragements, sa disponibilité et les idées enrichissantes qu'elle a contribué à apporter à mon travail.

Ces six (06) mois de stage au sein de l'UMR LEPSE ont été pour moi l'occasion de dialoguer avec le personnel et les autres stagiaires de l'unité, de découvrir leurs projets et les sujets qu'ils abordent.

Un grand merci à Christian FOURNIER, Romain Boulord, Noé LALOUETTE pour leur aide et soutient tout au long de mon séjour au sein de l'UMR LEPSE

Avant-Propos

L'architecture aérienne de la vigne joue un rôle essentiel dans de nombreuses fonctions de la plante, comme l'interception du rayonnement, la photosynthèse et la transpiration Ces fonctions sont essentielles pour assurer la productivité de la vigne. Par ailleurs l'architecture de la vigne en modifiant le microclimat au sein de la canopée directement et la qualité du raisin.

Durant mon stage, j'ai eu l'opportunité de travailler aux côtés d'une équipe de chercheurs, spécialisés dans la modélisation de l'architecture végétale. J'ai pu mettre en pratique mes connaissances théoriques acquises au cours de mes études et découvrir les outils et les techniques utilisées dans le domaine de la modélisation de l'architecture des plantes.

L'objectif majeur du stage était donc de cibler les traits architecturaux les plus pertinents à explorer pour définir des idéotypes architecturaux permettant d'optimiser différentes fonctions de la plante. L'approche de modélisation s'inscrit dans le cadre "théorique" du modèle 'TopVine' préalablement développé au sein de l'UMR LEPSE. Ce modèle a pour objectif final d'apporter des informations utiles aux viticulteurs pour optimiser les pratiques culturales et les modes de conduites, leurs choix de génotypes et ainsi maximiser les rendements tout en limitant l'utilisation des ressources, notamment hydriques.

Voici, présenté en une quarantaine de pages, le travail que j'ai réalisé au cours de cette expérience enrichissante de six mois au LEPSE en vue de l'obtention de mon diplôme de Master3A (parcours AgroDesign). Dans ce rapport, J'y décris les différentes étapes de la modélisation de l'architecture de la vigne. Ainsi je présente les méthodes utilisées pour la collecte de, les résultats obtenus sur un set de génotypes et termine pour l'évaluation de la qualité du modèle de simulation de la variabilité intra et inter génotypique que j'ai eu à développer. J'expose les perspectives de ce projet de recherche.

Ce stage m'a permis d'explorer le domaine de la modélisation de l'architecture des plantes, une thématique qui me tient particulièrement à cœur.

Enfin, j'espère que ce rapport contribuera à l'avancement des connaissances de modélisation de vigne et qu'il pourra servir de base à de futures recherches dans l'identification des idéotypes susceptibles de faire objet d'une viticulture durable et qui répond aux enjeux des changements globaux.

Table des matières

I- Introduction	1
II - Contexte et objectif de l'étude	2
Contexte agronomique	2
2. Problématique et objectif de l'étude	3
3. Démarche	4
III- Etat de l'art	5
1. La vigne : une culture pérenne cultivée pour son fruit et la production du vin.	5
2. Structure du couvert végétal	5
2.1. Variabilité de la structure du couvert de la vigne	5
2.1.1. Histoire de l'évolution des couvert viticoles	5
2.1.2. Importance de la structure du couvert	6
Concepts et définitions de l'architecture des végétaux	6
3.1. Impact de l'architecture sur les échanges gazeux foliaire	7
3.2. Impact de l'architecture sur le rendement de la vigne.	8
3.3. Description générale du rameau de vigne	9
3.4. Organisation du rameau de vigne.	9
3.5 Ramification	10
4. Modélisation de l'architecture des végétaux	11
4.1 Historique des méthodes de simulation de l'architecture des végétaux	11
4.2. Importance de l'utilisation de la modélisation en agronomie	12
4.3. L'approche plante virtuelle 3D pour la modélisation des plantes et peuplements cultivés	12
4.4. Modélisation de l'architecture de la vigne	13
III- Matériel et méthodes	14
Matériel végétal et conditions de culture	14
2. Acquisition des données	14
2.1. Observations et mesures sur les plantes	14
2.2. Modélisation de la mise en place dynamique de l'architecture.	15
3. Reconstruction des maquettes 3D	16
4. Modélisation de la surface foliaire et de la longueur du rameau	17
5. Analyse statistiques des données	19
IV- Résultats	21
1. Analyse de la variabilité génotypique au sein de la core collection des 279 génotypes	21
1.1 Exploration des données phénotypiques	21
1.2. Analyse des composantes de l'architecture du rameau de 279 génotypes	22

	Analyse des traits développementaux et morphologiques des huit génotypes issus des expérimentations au champ en 23	24
	2.2 Variabilité du nombre moyen de feuilles sur l'axe secondaire (NFII) en fonction des génotypes	25
	2.3 Variabilité de la longueur entre-nœuds (LEN_max) en fonction des génotypes	26
	2.4 Variabilité de la surface des feuilles sur l'axe primaire (SF_max) en fonction des génotypes	26
3.	Relations d'allométrie à l'échelle des rameaux	26
	3.1 Relation entre longueur pétiole (LP), en fonction de la surface foliaire (SF) et longueur entre-nœud (LEN)	26
4.	Analyse comparative des traits mesurés au champ en 2023 et en pot en 2021 sur les huit génotypes d'intérêt	28
5-	Estimation des valeurs du paramètre du modèle	28
	5.1 Profil de longueur des entre-nœuds de surface foliaire	28
	5.2 Distribution des feuilles secondaires en fonction des bourgeons.	30
6-	Simulation et confrontation aux variables intégratives	31
7.	Construction des maquettes des génotypes de vigne simulées par Topvine.	33
IV	- Discussion	35
1.	Analyse de la variabilité génotypique au sein des génotypes étudié	35
2.	Analyse comparative de la population de 279 génotypes et des 8 génotypes.	36
3.	Relation allométrique : Variabilité inter et intra-génotypique des traits d'architectures des rameaux	36
4.	Évaluation du modèle	37
5.	Évaluation du modèle de reconstruction 3D : analyse des maquettes des génotypes de vigne simulées par Topvine.	. 38
6.	Perspective d'application du modèle amélioration et Perspectives d'applications.	39
V-	Conclusion	40
VI	. Références bibliographiques	41
VI	I. Annexe	1

Listes des figures

Figure 1 : Évolution de la température moyenne annuelle mondiale (écart à la moyenne sur la période de référence (1961-
1990). Données issues de la NASA (National Aeronautics and Space Administration, courbe rouge), du NOAA (National
Oceanic and Atmospheric administration
Figure 2 : Présentation générale de la structure du modèle Topvine. Diagramme de flux du modèle architectural. Les
fichiers d'entrée « Cartographie » et « Rameau moyen » du modèle décrivent respectivement le schéma de plantation de la
parcelle à simuler et la surface moyenne d'un rameau répartie par axe
Figure 3 : Modèle d'architecture de base des vignobles dans mode d'après Alain carbonneau
Figure 4 : Principaux paramètres impliqués dans la mise en place au cours du temps du nombre de feuilles par rameau. N :
nombre total de phytomères, NI : nombre de phytomères primaires, NIIi : nombre de phytomères secondaires au rang i.
(Louarn, 2005) b- organisation d'un rameau de vigne.
Figure 5 : Symboles 3D utilisés : limbe de vigne (a), entre-nœud (b) et souche taillée en cordon bilatéral (c)
Figure 6 : Construction d'un vignoble virtuel et analyse de son fonctionnement (Louarn et al. 2008, Ann. Bot ; Louarn et
al., 2008 AJGWR)
Figure 7 : schéma conceptuel de la modélisation de la surface foliaire et de la longueur des entre-nœuds. NFI = nombre de
feuilles primaires, NII = nombre de feuilles secondaires. NFII, SFII = surface foliaire totale de chaque axe secondaire, IN =
Longueur entre-nœud
Figure 8 : Histogramme de distribution des valeurs phénotypique des 279 génotype de la core collection, avec 8 génotype
suivis (Carignan, Chasselas, Clairette, Marselan, Mauzac, Mourvèdre, Petit_Verdot, Vermentino) et leur position dans la
distribution marquée en (bleu) le nombre de feuille primaire (NFI), en (rouge) le nombre de feuille secondaire (NFII), en
(vert) la longueur des entre-nœuds (LAN) et en (orange) la surface foliaire (SF)
Figure 9 : a- analyse des composantes principales sur les moyennes génotypiques pour les variables phénotypiques NFI,
NFII, LEN et SF b- Dendrogramme de la Classification Ascendante Hiérarchique des 279 génotypes prises en compte
pour l'analyse des données
Figure 10 : Variabilité des traits d'architectures a- nombre de feuilles sur l'axe primaire (NFI), b- Nombre de feuille sur
l'axe secondaire (NFII), c- Longueur maximale entre-nœuds (LEN_max, d- surface foliaire individuelle maximale des en
fonction des génotypes
Figure 11 : Relation entre longueur entre-nœud, surface foliaire en fonction de la longueur du pétiole de l'axe primaire 27
Figure 12 : Profil représentant la distribution en rang normalisée de la surface des feuilles et les longueurs des entre-nœuds
le long du rameau du génotype Carignan où SF et LEN atteignent leur maximum. Pour chaque variables phénotypique 3
paramètres d'estimation qui sont pour SF (intercept o, max_normalized_rank_SF, intercept 1) et pour LEN (intercept o,
max_normalized_rank_LEN, intercept 1. Les points représentent SF et LEN, les traits bleus représentent la tangente). Y=
surface foliaire, X= Rang_i
Figure 13 : Distribution de feuilles suivant l'axe secondaire en fonction des bourgeons axillaires. Les points (bleus)
représentent les ramifications, les traits rouges représentent la distribution suivant la loi de poisson et les traits bleus
représentent la distribution suivant la loi binomiale négative
Figure 14 : Représentation graphique de la surface foliaire totale simulée et la surface foliaire mesurées. Simulation faite à
partir des paramètres d'estimation sur 128 rameaux

Figure 15 : Représentation graphique de la longueur totale du rameau simulée et la longueur totale du rameau mesurée.	
Simulation faite à partir des paramètres d'estimation sur 128 rameaux par génotype.	. 33
Figure 16 : Maquette des huit génotypes de vigne simulés avec Topvine : représentation 3D surface foliaire totale simulé	śe,
longueur totale des rameaux pour chaque génotype	. 34
Figure 17 : Évolution de la superficie du vignoble mondial]
Figure 18 : a- Profil de surface foliaire des 8 génotypes., b- profil de la longueur des entre-nœuds des 8 génotypes mises	en
évidence]
Figure 19 : Structure du rameau de vigne (d'après Viala et Vermorel, 1910)	I
Figure 20 : Différentes répartitions des productions axillaires observées chez les Vitacées (d'après GERRATH et al.,	
2001). A : dispositions interrompues des vrilles et des bourgeons axillaires (1 sur 3 au niveau des nœuds sans vrille), Ciss	sus
antartica; B: dispositions interrompues des vrilles et des bourgeons axillaires (2 sur 3), Parthenocissus inserta; C:	
dispositions interrompue des vrilles et continue des bourgeons axillaires, Vitis vinifera ; D : disposition continues des	
vrilles et des bourgeons axillaires, Ampelopsis brevipedunculata.	I
Figure 21 : représentation graphique de l'analyse de la variance des composantes des variables des 8 génotypes étudiés.	
VCA = variance component analyses, NFI = nombre de feuilles primaires, NFII = nombre de feuilles secondaire, SF =	
Surface foliaire, LEN = Longueur entre-nœud.	. II
Figure 22 : Paramètres d'entrée du modèle a- rameau moyen, b- fichier cartographie, c- fichier allométrie	. IV
Figure 23 : corrélation entre la surface foliaire des feuilles et la longueur entre-nœud pour les huit génotypes étudiés	. IV

Listes des tableaux

Tableau 1 : Répartition des génotypes en fonction des 2 grands groupes et 4 sous-groupes de génotypes de la population	ı de
279 génotypes de la core collection de vassal avec moyenne en termes de variabilité suivant les traits d'architectures. NF	FI =
Nombre de feuille primaire, NFII = Nombre de feuille secondaire, SF_max = Surface foliaire, LEN_max = Longueur ent	tre-
nœud	23
Tableau 2 : Répartition des génotypes en fonction des 4 sous-groupes de 8 génotypes suivis dans la population de 279	
génotypes de la core collection de vassal avec moyenne en termes de variabilité suivant les traits d'architectures. NFI =	
Nombre de feuille primaire, NFII = Nombre de feuille secondaire, SF_max = Surface foliaire maximale, LEN_max =	
Longueur entre-nœud maximale	23
Tableau 3 : Analyse des composants de la variance des traits phénotypiques. (Part de variance expliquée par les différen	ites
composantes : génotype, plante, rameau.)	24
Tableau 4 : Paramètre de corrélation résumé en fonction des génotypes	27
Tableau 5 : Comparaison des traits d'architectures des 8 génotypes issus des deux jeux de données. NFI = Nombre de	
feuilles primaires, NFII = Nombre de feuilles secondaires, SF_max = Surface foliaire maximale, LEN_max = Longueur	
entre-nœud maximale.	28
Tableau 6 : Paramètres d'estimation issus du profil normalisé de la surface des feuilles (a) et les longueur des entre-nœu	ıds
(b) le long du rameau des 8 génotypes (a = intercept o, t= max_normalized_rank, b= intercetp1)	30
Tableau 7 : Paramètres d'estimation du modèle en, fonction de chaque génotype	. III

Signe et acronyme

ACP Analyse en Composantes Principales

AJGWR Australian Journal of Grape and Wine Research

AMAP Botanique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations

ANOVA Analyse de la variance

CRB Centres de Ressources Biologiques

EGFV Ecophysiology and Functional Genomics of the Vine

FAO Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture

FSPM Functional structural plant models

INRAE Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement

LA Leaf area

LEN Longueur entrenoeud

Laboratoire d'Écophysiologie des Plantes Sous Stress Environnementaux

LP Longueur Pétiole

NASA National Aeronautics and Space Administration

NFI Nombre de feuille primaire
NFII Nombre de feuille secondaire

NOAA National Oceanic and Atmospheric Administration
OIV Organisation Internationale de la Vigne et du Vin

PAR Photosynthetically active radiation SAVE Santé et Agroécologie du Vignoble

SF Surface foliaire

SFII Surface foliaire secondaire
VAC Variance Component Analysis
UMR: Unité mixte de recherche
WUE Water-use efficiency

NFI_mean Moyenne du nombre de feuilles de l'axe primaire.

NFI_sd Écart-type du nombre de feuilles de l'axe primaire pour un génotype donné.

SF_max_mean Moyenne de la superficie foliaire maximale pour un génotype donné.
SF_max_sd Écart-type de la superficie foliaire maximale pour un génotype donné.

max_normalized_rank_SF Classement normalisé maximal de la superficie foliaire

mu_r_binorm
Paramètre mu (μ) dans le modèle de distribution binomiale négative.

Taille des erreurs dans le modèle de distribution binomiale négative.

intercept_NFII_SFII Intercept entre le nombre de feuilles secondaires et la surface des feuilles secondaires.

slope_NFII_SFII Pente entre le nombre de feuilles secondaires et la surface des feuilles secondaires

Intercept_1_IN
Intercept en 1 pour le modèle de longueur entre-nœuds
Intercept_0_IN
Intercept en 0 (pour le modèle de longueur entre-nœuds
max_normalized_rank_IN
Rang maximal normalisé de la longueur entre-nœuds
IN_max_sd

Écart-type de la longueur entre-nœuds maximale.
Moyenne de la longueur entre-nœuds maximale

Intercept_1_SF Terme intercept en 1 pour le modèle de superficie foliaire
Intercept_0_SF Terme intercept en 0 pour le modèle de superficie foliaire.

Résumé

La variabilité des traits d'architecture des cépages et les différents modes de conduites de vigne, conditionnent l'interception et la distribution du rayonnement lumineux dans le couvert. Cette variabilité de l'architecture a un impact sur les échanges gazeux foliaires et le microclimat et donc sur le rendement et la qualité du produit récolté. Cette étude a été menée pour évaluer le niveau de variabilité génotypique de l'architecture chez la vigne et proposer de nouveaux formalismes pour la modéliser. Dans le but de répondre à ces questions, nous nous sommes assignés comme objectif (i) d'analyser et d'étudier la variabilité génotypique d'une population de 279 génotypes issus de la core collection de vassal, (ii) d'étudier la variabilité entre et au sein des rameaux des traits architecturaux de 8 génotypes appartenant à la collection des 279 génotypes d, (iii) d'identifier et de quantifier les paramètres pour simuler la variabilité spatiale des traits architecturaux. Cette approche de modélisation intègre nt la simulation de la variabilité intra-plante, intra génotypique et inter génotypique de l'architecture. Un relevé a été effectué sur une population de 279 génotypes issu de la core collection de vassal grâce à des mesures des traits d'architecture sur les rameaux de huit (08) génotypes. Les principaux traits d'architectures mesurées sont : le nombre de feuilles primaires (NFI), nombre de feuilles secondaires (NFII), la disposition spatiale des ramifications le long des rameaux, les distributions des longueurs d'entre-nœuds (LEN), de surface foliaire et longueur du pétiole le long des rameaux. Les variables montraient de fortes variations entre les génotypes et entre rameaux au sein de chaque plante. Les traits architecturaux avant présenté le plus de variabilité sont la surface foliaire (SF), le nombre de feuilles secondaires (NFII) et la longueur des entre-nœuds (LEN). Cette variabilité est plus prononcée entre les génotypes qu'au sein d'un même génotype. Un certain nombre de paramètres a été défini et intégré dans le modèle de reconstruction de l'architecture 3D « Topvine ». Ces paramètres ont permis d'implémenter le modèle et afin de rendre compte, par modélisation, de variabilité génotypique et intra plante de l'architecture des rameaux.

Mots clés : Variabilité génotypique, traits d'architecture, Modélisation, Vitis vinifera L.

Abstract

The interception and distribution of radiation in the canopy is affected by the variability in the architectural traits of the vine varieties and the different methods of vine management. This variability in architecture has an impact on leaf gas exchange and microclimate, and therefore on the yield and quality of the harvested product. This research was carried out to assess the level of genotypic variability of architecture in vineyards and to propose new formalisms for modelling it. In order to answer these questions, we set out to (i) analyse and study the genotypic variability of a population of 279 genotypes from the vassal core collection, (ii) study the variability between and within shoots of the architectural traits of 8 genotypes belonging to the collection of 279 genotypes d, (iii) identify and quantify the parameters for simulating the spatial variability of architectural traits. This modelling approach integrates the simulation of intra-plant, intra-genotypic and inter-genotypic variability in architecture. A survey was carried out on a population of 279 genotypes from the vassal core collection by measuring architectural traits on the shoots of eight (08) genotypes. The main architectural traits measured were: the number of primary leaves (NFI), the number of secondary leaves (NFII), the spatial arrangement of branches along the twigs, the distribution of internode length (LEN), leaf area and petiole length along the twigs. The variables showed strong variations between genotypes and between branches within each plant. The architectural traits that showed the most variability were leaf area (LA), number of secondary leaves (NFII) and internode length (LEN). This variability is more pronounced between genotypes than within the same genotype. A series of parameters were defined and integrated into the 'Topvine' 3D architecture reconstruction model. These parameters were used to implement the model and to model genotypic and intra-plant variability in shoot architecture.

Key words: Intergenotypic variability, architectural traits, Modelling, Vitis vinifera L.

Glossaire

Ampélographie : Discipline visant à l'étude des caractéristiques morphologiques des variétés de vignes et à leur classification.

Baie: Le fruit de la vigne, contenant les pépins, la pulpe et la pellicule.

Cépage: terme utilisé en viticulture pour désigner une variété ou un génotype.

Conduite : Ensemble des pratiques culturales permettant la gestion de l'architecture des vignes.

Entre-nœud: Partie de la tige entre deux nœuds successifs.

Génotype : groupe d'individus possédant le même génome, équivalent à variété.

Grappe : L'ensemble des baies de raisin qui se forment sur une pousse de vigne, utilisée pour la production de raisin.

Modèle : représentation, le plus souvent mathématique et simplifiée d'un objet ou d'un phénomène.

Nœud : Point d'insertion des feuilles sur la tige. Les bourgeons axillaires, qui peuvent se développer en nouvelles pousses, se trouvent généralement à l'aisselle des nœuds.

Phytomère : Unité élémentaire des végétaux supérieurs, comprenant à minima un entre-nœud et une feuille.

Rameau : Ensemble des organes issus de la croissance d'un bourgeon latent.

Simulation : utilisation d'un modèle pour prédire les propriétés de l'objet modélisé.

Taille: Pratique consistant à couper les parties aériennes de la vigne lors du repos végétatif.

Tronc : Ensemble des parties aériennes et lignifié de la vigne âgée de plus d'un an sur lequel se développe des rameaux herbacés.

Vignoble : Une plantation de vignes organisée pour la culture de raisins.

Topiaire : Approche nécessitant la caractérisation d'un faible nombre de paramètres architecturaux au moyen d'une conceptualisation plus ou moins poussée de l'architecture, de s'affranchir de ces règles en s'appuyant sur une modélisation stochastique.

I- Introduction

La viticulture occupe une place significative dans l'agriculture mondiale et dans l'économie de nombreux pays. Selon les statistiques de la FAO, la surface totale plantée en vigne dans le monde en 2020 était d'environ 7,3 millions d'hectares, avec une production annuelle de plus de 260 millions de tonnes de raisins (OIV, 2022). Dans un contexte de changement climatique et de réduction de l'usage des produits phytosanitaires, une gestion responsable et durable pour garantir la durabilité à long terme de la viticulture est nécessaire. Une particularité importante de la viticulture est la recherche d'un optimum conjoint de rendement et de la qualité du raisin, en cohérence avec le type d'objectif recherché. Ce double objectif nécessite la mise en place de très nombreuses pratiques agronomiques à différentes échelles (parcelles, plantes, organes) qui font de la viticulture l'un des systèmes agronomiques les plus artificialisés dans le monde.

La majorité de pratiques viticoles réalisées par le viticulteur a pour objectif de modifier l'architecture de la vigne. Ces pratiques regroupent notamment la taille, la taille en vert (écimage, élagage) et le palissage qui visent à maintenir le couvert végétal dans un espace donné. Ces pratiques ont pour double objectif de réduire la croissance végétative, excessive de la vigne et de maximiser l'interception du rayonnement. Dans un couvert végétal, la structure de la plante joue un rôle très important dans l'acquisition de la forme. L'emplacement et l'orientation des différents composants de la plante et les propriétés optiques contrôlent l'interception et la distribution de la lumière dans la canopée et le microclimat, notamment l'hygrométrie. À cet effet, la structure de la plante influence donc un grand nombre de réponses physiologiques (transpiration, photosynthèse) (Pocc & Ross, 1981). Pour la vigne, la structure du couvert, la quantité d'eau disponible pour la plante et les équilibres trophiques entre les développements végétatifs, l'environnement et le génotype utilisé sont les principaux facteurs évoqués comme étant les déterminants principaux de la qualité et du rendement (Pallas et al., 2008).

De précédents travaux de modélisation couplés à des mesures expérimentales ont été réalisés pour évaluer la variabilité des caractères architecturaux et l'impact des modes de conduites sur les performances des systèmes viticoles. En mettant en évidence les relations entre la structure de la vigne et les performances viticoles, ces recherches apportent des connaissances essentielles pour une gestion raisonnée et optimale des vignobles. Cependant, à ce jour, peu d'études ont intégré la variabilité génotypique de l'architecture et ses conséquences potentielles sur les performances multicritères des vignobles (rendement, qualité, efficience d'utilisation des ressources hydriques et azotées).

Dans le but de faire face à ce défi majeur, le Laboratoire d'Écophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux (LEPSE) s'est donné comme objectif de mener des recherches visant à accompagner l'émergence d'une agriculture plus économe en eau et résiliente face aux changements climatiques. Il se propose d'apporter plusieurs leviers d'adaptation de la viticulture au changement climatique. C'est dans cette perspective que j'ai réalisé mon stage au sein de cette unité (UMR LEPSE, INRAE, Institut Agro-Montpellier) dans le but d'étudier et modéliser la variabilité génotypique de l'architecture aérienne de la vigne afin de déterminer les traits architecturaux les plus influents sur la performance des systèmes viticoles.

II - Contexte et objectif de l'étude

1. Contexte agronomique

Le changement climatique fragilise le monde agricole. Dans ce contexte, un des enjeux majeurs pour la filière viticole est de maintenir à la fois le rendement et la qualité de la récolte. Le changement climatique a un impact direct sur l'élaboration du rendement en viticulture, en influençant la phénologie de la vigne, la maturation des raisins et en mettant en péril la pérennité des systèmes. Les viticulteurs doivent s'adapter et adopter des stratégies d'atténuation pour faire face à ces défis.

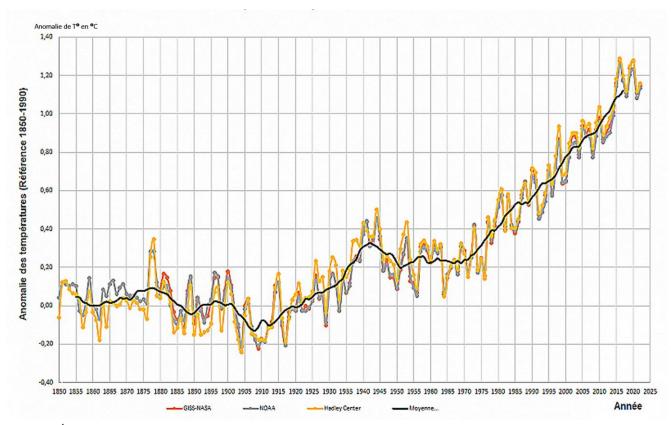


Figure 1 : Évolution de la température moyenne annuelle mondiale (écart à la moyenne sur la période de référence (1961-1990). Données issues de la NASA (National Aeronautics and Space Administration, courbe rouge), du NOAA (National Oceanic and Atmospheric administration.

L'élaboration du rendement de la vigne, à la fois en termes de quantité et de qualité, est une notion complexe et multidimensionnelle selon (Bradshaw 2006). Cela résulte de l'interaction entre de nombreux facteurs et paramètres, étroitement liés au fonctionnement de la plante. La structure du couvert, la quantité d'eau disponible pour la plante et les équilibres trophiques entre les développements végétatif et reproducteur sont les trois principaux facteurs évoqués comme étant les déterminants principaux de la qualité et du rendement (Pallas, 2009).

À ce jour, les différences morphologiques entre les cépages ont été caractérisées à l'aide d'indicateurs qualitatifs en se basant sur des descripteurs issus de l'ampélographie. Peu de recherches ont été menées pour recueillir des données identificatives sur des traits architecturaux sur la vigne. Or la

caractérisation précise des différences architecturales est d'une importance majeure pour sélectionner les traits architecturaux de nouveaux cépages plus performants et tolérants face aux facteurs environnementaux. En effet, ces traits architecturaux peuvent apparaître comme des cibles de sélection pertinentes de par leur importance sur le processus essentiel à la production comme l'interception du rayonnement, la transpiration, la photosynthèse et efficience de l'utilisation de l'eau.

Historiquement, de nombreuses pratiques agricoles telles que l'éclaircissage, l'écimage, le palissage, modifient la structure des plantes. Pour résoudre ce problème, des approches dites de modélisation structure-fonction (FSPM) ont été récemment développées pour simuler les processus écophysiologiques dans des architectures 3D (Albasha et al., 2019; Louarn et al., 2008; Prieto et al., 2012). A la différence des modèles de cultures, les modèles FSPM intègrent une représentation précise de l'organisation spatiale des organes et de leur géométrie.

À ce stade, la variation génotypique de ces caractères architecturaux n'a pas été intégrée dans les modèles de représentation 3D, notamment le modèle TopVine qui a été développé à l'UMR LEPSE pour permettre une représentation 3D des architectures des vignes. Ce modèle TopVine a notamment été utilisé pour caractériser les performances de différents modes de conduite mais ce pour un ou deux cépages uniquement (Prieto et al., 2012). La présente étude consistera donc dans un premier temps (1) à caractériser la variabilité génotypique des traits facilement mesurables de l'architecture sur une population de variétés, (2) à étudier la disposition topologique des organes sur un sous-échantillon de cette population, (3) à proposer une approche de modélisation permettant de simuler à partir d'un set restreint de paramètres la variabilité intra et inter génotypique de l'architecture des rameaux. Cette étude permettant par la suite de simuler des maquettes 3D réalistes de différents génotypiques afin d'en caractériser leur performance sur des traits de fonctionnement.

Cette étude mobilise des connaissances sur l'analyse de la mise en place spatio-temporelle de l'architecture des plantes et sa modélisation.

2. Problématique et objectif de l'étude

Quel est le niveau de variabilité génotypique de l'architecture chez la vigne et comment peut-on la modéliser?

Une approche intégrant des relevés de terrain à l'échelle de la plante individuelle, couplée avec une approche de modélisation, permettra d'avoir une vision exhaustive des variables clefs expliquant les variations de l'architecture et de leur variabilité inter plante et inter génotypique.

Il s'agira plus spécifiquement : (i) d'évaluer l'impact de ces traits architecturaux sur le fonctionnement des différentes variétés de vigne à l'échelle de la plante entière, (ii) de rechercher par modélisation des combinaisons de génotypes et modes de conduite (largeur des rangs, hauteur de palissage) permettant d'optimiser la production de photo-assimilats tout en minimisant les pertes en eau.

Ce travail aura pour but de répondre à deux principales questions :

- 1- Quelle est la variabilité des traits architecturaux entre les génotypes étudiés ?
- 2- Quels sont les paramètres nécessaires pour simuler la variabilité spatiale des traits architecturaux et comment peut-on les intégrer dans une approche de modélisation ?

3. Démarche

InSilico financé par l'Institut Carnot Plant 2Pro, ce projet regroupe l'UMR LEPSE à Montpellier et les UMRs SAVE et EGFV à Bordeaux. Ce pipeline intègre un modèle de représentation 3D du couvert (TopVine) et des modèles permettant la simulation des échanges gazeux foliaires tels que la photosynthèse et la transpiration. Lors de cette étude, la presque totalité des travaux à mener seront principalement axés sur la proposition de nouveaux formalismes pour améliorer le modèle TopVine.

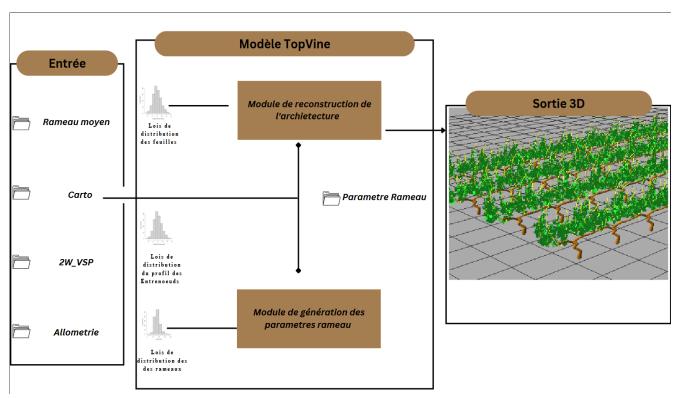


Figure 2 : Présentation générale de la structure du modèle Topvine. Diagramme de flux du modèle architectural. Les fichiers d'entrée « Cartographie » et « Rameau moyen » du modèle décrivent respectivement le schéma de plantation de la parcelle à simuler et la surface moyenne d'un rameau répartie par axe.

Ce travail s'est appuyé sur un pipeline de modèles développés dans le cadre du projet GrapeI. Une hypothèse centrale de TopVine est de considérer tous les rameaux d'une vigne comme équivalents et de les représenter par un "rameau moyen" pour un génotype considéré. Ce type d'approche, souvent utilisé chez les plantes annuelles, présente des limites pour la vigne où une variabilité forte de la croissance des rameaux est observée entre les rameaux d'une même plante et entre les plantes d'un même cépage sur la même parcelle.

III- Etat de l'art

1. La vigne : une culture pérenne cultivée pour son fruit et la production du vin.

Du nom scientifique *Vitis vinifera*, la vigne est une plante ligneuse pérenne et grimpante cultivée pour ses fruits, pour la production de vin, de jus de raisin et d'autres produits. Appartenant à la famille des *Vitaceae*, elle compte 17 genres et regroupe plus d'un millier d'espèces présentes en Afrique, Asie, Amérique et Océanie. Le genre Vitis est composé de deux sous genres (*subg. Vitis et genre Muscadinia*) et d'environ 80 espèces différentes, dont la plupart sont des vignes sauvages réparties en Asie, en Amérique du Nord et en Europe dans des conditions climatiques subtropicales, méditerranéennes et continentales-tempérées (Galet & Morton, 1988). Elle se compose d'un tronc principal formé au fil des années et d'une série de rameaux herbacés qui se développent au cours de l'année en cours. Chaque rameau provient d'un bourgeon axillaire latent qui s'est formé l'année précédente. Diverses espèces américaines de Vitis ont joué un rôle crucial dans l'amélioration génétique de la vigne, visant la sélection de la résistance à plusieurs maladies et ravageurs, notamment le phylloxéra et dans d'autres programmes de sélection (Pouget, 1990; This et al., 2011)

2. Structure du couvert végétal

La structure du couvert végétal fait référence à l'organisation et à la disposition des différentes parties des plantes qui forment une couche dense de végétation.

Trois composantes essentielles permettent de rendre compte de la structure d'un couvert végétal : la surface foliaire totale, la répartition spatiale de cette surface foliaire et de l'orientation des feuilles au sein de la canopée (Sinoquet & Andrieu, 1993).

Elle peut varier considérablement en fonction du type de végétation, de l'écosystème et des espèces présentes. Chez la vigne, la structure du couvert se définit, comme résultat d'interactions complexes entre les caractéristiques morphologiques du cépage, les contraintes mécaniques imposées par le mode de conduite et les effets de variables de l'environnement sur le développement végétatif (Louarn, 2005).

Elle est fortement impactée par les choix et les interventions « stratégiques¹ » et « tactiques² » du viticulteur. Ces pratiques culturales présentent une remarquable variabilité d'une situation viticole à l'autre et résultent à la fois d'héritages historiques anciens et d'influences socio-économiques plus récentes (Louarn, 2005).

2.1. Variabilité de la structure du couvert de la vigne

2.1.1. Histoire de l'évolution des couvert viticoles

Au cours de ce siècle, les vignobles européens ont vu leur structure évoluer (Lachiver, 1988). Cette évolution est le résultat de l'arrivée, du phylloxera et des maladies cryptogamiques dues à

¹ Stratégiques : Choix quasi-irréversibles pris initialement à l'implantation du vignoble.

² Tactiques : décision prise chaque année lors de la conduite de la parcelle.

l'introduction des cépages d'origine américaine. Les bouleversements apportés par l'arrivée du phylloxéra et les maladies associées ont marqué un tournant significatif dans l'histoire des vignobles européens. En réponse au phylloxéra et après la découverte de l'intérêt du greffage de *Vitis vinifera L*. sur des porte greffes américains, la quasi-totalité du vignoble a été replantée.

Parmi les transformations les plus notables, on constate le changement drastique du schéma culturel des vignes. Auparavant, les vignobles européens arboraient un agencement densément planté, avec une densité pouvant atteindre jusqu'à 50 000 souches par hectare. Cette densité avait été choisie pour augmenter les rendements au détriment des qualités organoleptiques des vins (Orizet, 1990).

Les viticulteurs ont adopté une approche radicalement différente au cours de la replantation des vignobles. Le schéma cultural a été repensé de manière à réduire drastiquement la densité de plantation, passant de milliers à environ 6 000 souches par hectare. Cette réduction a permis d'établir une distance accrue entre les plantes, réduisant ainsi la probabilité de propagation rapide des maladies et des parasites d'une souche à l'autre. Ces nouvelles pratiques ont offert aux viticulteurs une meilleure maîtrise des conditions de croissance végétative, favorisant une aération adéquate et une distribution plus équilibrée du rayonnement.

2.1.2. Importance de la structure du couvert

La structure du couvert des plantes joue un rôle essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes, car elle affecte l'interception de la lumière et le microclimat des plantes. Elle module plusieurs processus, tels que, l'acquisition du carbone (Monteith, 1965), le développement de la qualité de la graine et des fruit (Haselgrove et al., 2000; Smart, 1985; Spayd et al., 2002), la pression des bioagresseurs (Zahavi et al., 2001) et la transpiration des plantes.

Dans un couvert végétal, la photosynthèse dépend de la surface des feuilles, de leur orientation par rapport au rayonnement solaire, de leur activité photosynthétique et de divers facteurs du milieu, en premier lieu le rayonnement. Elle est donc la somme de la photosynthèse des différentes feuilles composant le couvert (Saugier, 1983). Plusieurs ajustements peuvent être apportés à l'architecture des plantes et à leur disposition dans le but de créer un équilibre entre la densité de plantation, la taille et la disposition des plantes, tout en minimisant l'ombre et en maximisant l'accès à la lumière pour chaque plante. Cela favorise une photosynthèse nette plus efficace et une utilisation plus optimale des ressources lumineuses disponibles. Par ailleurs, il est important d'essayer au maximum de réduire la proportion de feuilles d'ombre car celles-ci ne contribuent pas positivement au bilan carboné de la plante.

3. Concepts et définitions de l'architecture des végétaux

L'architecture des plantes est la résultante de la topologie de la plante, de la géométrie des organes et des rameaux. La topologie se réfère à l'organisation structurelle des organes, c'est-à-dire à la manière dont les différentes parties de la plante, telles que les racines, les tiges, les feuilles et les fleurs, sont disposées et interconnectées pour assurer leurs fonctions vitales. Elle définit l'organisation dans l'espace des organes qui la compose et évolue dans le temps (Godin et al., 1999).

L'architecture des plantes évolue au cours de leur développement dû principalement à l'émergence et de la disparition constante d'organes. Ce programme organogénétique est propre à chaque espèce voire génotype et est influé par l'environnement (lumière, température) ou les interventions humaines (taille, traitements phytosanitaires).

Chez la vigne, comme chez la plupart des espèces cultivées, les variations intra-plantes de la conductance stomatique, de l'activité photosynthétique, de la photomorphogenèse et des processus physiques sont liées à la structure de la canopée.

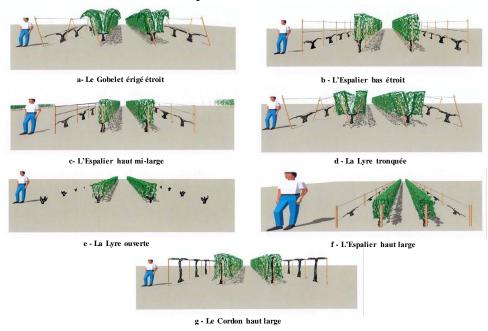


Figure 3: Modèle d'architecture de base des vignobles dans mode d'après Alain carbonneau

3.1. Impact de l'architecture sur les échanges gazeux foliaire

La photosynthèse est un processus vital pour les plantes, car elle permet la conversion de l'énergie solaire en énergie chimique et la production de sucres nécessaires à la croissance et au métabolisme. Par ce phénomène, les plantes acquièrent et assimilent l'énergie et le carbone nécessaires à leur croissance et survie (Loustau (D.) et al., 1999). Elle a généralement lieu dans les feuilles dont l'anatomie est spécialisée dans cette fonction. Les cellules des feuilles contiennent de nombreux chloroplastes contenant de la chlorophylle qui rendent effective la captation de l'énergie lumineuse. La lumière interagit donc avec les éléments constitutifs des plantes, notamment les feuilles, les tiges et les fruits.

La lumière, atteignant la canopée est soumise à des processus de réflexion, de transmission et d'absorption dont l'intensité dépend des longueurs d'onde considérées. L'efficience d'interception de la lumière par les plantes dépend alors de la structure de la couronne (géométrie et densité des composants) ainsi que des propriétés optiques des composants (Grant, 1997). Les propriétés optiques affectent principalement les facteurs de réflexion et de transmission. Les photons de certaines longueurs d'onde sont captés par les pigments contenus dans les tissus verts pour la photosynthèse. Les photons appartenant à ces longueurs d'onde constituent le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR). 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. Il est, en effet, observé un enrichissement en rouge sombre comparativement au rouge clair à l'intérieur de la canopée. Ces modifications sur rapport rouge clair/rouge sombre entraînent des modifications morphologiques chez les plantes.

La vigne est régulièrement confrontée à des conditions de stress hydrique. L'architecture de la vigne, comprenant la disposition des feuilles, des rameaux et des grappes, influence la manière dont la transpiration se produit. Les choix de taille, de palissage et d'éclaircissage des feuilles déterminent la surface totale de la plante exposée à l'air et à la lumière et permettent en partie lorsque les choix sont adéquats de limiter l'occurrence de situation de fort déficit hydrique. Chez la vigne, comme chez la plupart des espèces, un des effets les plus immédiats de la contrainte hydrique est le ralentissement de la croissance (Chaves & Davies, 2010; Cramer et al., 2007), qui intervient avant tout changement notable de photosynthèse (Cramer et al., 2013; Pellegrino et al., 2006). Ce ralentissement de la croissance entraîne en retour une modification de l'architecture de la plante.

Lorsque l'intensité du déficit hydrique est trop importante, les feuilles de vigne peuvent subir une sénescence accélérée. Cette sénescence précoce permet à la vigne de réaffecter ses ressources vers les parties de la plante qui sont essentielles à sa survie, comme les fruits.

3.2. Impact de l'architecture sur le rendement de la vigne.

L'élaboration du rendement est généralement considérée dépendante du nombre de ceps, nombre de rameaux, nombre de grappes, nombre de baies et du poids moyen baies, nombre de grappes par cep, le nombre de baies par grappe et le poids moyen baies (Carbonneau et al., 2015). Chacun de ces composants peut être impacté par de nombreux facteurs externes et internes durant les deux années consécutives du cycle reproducteur.

D'après (Pearce et Coombe (2005), le rendement, exprimé en tonnes par hectare, peut être décomposé selon les composantes ci-dessous :

$$Rendement\left(\frac{t}{ha}\right) = nb \ de \frac{ceps}{ha} \times nb \ de \frac{rameau}{cep} \times nb \ de \frac{grappes}{rameau} \times nb \ de \frac{baie}{grappe} \times poids \ moyen \ d'une \ baie$$

Il existe une corrélation entre la structure architecturale de la vigne et le rendement. Cette relation est essentielle dans la viticulture. Ainsi l'architecture de la vigne, caractérisée par des éléments tels que le positionnement des feuilles et des grappes, la disposition des branches, joue un rôle déterminant dans la productivité globale du vignoble. Les choix liés à l'architecture, tels que la densité de plantation, la taille hivernale et le mode de conduite qui détermine le nombre de bourgeons et par extension le potentiel de formation de grappes, ainsi que le mode de conduite adopté, influencent directement le rendement. Ce dernier influe sur des aspects tels que le microclimat environnant, la vigueur des plantes et leur aptitude à mener à bien leur processus de reproduction (Carbonneau et al., 2015). Le choix du mode de conduite, tel que la taille des vignes et leur palissage, a un impact sur la répartition de la lumière dans le vignoble. Il est essentiel pour les viticulteurs de comprendre et de gérer cette relation pour optimiser la production dans les vignobles.

Pour aider les viticulteurs à comprendre ce problème et dans leur choix de cépage, les chercheurs utilisent des modèles pour simuler et prédire l'impact de différentes architectures de la vigne sur la quantité et la qualité du rendement. Ces modèles prennent en compte divers paramètres tels que la disposition des feuilles, la surface des feuilles et les interactions avec les conditions environnementales.

3.3. Description générale du rameau de vigne

La vigne est une liane présentant une très forte croissance végétative. Le rameau de vigne se compose d'une série de phytomères, chacun portant un entre-nœud et une feuille. À l'aisselle des feuilles, un complexe gemmaire est également présent. Ce complexe gemmaire comprend des bourgeons axillaires au développement sylleptique (débourrement l'année de la croissance du rameau) et des bourgeons à développement proleptique (débourrement l'année suivant la croissance du rameau). Le phytomère de vigne peut également porter un organe oppositifolié (dont l'angle d'insertion est situé de l'autre côté de la tige par rapport à l'angle d'insertion du pétiole). Cet organe oppositifolié est soit une grappe soit une vrille. A la différence des vrilles qui peuvent apparaître tout le long des rameaux, les grappes n'apparaissent elles qu'à la base des rameaux. Un rameau de vigne porte en général d'une ou trois grappes. Chaque organe remplit une fonction spécifique, contribuant au fonctionnement global de la plante et à l'élaboration du rendement. Les entre-nœuds, servent de liaisons flexibles entre les nœuds, permettant la distance entre les organes et la maximisation de l'exposition à la lumière. Les feuilles réalisent l'activité photosynthétique ; les grappes, la reproduction et les vrilles permettent de l'accrochage des rameaux dans l'espace.

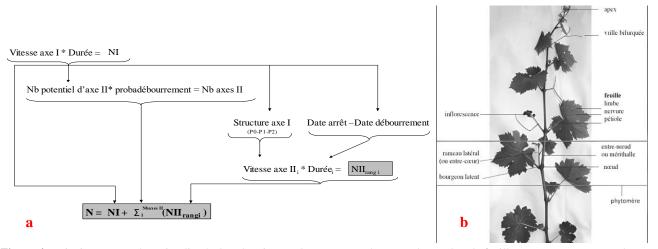


Figure 4 : Principaux paramètres impliqués dans la mise en place au cours du temps du nombre de feuilles par rameau. N : nombre total de phytomères, NI : nombre de phytomères primaires, NII : nombre de phytomères secondaires au rang i. (Louarn, 2005) b- organisation d'un rameau de vigne.

3.4. Organisation du rameau de vigne.

Un aspect fondamental de la structure du rameau est son origine : chaque rameau se développe à partir d'un bourgeon axillaire latent formé lors de la saison précédente. L'axe principal du rameau,

constitué de phytomères (unités de croissance comprenant entre-nœuds, feuilles, bourgeons axillaires et éventuellement des vrilles ou des grappes), résulte de l'activité méristématique de l'apex principal du bourgeon latent.

La vigne présente une phyllotaxie alterne et distique, avec les feuilles insérées au niveau des nœuds. Les entre-nœuds se distinguent par leur longueur, conférant à la vigne son caractère lianescent. Les organes oppositifoliés, tels que les vrilles et les grappes de raisin, suivent un rythme ternaire, bien que la première vrille détermine la limite supérieure pour la présence de grappes en tant qu'organes oppositifoliés. Les complexes axillaires, situés à l'aisselle de chaque feuille, comprennent un bourgeon anticipé appelé prompt-bourgeon, pouvant croître la même année pour former un rameau anticipé, et des bourgeons latents se développant l'année suivant la croissance du rameau qui ne les porte pas dans la même année. Ces complexes se conforment à trois principes : chaque feuille a un bourgeon, les préfeuilles varient selon le type de rameau, et les bourgeons préfoliaires sont latents, tandis que les bourgeons foliaires sont anticipés.

La succession de ces phytomères, tout comme leur croissance, suit un modèle de monopodial indéterminée. Cette organisation structurelle reflète une continuité évolutive, où les phytomères successifs s'additionnent pour former un axe cohérent et en constante expansion.

Les recherches menées par les chercheurs Gerrath et al., en 2001; Ordovas et al., 1983; Zimmermann, 1954 ont permis d'acquérir une meilleure compréhension de la répartition de la croissance auxiliaire de la vigne. Cette répartition spécifique varie en fonction du genre considéré et peut être classée en quatre types de séquences distinctes. (Figure). Dans le cas du genre Vitis, l'agencement de la croissance auxiliaire suit un schéma répétitif composé de trois éléments végétaux successifs nommés P0, P1 et P2. Ces éléments se déploient de manière régulière. En conséquence, il existe une relation entre l'agencement de la croissance auxiliaire et la longueur des entre-nœuds d'une part, et le développement des branches d'autre part (Bouard, 1966; Lebon et al., 2004; Ordovas et al., 1983; Zimmermann, 1954). Les phytomères de type P0 (sans vrille) présentent ainsi des entre-nœuds plus courts et portent des branches R0 qui se développent significativement plus rapidement que les branches R1 et R2 portées par les phytomères P1 et P2. La principale distinction entre les phytomères P1 (1ère vrille) et P2 (2ème vrille) réside dans la longueur de l'entre-nœud.

3.5 Ramification

La ramification de la vigne suit des processus particuliers qui sont étroitement liés à son cycle de croissance annuel. Ces processus de croissance conduisent à l'édification de la structure aérienne de l'arbre, constituée d'axes répétés, les branches résultant d'une division successive.

La ramification de la vigne peut être influencée par des facteurs environnementaux tels que la disponibilité en eau, la lumière et la température. Lorsque la vigne est confrontée à des conditions stressantes en l'occurrence le stress hydrique où évapotranspiration potentielle (Ep), devient supérieure à la quantité d'eau pouvant être extraite du sol par les racines, elle modifie sa physiologie pour faire face à ce stress (Cassagnes, 2011). Dans ces conditions, une réponse typique de la vigne est la diminution de

la vitesse de croissance des rameaux. Cette période de stress hydrique impacte également la vitesse d'apparition des feuilles primaires et au niveau des entre-nœuds, ralentit et diminue, la surface des limbes, d'où la baisse du fonctionnement des stomates.

Un autre aspect important des ramifications est que lorsque la vigne est confrontée à un déficit hydrique, la vitesse de production de la surface foliaire des feuilles secondaires est affectée de manière bien plus importante que celle des feuilles primaires. La réduction de la vitesse de production de la surface foliaire des feuilles secondaires permet de limiter la demande évaporative et ainsi d'économiser la ressource hydrique dans le sol (Lebon et al., 2004). L'approfondissement de la compréhension de l'organogenèse à l'échelle de l'ensemble du système de ramification permet d'améliorer considérablement la modélisation de la surface foliaire dans des environnements changeants. Cela ouvre la voie à des stratégies plus adaptées et durables pour la culture de la vigne, contribuant ainsi à une meilleure optimisation des rendements et de la qualité. Elle peut également être influencée par des facteurs génétiques.

4. Modélisation de l'architecture des végétaux

4.1 Historique des méthodes de simulation de l'architecture des végétaux

La recherche dans les années 1970 sur la compréhension de l'architecture des arbres a débouché sur le développement de modèles de croissance et de production qui répondent chacun à des objectifs spécifiques (De Reffye et al., 1993). Au fil du temps, des recherches et des travaux en informatique ont permis de créer des modèles spécialisés pour des applications spécifiques telles que la simulation du transfert d'eau, le transfert d'assimilats et la mécanique de l'arbre.

Grâce au développement des capacités de calcul informatiques, les chercheurs ont été en mesure de générer des structures arborescentes de plus en plus complexes, notamment grâce à des concepts tels que les fractales et les arbres combinatoires. Bien que certains développements récents, tels que L-Systems, aient intégré des règles de croissance plus élaborées pour les arbres, la plupart des modèles informatiques de simulation de la croissance des plantes sont nés dans le domaine de l'informatique. Ces modèles se sont concentrés sur des algorithmes spécialisés pour la construction d'arbres, mais ont souvent négligé une connaissance approfondie de la biologie des plantes.

Cependant, les programmes de développement des modèles tels que AMAP (Atelier de Modélisation de l'Architecture des Plantes), développés au Cirad, ont cherché à pallier cette lacune. Les chercheurs ont intégré des connaissances botaniques qualitatives, en particulier celles relatives à l'architecture des plantes, à des données quantitatives issues d'expérimentations agronomiques (Hallé et al., 1978). Cette approche pluridisciplinaire a permis de créer une chaîne complète de traitement des données : observation morphologique et architecturale des plantes, acquisition de mesures in situ, calcul des paramètres de fonctionnement méristématique et simulation de la croissance.

4.2. Importance de l'utilisation de la modélisation en agronomie

L'utilisation de modèles offre plusieurs avantages vis-à-vis de l'expérimentation en conditions réelles. Par exemple, dans une simulation, il est facile de modifier les variables exogènes et le paramétrage du modèle et ainsi de contrôler l'environnement de simulation. En outre, les modèles permettent de simuler des écosystèmes complexes mettant en jeu de nombreuses interactions entre les composantes constitutives du système et avec les facteurs biotiques ou abiotiques du milieu (Thornley, 2001a).

La simulation de l'architecture des arbres se trouve au carrefour de diverses disciplines scientifiques et leur permet de communiquer réellement entre elles. La modélisation de l'architecture des végétaux offre une approche complète et interdisciplinaire pour comprendre, prédire et manipuler la croissance, la forme et la réaction des plantes face à divers facteurs environnementaux et de gestion. Elle permet d'interpréter fidèlement la structure globale de l'arbre et de comprendre les mécanismes morphologiques qui lui ont donné naissance (Bourlière, 1971, Halle et Oldeman, 1970). Elle permet également d'aborder la plante dans sa totalité et l'ensemble des structures qui la constituent.

Elle offre des outils précieux pour prédire, comprendre et atténuer les effets du changement climatique sur la végétation. En combinant ces modèles avec des données climatiques et des observations sur le terrain, les chercheurs peuvent développer des stratégies efficaces pour favoriser la résilience des écosystèmes, des cultures et des espaces naturels face aux défis climatiques croissants.

4.3. L'approche plante virtuelle 3D pour la modélisation des plantes et peuplements cultivés

Il existe de multiples approches pour reproduire la configuration de la canopée. Ces approches varient principalement en termes de niveau d'échelle dans la description. Trois principales approches sont utilisées selon la complexité de la représentation spatiale de la surface foliaire. La première approche visant à assimiler le couvert à une grande feuille « Big Leaf », la seconde qui considère l'enveloppe comme un milieu turbide où s'applique la loi de Beer, et une troisième qui se base sur les modèles architecturaux proprement dits pour décrire la position 3D et les dimensions de chacun des organes du couvert. La plus simple décrit le couvert végétal comme une ou plusieurs couches horizontales homogènes de petites particules (approche dite du "milieu turbide"), (Monsi, 1953). Cependant, choisir une approche adéquate revient alors à prendre en compte plusieurs paramètres tels que l'hétérogénéité spatiale dans des couverts végétaux cultivés (vignobles) est une caractéristique essentielle de la culture de la vigne. Cette hétérogénéité a conduit plusieurs auteurs à proposer une modification de cette approche dans laquelle le concept de milieu turbide est pris en compte et appliqué à l'intérieur d'une enveloppe délimitant le volume de la couronne (Johnson & Lakso, 1991; Sinoquet et al., 1992).

La forme des organes constitutifs des plantes peut être intégralement caractérisée au moyen d'un ensemble de formes géométriques distinctes (telles que des cylindres, des cônes, des polygones, etc.), les dimensions et l'agencement de la plante étant déterminés par la nature spécifique de celle-ci. Ces formes géométriques, leurs dimensions et leur disposition spatiale, obéissent en partie à des règles d'ordre botanique (Prusinkiewicz, 1998; Birch et al., 2003) et/ou peuvent être obtenues par des mesures directes, comme la digitalisation en trois dimensions (3D) (Sinoquet & Rivet, 1997).

Aujourd'hui les approches géométriques représentation 3D sont de plus en plus utilisées pour modéliser la structure et le fonctionnement des plantes à différentes échelles. Ces approches permettent de calculer le fonctionnement des plantes à des échelles allant de l'organe à des peuplements entiers (Allen et al., 2005 ; Chenu et al., 2005 ; Fournier & Andrieu, 1999 ; Yan et al., 2004). Du fait de la difficulté à acquérir une description exhaustive sur un grand nombre d'individus, les maquettes 3D sont le plus souvent issues de mesures sur un nombre limité d'individus. Du fait de ce faible échantillonnage, la majorité des approches ne prend en compte la variabilité inter-plante existante, notamment lorsqu'un même génotype est considéré. Dans le cadre de la vigne, il semble important de prendre en compte la variabilité d'une plante à l'autre, du fait notamment de l'hétérogénéité du développement des rameaux annuels entre et au sein des plantes (Carbonneau & Cargnello, 2003) C'est ainsi qu'une une approche basée sur des modèles stochastiques a été adoptée pour simuler le développement des bourgeons axillaires et terminaux (Guédon et al., 2003).

4.4. Modélisation de l'architecture de la vigne

La modélisation de l'architecture de la vigne est une approche complexe et multidimensionnelle, visant à décrire la structure et le développement de cette plante viticole. Elle englobe la disposition des organes clés tels que les feuilles, les grappes, les rameaux et les bourgeons, ainsi que leurs relations spatiales et temporelles.

Pour modéliser l'architecture de la vigne, des approches de paramétrisation ont été utilisées dans des modèles architecturaux tels que les L-Systems et AMAPsim. Ces différentes approches se fondent sur une description minutieuse de la structure et de la forme des organes végétaux. Néanmoins, pour des plantes complexes en termes de ramification, comme la vigne, ces méthodes peuvent se révéler complexes à mettre en œuvre. De plus, peu d'entre elles ont été soumises à une validation rigoureuse à partir de données expérimentales indépendantes, comme l'ont souligné les travaux de (Casella & Sinoquet, 2003) sur le peuplier.

Il semble que l'application d'une approche similaire puisse être envisageable dans le cas de la vigne (Hébrard, 2004), cependant, cette approche nécessite encore des développements et des validations approfondis. C'est précisément dans cette direction que s'était orienté. Cette approche implique la description et l'utilisation d'un nombre restreint de variables architecturales.

L'idée derrière cette approche est de combiner des éléments conceptuels et des modèles stochastiques pour simplifier la modélisation de l'architecture de la vigne. Elle repose sur la reconnaissance que certaines caractéristiques architecturales clés peuvent être suffisamment bien représentées en utilisant un ensemble limité de paramètres. Ces paramètres peuvent alors être utilisés pour définir la structure générale de la vigne tout en prenant en compte la variabilité inhérente à la croissance des plantes.

III- Matériel et méthodes

1. Matériel végétal et conditions de culture

Cette étude a porté dans un premier temps sur un ensemble composé de 279 variétés de vigne provenant de la plus grande collection ampélographique au monde, du domaine de Vassal. Situé à proximité de Montpellier, le domaine de vassal est un centre de Ressources Biologiques de la Vigne (CRB-Vigne) unique au monde de par sa taille et une diversité variétale très importante. Des plants de vigne issues de cette collection de 279 génotypes ont fait l'objet de notre étude. Les plants ont été sélectionnés en fonction des cépages, de leur origine géographique, de leur âge et de leur stade de développement pour répondre aux objectifs spécifiques de la recherche.

Par la suite, approfondir les analyses, huit génotypes ont été sélectionnés parmi les 279 variétés étudiées. Ensuite, un échantillonnage des plantes a lieu sur la parcelle pédagogique et expérimentale du vignoble de la Gaillarde (Pierre Gallet) sur lesquelles des mesures ont été effectuées. Le vignoble pédagogique du campus la gaillarde est le premier vignoble artificiel au monde, il s'étend sur une superficie de 1 hectare avec une collection ampélographique constituée de 275 cépages, hybrides, portegreffes et espèces de vitacées réparties sur trois zones.

Lors de cette étape sur le terrain, des mesures ont été prises pour évaluer divers paramètres, tels que la croissance des rameaux, les caractéristiques des feuilles, la longueur des entre-nœuds, la longueur des pétioles et d'autres variables pertinentes. Cette sélection restreinte nous a permis de mener une étude plus détaillée sur ces génotypes particuliers, afin de pouvoir analyser et modéliser leur architecture et d'explorer plus en profondeur leurs réponses aux différents facteurs environnementaux.

Les plants ont été choisis en tenant compte de leur état sanitaire, répondant ainsi aux prérequis inhérents à une souche de vigne vigoureuse exempte de pathologie foliaire visible, ou de malformation des organes.

2. Acquisition des données

2.1. Observations et mesures sur les plantes

Dans un premier temps, des mesures ont été réalisées au cours de l'année 2021 pour évaluer les caractéristiques de croissance des génotypes étudiés. En juillet 2021, le nombre de feuilles sur les axes primaires a été dénombré pour huit individus par génotype, tandis que le nombre de feuilles sur les axes secondaires a été relevé pour quatre individus par génotype. En août 2021, la surface foliaire de trois feuilles a été mesurée pour chaque génotype, en utilisant un échantillon de quatre individus. En septembre 2021, la longueur de six entre-nœuds a été mesurée sur le même échantillon que celui utilisé pour les mesures de surface foliaire. Ces différentes mesures ont été effectuées conformément aux protocoles établis pour obtenir des données précises et exhaustives sur les performances de croissance des génotypes. Dans un second temps, une analyse et une caractérisation de la morphologie de huit génotypes classiques distincts de vigne ont été réalisées. À cette fin, un échantillonnage de quatre plants

présentant des stades ontogéniques identiques a été réalisé pour chaque génotype, suivi d'une description quantitative rigoureuse de la structure de chaque plante. Quatre rameaux représentatifs de la vigueur moyenne des rameaux de la souche ont été sélectionnés aléatoirement au sein de chaque plante choisie, et ces rameaux ont ensuite fait l'objet de mesures exhaustives. Cette démarche méticuleuse a permis de mener des observations et des analyses approfondies. Les données collectées englobent la longueur totale des rameaux, la surface individuelle de chaque feuille (SF) sur l'axe primaires et secondaires, ainsi que la longueur individuelle des entre-nœuds (LEN), des pétioles (LP) sur ces mêmes axes. Les longueurs des limbes de l'axe principal et secondaire ont été mesurées. Le nombre de feuilles primaires ou nombre de feuilles sur l'axe I (NFI) et le nombre de feuilles secondaires ou nombre de feuilles sur l'axe II (NFII) ont été enregistrés pour chaque génotype étudié. Les mesures utilisées pour reconstruire les maquettes 3D des plantes telles que la digitalisation magnétique sont très longues. Ainsi, seul un petit nombre de plantes peut être phénotypé, ce qui limite la simulation de la diversité des plantes.

Les longueurs des entre-nœuds, des feuilles et des pétioles ont été mesurées à l'aide de règles graduées. La longueur entre nœuds a été prise comme la distance entre deux nœuds consécutifs sur le rameau. La longueur des feuilles a été mesurée du point d'insertion du pétiole jusqu'à l'apex du limbe, tandis que la longueur des pétioles a été mesurée de la base du pétiole à son point d'insertion sur le limbe. En ce qui concerne la surface foliaire, elle a été mesurée à l'aide d'un planimètre (LI-3100C; LI-COR Biosciences, Lincoln, NE, USA). La notation des traits architecturaux a été effectuée au stade fermeture de la grappe : au même stade phénologique que les essais réalisés en 2021.

2.2. Modélisation de la mise en place dynamique de l'architecture.

En tenant compte (1) de la complexité de l'architecture des rameaux annuels de certains génotypes à forte ramification, et (2) des interactions entre les composantes végétales et les directions de croissance des rameaux, il est apparu manifeste que l'établissement de règles architecturales déterministes préétablies manquait de pertinence. C'est pourquoi une approche basée sur une sélection d'un nombre restreint de paramètres architecturaux très variables a été réalisée, basé sur l'approche de modélisation stochastique, tel qu'énoncé par (Luquet, 2002).

Afin de conserver l'information de la structure globale de la plante et de pouvoir repositionner dans son architecture les entités mesurées, un codage des observations (Rey et al., 1996) est nécessaire pour enregistrer d'une façon stricte les données collectées. Ce codage correspond à une véritable représentation formelle du rameau qu'il est ensuite possible d'interroger à partir d'un langage particulier (Rey et al., 1996).

Le fichier rameau moyen (figure 18 annexe) se présente comme suit. Un nombre de phytomères, un nombre de feuilles secondaires répartis suivant les phytomères, la surface individuelle des feuilles primaires, surface individuelle des feuilles secondaires (le nombre moyen de feuilles par axe et la surface moyenne des feuilles). Dans cette étude, les angles de courbures, d'inclinaison, et d'azimut des rameaux sont simulés à partir de données récoltées précédemment sur Syrah pour des vignes palissées (Louarn et al., 2007). Cette hypothèse est assez réaliste, étant donné que notre étude porte également sur des plantes

palissées, où l'orientation des rameaux est principalement déterminée par le palissage. Cette hypothèse aurait été peu réaliste si nous avions considéré des vignes en port libre.

3. Reconstruction des maquettes 3D

Le modèle TopVine utilisé dans cette étude pour la reconstruction de l'architecture de la vigne est celui décrit par Louarn et al., en 2008. Ce modèle décrit le couvert comme un volume occupé par des rameaux appelés « rameau moyen ». La surface foliaire de ces rameaux est portée par les axes primaires et secondaires. Ce modèle simule le positionnement dans l'espace des souches et des feuilles en distribuant la surface foliaire entre les feuilles des axes primaires et secondaires (Louarn, 2005). Pour représenter l'architecture de la vigne, Topvine s'appuie sur un ensemble de paramètres et des règles de reconstruction. Les paramètres du modèle sont consignés dans quatre fichiers : Fichier "carto", fichier "rameau moyen", fichier "2W G (2 wire Grenache)", et le fichier "allométrie". Dans le fichier "carto" (cartographie), sont fournies les coordonnées de la base de chaque souche à simuler. Ce fichier d'entrée permet notamment de rendre compte de la densité de plantation des ceps. Le fichier "rameau moyen" fourni en entrée du modèle le nombre de phytomères de l'axe I, un nombre de feuilles primaires, un nombre de feuilles secondaires, une surface des feuilles primaire et secondaire (Figure 18, Annexe). Le fichier 2 wire Grenache contient tous les paramètres des lois de distribution des angles des feuilles et des rameaux et le fichier allométrie rend compte de la longueur des entrenoeud. À partir de ces fichiers dont les paramètres sont extraits directement de mesures sur des plantes, le modèle Topvine est susceptible de simuler la structure du couvert des plants de vigne. Le logiciel Python a été utilisé pour implémenter ce modèle, quant à la visualisation 3D, elle est générée sous la forme de scènes virtuelles en 3D par la bibliothèque PlantGL d'OpenAlea (Pradal et al., 2008).

Dans le modèle (Louarn, 2005), une structure virtuelle prenant la forme d'un limbe a été utilisée. Les feuilles sont représentées comme une combinaison de polygones. Les "entrenoeuds", quant à eux, sont représentés par des cylindres, avec un diamètre d'approximativement d'un centimètre. Pour le tronc quant à lui, il est représenté par l'agrégation de plusieurs cylindres de diamètres distincts.

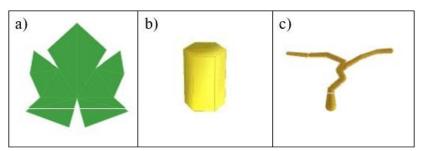


Figure 5 : Symboles 3D utilisés : limbe de vigne (a), entre-nœud (b) et souche taillée en cordon bilatéral (c).

À ce jour, le modèle TopVine présente une limite importante. Cette limitation réside dans l'incapacité actuelle de TopVine à intégrer (i) la variabilité inter-plante et qui peut exister pour différentes plantes d'un même génotypique et (ii) la variabilité intra-plante entre les différents rameaux d'une même souche. En conséquence, l'approche adoptée demeure centrée sur ce que l'on peut considérer comme un "rameau moyen" qui représente à lui seul les différents génotypiques. Cette méthode consiste à effectuer

un tirage aléatoire d'un rameau par génotype. Malgré tout, (Louarn et al., 2007) intègrent de façon indirecte un certain niveau de variabilité dans la longueur des axes qui est multiplié par un nombre aléatoire. Cependant, cette méthode n'entraîne pas de modification du nombre de feuilles par rameaux alors que celui-ci est connu pour être variable entre plante et au sein d'une même plante.

Un autre point important concerne la longueur des entre-nœuds (LEN). Dans le modèle, les entre-nœuds le long des rameaux ont une longueur constante. Il repose donc sur l'hypothèse clé de considérer tous les rameaux d'une vigne comme un "rameau moyen", une approche courante pour les plantes annuelles, mais limitée pour la vigne en raison de la variabilité marquée de la croissance entre rameaux d'une même plante et entre plantes d'un même cépage sur une parcelle. Cette simplification ne reflète pas les variations des longueurs d'entre-nœuds que l'on peut observer dans des conditions naturelles. Dans la réalité, les longueurs d'entre-nœuds varient vis- à -vis de génotype et en fonction de divers facteurs tels que la position du rameau sur la plante, ou les conditions environnementales.

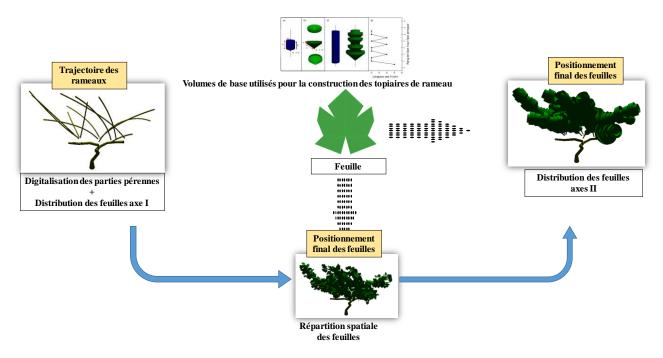


Figure 6: Construction d'un vignoble virtuel et analyse de son fonctionnement (Louarn et al. 2008, Ann. Bot ; Louarn et al., 2008 AJGWR).

4. Modélisation de la surface foliaire et de la longueur du rameau

La modélisation de la surface foliaire et de sa disposition spatiale au sein d'un rameau intègre trois étapes. Le modèle développé est stochastique avec pour objectif de représenter la variabilité intra plante de l'architecture des rameaux (Figure 7).

Étape 1 : Génération aléatoire du nombre de feuilles sur l'axe principal (NFI)

La première étape de la modélisation a consisté à simuler le nombre de feuilles sur l'axe primaire. Ce nombre de feuilles primaires (NFI) est simulé par une loi normale avec moyenne et écart-type. Cela a permis d'obtenir des valeurs aléatoires, reflétant la variabilité inter et intra plantes d'un même génotype.

$\underline{\acute{E}tape~2}$: Calcul de la surface individuelle des feuille, calcul de la longueur des entre-nœuds et calcul du nombre de feuilles secondaires

Deux modèles ont été testés, une distribution de Poisson (avec un seul paramètre, mu, l'espérance de la loi) et une binomiale négative. La surface foliaire le long de l'axe est déterminée par une formule :

$$SF = SF_{max} \times ((f(a), (t), (b)) \times Rang_i$$

où SF_max est la surface foliaire individuelle, f (a, t, b) est une fonction bilinéaire à trois paramètres basés sur les paramètres a, t et b du profil de la surface foliaire, et Rang_i (rang par nombre de feuille primaire) est le rang du phytomère portant la feuille le long de la tige. Ce rang est exprimé en comptant le nombre de feuilles depuis la base du rameau. Le nombre de feuilles sur les axes secondaires est ensuite estimé en fonction du rang du phytomère le long de la tige.

- Si le rang du phytomère est supérieur à la différence entre le nombre total de feuilles primaires et le nombre de phytomères sans ramification à l'extrémité du rameau, alors le nombre de feuilles secondaires est nul. Le nombre de feuilles sans ramification est considéré comme constant et égal à 6 (Louarn et al., 2007).
- Si le rang de la feuille est dans la zone de ramification (en dessous de la zone sans ramification), une loi binomiale négative a été utilisée pour simuler le nombre de feuilles sur chacun des axes secondaires. Cette loi est caractérisée par prend en compte deux paramètres : "size" et "mu". "mu" est la valeur moyenne pour chaque tirage, et "size" un paramètre de dispersion de la loi. "size" est une valeur positive ; plus "size" est faible, plus la probabilité d'avoir des valeurs éloignées de "mu" augmente.

Étape 3 : Détermination de la surface foliaire des feuilles secondaires

Le nombre de feuilles secondaires calculées a permis de déterminer la surface foliaire totale des feuilles secondaires. Cela s'est fait en utilisant une fonction linéaire qui prend en compte le nombre de feuilles secondaires.

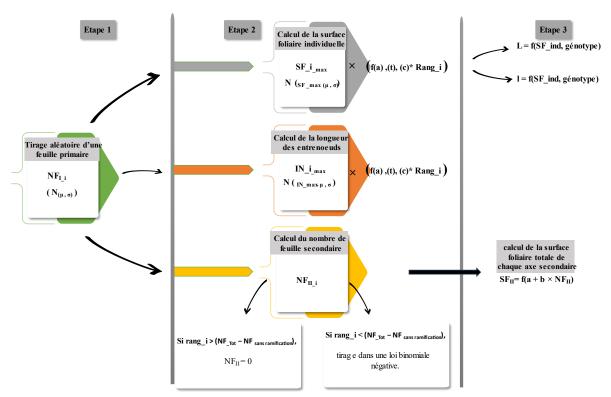


Figure 7: schéma conceptuel de la modélisation de la surface foliaire et de la longueur des entre-nœuds. NFI = nombre de feuilles primaires, NII = nombre de feuilles secondaires. NFII, SFII = surface foliaire totale de chaque axe secondaire, IN = Longueur entre-nœud.

5. Analyse statistiques des données

Les données expérimentales sur la vigne décrivant les traits architecturaux de chaque rameau ont été explorées et soumises à une analyse approfondie. Leurs distributions des traits ont été visualisées et leur héritabilité calculée. Cet ensemble de données comprend des données expérimentales de 2021 et celles de 2023 acquises pour cette étude. Les données ont été soumises à une analyse des composantes de la variance pour voir la part de la variance expliquée par chaque facteur dans le modèle (H² au sens large). Le calcul de l'héritabilité au sens large a été réalisé sur les données expérimentales acquises en 2021.

$$H^2 = V(G) / (V(G) + V(res)/nb_obs)$$

V(G) =: La variance génétique, V(res) =La variance résiduelle, $nb_obs :$ Le nombre d'observations

Afin de tester la variabilité des traits architecturaux en fonction des génotypes, des analyses de variance (ANOVA) à un facteur ont été réalisées suivant un modèle Yijk = $\mu + \alpha i + \epsilon ijk$ avec le logiciel R. Des tests de normalité (Shapiro.test), et d'hétéroscédasticité (bartlett.test) ont été préalablement réalisés sur les données ; quand les conditions de normalité des résidus et d'homogénéité de la variance n'étaient pas vérifiées, une transformation en log a été appliquée. Si les conditions n'étaient toujours pas vérifiées, le test non paramétrique de Kruskal-Wallis a été appliqué suivi des tests de dunn et de test de Wilcoxon. Pour ce qui est des variables de comptage à savoir le nombre de feuilles primaires et

secondaires, celles-ci ont été traitées au moyen d'un modèle de type Poisson. Lorsque les tests ont détecté un effet de l'un des facteurs, des tests post-hoc de Tukey sont effectués pour comparer chaque modalité des facteurs.

Des analyses quantitatives ont ensuite été menées pour évaluer et caractériser la variabilité architecturale, l'héritabilité des différents caractères et les corrélations existantes entre les traits au sein de la population étudiée. Les résultats recueillis au cours de cette expérimentation ont ensuite été comparés en se basant sur des analyses de corrélation avec les résultats recueillis au cours d'une autre expérimentation réalisée en juillet 2021, où les feuilles sur les axes primaires ont été dénombrées pour huit individus par génotype, quatre individus par génotype pour les feuilles secondaire, avec des surfaces de trois feuilles mesurées par génotype.

Une analyse en Composantes Principales (ACP) a été effectuée afin de mettre en évidence la structuration des réponses en montrant le regroupement des individus selon des combinaisons, ensuite, l'analyse de variance (VCA) des composantes a été faite sur les différents facteurs en fonction des traits.

IV- Résultats

1. Analyse de la variabilité génotypique au sein de la core collection des 279 génotypes

1.1 Exploration des données phénotypiques

Dans cette partie, la variabilité génotypique a été mise en évidence à travers différentes variables morphogénétiques et ces variabilités sont estimées à partir des mesures effectuées sur les rameaux individuels pour chacune des plantes (Figure 8).

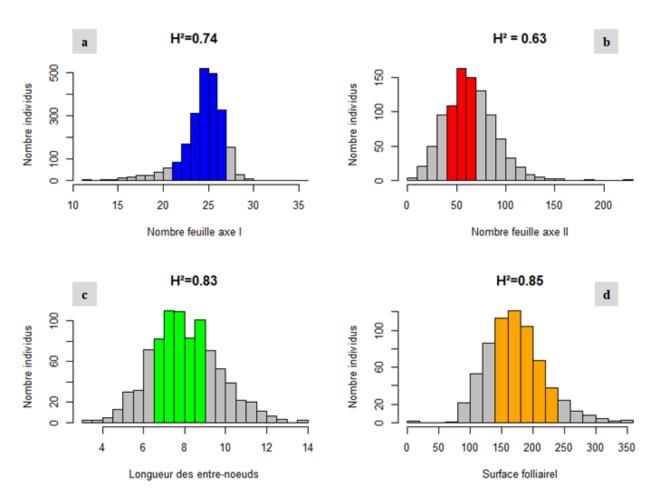


Figure 8: Histogramme de distribution des valeurs phénotypique des 279 génotype de la core collection, avec 8 génotype suivis (Carignan, Chasselas, Clairette, Marselan, Mauzac, Mourvèdre, Petit_Verdot, Vermentino) et leur position dans la distribution marquée en (bleu) le nombre de feuille primaire (NFI), en (rouge) le nombre de feuille secondaire (NFII), en (vert) la longueur des entre-nœuds (LAN) et en (orange) la surface foliaire (SF).

L'analyse de l'héritabilité au sens large des quatre variables d'intérêt, à savoir : la surface foliaire (SF), la longueur d'entre-nœud (LEN), le nombre de feuilles primaires et le nombre de feuilles secondaires, révèle un fort déterminisme génétique des traits architecturaux étudiés. Il y a une tendance marquée vers la transmission des caractères phénotypiques au sein de la population étudiée. La surface foliaire (SF), caractérisée par une héritabilité de H²=0.85, et la longueur d'entre-nœud (LEN), avec une

héritabilité de H²=0.83, se distinguent par des niveaux élevés d'héritabilité. Par contre, le caractère nombre de feuilles secondaires indique une héritabilité faible, estimée à H²=0.65.

1.2. Analyse des composantes de l'architecture du rameau de 279 génotypes

Les deux premiers axes de l'ACP sur les quatre variables mesurées dans la population représentent 65% de l'inertie totale des données phénotypiques. Cette valeur étant supérieure à la valeur référence de 60.5%, la variabilité expliquée par ce plan est donc significative. Les variations sur l'axe 1 de l'ACP sont principalement expliquées par les variations de LEN et SF et celles sur l'axe 2 par NFI et NFII.

Dans notre échantillon, nous observons des corrélations significatives par paires : le nombre de feuilles de l'axe 1 (NFI) est fortement corrélé au nombre de feuilles de l'axe 2 (NFII), et la longueur des entre-nœuds (LEN), est corrélée à la surface foliaire (SF) (Figure 8).

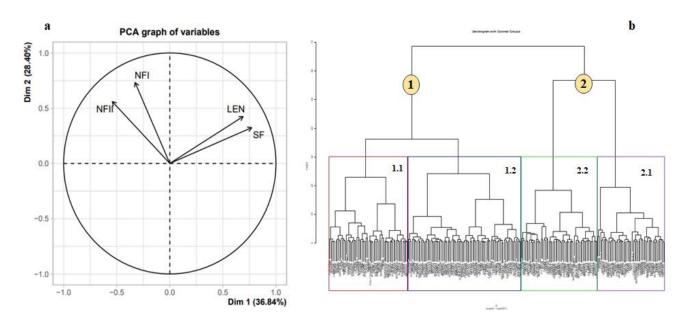


Figure 9 : a- analyse des composantes principales sur les moyennes génotypiques pour les variables phénotypiques NFI, NFII, LEN et SF b- Dendrogramme de la Classification Ascendante Hiérarchique des 279 génotypes prises en compte pour l'analyse des données.

Le clustering réalisés sur l'ensemble sur les moyennes des génotypes montrent une séparation des 279 génotypes en 2 groupes principaux séparés en deux sous-groupes (tableau 1). Le groupe 1, contient 146 individus, tandis que, le groupe 2 en contient 109. Le nombre de feuilles primaires (NFI) ne varie pas en fonction des génotypes entre les deux groupes. Cependant les valeurs du nombre de feuilles secondaires, de la longueur entre-nœud et de la surface foliaire varient considérablement entre les génotypes des deux groupes. On note donc, les génotypes du groupe 1 ont un nombre de feuilles secondaire moyen NFII = 70, avec une longueur des entre-nœuds de LEN = 8.85 cm et des surface moyenne des feuilles de 185cm², tandis que les génotypes du groupe 2 ont un nombre restreint de feuille secondaire NFII = 56 avec des feuilles de surface plus petites.

Les groupes 1 et 2 sont séparés en 4 sous-groupes à savoir : 1.1, 1.2, 1.3, et 1.4. Le sous-groupe 1.2 regroupe plus de 34% des génotypes. Les sous-groupes 1.2 et 2.2 présentent des disparités notables entre eux en ce qui concerne l'ensemble des caractères étudiés, à l'exception des groupes 2 et 3 qui manifestent une similitude (tableau 1).

Tableau 1: Répartition des génotypes en fonction des 2 grands groupes et 4 sous-groupes de génotypes de la population de 279 génotypes de la core collection de vassal avec moyenne en termes de variabilité suivant les traits d'architectures. NFI = Nombre de feuille primaire, NFII = Nombre de feuille secondaire, SF_max = Surface foliaire, LEN_max = Longueur entre-nœud

Group	Sous-groupe	Génotype	NFI	NFII	LEN (cm)	SF (cm ²)
1	1.1	60	24.4	54.8	10.0	206.6
1	1.2	86	24.5	85.6	7.7	165.6
2	2.1	58	23.7	46.6	7.2	156.4
2	2.2	51	25.8	65.5	7.6	165.8

Les génotypes du sous-groupe 1.2 sont les plus vigoureux avec la plus grande surface foliaire individuelle et les entre-nœuds les plus longs (206 cm² et 10.0 cm), respectivement. Les génotypes des trois autres sous-groupes ne se distinguent pas les uns des autres pour leur longueur entre-nœuds (LEN_max) et leur surface foliaire (SF_max) mais sont moins vigoureux que ceux du sous-groupe 1.2. Cependant, les génotypes du sous-groupe 2.1 ont une surface foliaire plus petite (156 cm²), ainsi que de petites longueurs entre-nœuds (7.2 cm). En ce qui concerne le caractère nombre de feuilles secondaires (NFII), le sous-groupe 1.2 contient les génotypes avec le plus grand nombre de ramifications (86), tandis que les génotypes du sous- groupe 2.1 avec une valeur moyenne de (55) ramifient moins (tableau 2).

Tableau 2: Répartition des génotypes en fonction des 4 sous-groupes de 8 génotypes suivis dans la population de 279 génotypes de la core collection de vassal avec moyenne en termes de variabilité suivant les traits d'architectures. NFI = Nombre de feuille primaire, NFII = Nombre de feuille secondaire, SF_max = Surface foliaire maximale, LEN_max = Longueur entre-nœud maximale

Genotypes	NFI	NFII	LEN (cm)	SF (cm²)	groups
Carignan	25.7	51.7	8.2	230.1	2.1
Chasselas	25.9	71.0	7.6	172.7	2.1
Clairette	24.9	37.0	7.4	186.2	2.1
Marselan	NA	NA	NA	NA	NA
Mauzac	26.1	56.5	6.6	129.5	2.1
Mourvedre	23.5	38.7	7.9	180.7	2.2
Petit_Verdot	24.5	60.8	8.4	153.1	1.2
Vermentino	24.2	49.0	9.1	137.2	1.1

2. Analyse des traits développementaux et morphologiques des huit génotypes issus des expérimentations au champ en 2023.

L'analyse de la variance des traits révèle un effet génotype significatif pour l'ensemble des caractères mesurés (Tableau 3). Ces résultats indiquent la présence de la forte variabilité des 8 génotypes étudiés, ce qui justifie l'étude et l'analyse des facteurs génotype et rameau.

Tableau 3 : Analyse des composants de la variance des traits phénotypiques. (Part de variance expliquée par les différentes composantes : génotype, plante, rameau.)

			Pour	Pourcentage de variabilité expliquée (%)			
Trait	Obs(n)	Moyenne	Génotype	Plant	Rameau		
NFI	128	21.9	37.7	15.2	47		
NFII	119	19.6	41.2	11.4	47.4		
LEN	128	4	73.3	15	11.7		
SF	128	200.1	73.4	8.7	17.9		

2.1 Variabilité du nombre moyen de feuilles sur l'axe primaire (NFI) en fonction des génotypes

Il existe des différences significatives du nombre de feuilles primaires (NFI) entre les génotypes au seuil p < 0.05 (figure 10). Le génotype "Marselan" se distingue par le nombre moyen le plus élevé de feuilles primaires avec une valeur de 24.6 (\pm 2.4). Les génotypes "Chasselas" 23.56 (\pm 4.1) et "Mauzac" (23.9 (\pm 2.9) révèlent également des nombres relativement élevés en termes de nombre de feuilles primaires.

Cependant, il convient de noter que les génotypes "Mourvèdre", affichant une moyenne de 16,9 (\pm 1,9), et la "Clairette", avec une moyenne de 19,6 (\pm 4,3), se démarquent par des valeurs moyennes inférieures. Par contraste, les génotypes "Carignan" (avec une moyenne de 21,75), "Petit Verdot" (ayant une moyenne de 20,5) et "Vermentino" (présentant une moyenne de 24,4 \pm 2,3), se positionnent dans une plage intermédiaire.

Autour des moyennes des variables de chaque génotype, il y a une forte dispersion des données. Ces écarts types calculés, mettent en évidence une variabilité intragénotypique du nombre de feuilles primaires (NFI) au sein de l'échantillon analysé.

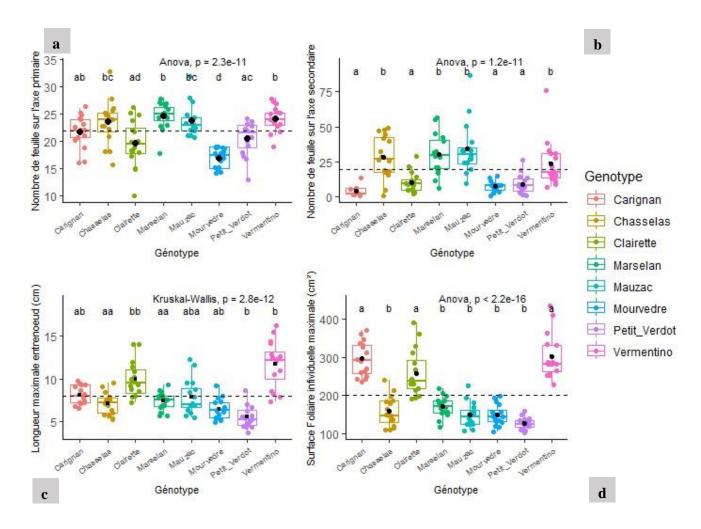


Figure 10: Variabilité des traits d'architectures a- nombre de feuilles sur l'axe primaire (NFI), b- Nombre de feuille sur l'axe secondaire (NFII), c- Longueur maximale entre-nœuds (LEN_max, d- surface foliaire individuelle maximale des en fonction des génotypes.

2.2 Variabilité du nombre moyen de feuilles sur l'axe secondaire (NFII) en fonction des génotypes

L'analyse des données révèle une différence significative entre les génotypes étudiés. Il est notable que les génotypes spécifiques "Chassela" "Mauzac" et "Marselan" se démarquent distinctement par les nombres moyens de feuilles secondaires les plus élevés, enregistrant respectivement 29.2 (±15), 33,3 (± 18) et 30,4 (± 14) (Figure 10). Le génotype "Vermentino" enregistre également un nombre conséquent de feuilles secondaires avec une valeur de 23.3 (±16.8). Par contre, les génotypes "Mourvèdre" et "Carignan" se caractérisent par les nombres les plus faibles, enregistrant respectivement 7,5 (± 3,7) et 4 (± 4). Il en est de même pour "Petit Verdot" et "Clairette" qui comptabilisent un nombre de feuilles secondaires faible de 9.1 (±7) et 10.4 (±7). Par ailleurs, il convient toutefois de noter que les écarts observés entre les valeurs du caractère phénotypique mesuré (NFII) révèlent une dispersion significative autour de leur moyenne respective. Cette observation rend compte de la forte variabilité existante entre les génotypes présents au sein de la population étudiée.

2.3 Variabilité de la longueur entre-nœuds (LEN_max) en fonction des génotypes

Sur les 8 génotypes étudiés, tous présentent une variabilité intra et inter génotypique. L'examen des données relatives à la longueur des entre-nœuds a révélé des différences significatives (p < 0.05) des génotypes au sein de la population étudiée par rapport à la longueur des entre-nœuds (LEN_max) (Figure 10).

Plus particulièrement, le génotype "Vermentino" se distingue parmi les 8 mis en évidence avec la plus grande longueur maximale des entre-nœuds mesurant $11.7~(\pm~0.9)$ cm, tandis que "Petit Verdot" affiche la plus petite longueur qui mesure $5.5~(\pm~0.6)$ cm. Par ailleurs, les génotypes "Clairette", "Carignan", "Marselan" et "Mauzac" enregistrent des longueurs des entre-nœuds pas trop différenciées avec des valeurs de mesures respectives de $9.9~(\pm0.7)$ cm, $8.1~(\pm0.6)$ cm, $7.4~(\pm0.34)$ cm, $8.3~(\pm0.5)$ cm. Cette variation indique des différences significatives dans la croissance et la structure des rameaux entre les variétés.

2.4 Variabilité de la surface des feuilles sur l'axe primaire (SF_max) en fonction des génotypes

L'analyse des données phénotypiques révèle une différence significative au seuil (p < 0.05) d'un génotype à l'autre de la surface foliaire individuelle (Figure 10). Le génotype "Vermentino" se démarque par la plus grande surface foliaire mesurée de 279 cm² (\pm 50 cm²). Carignan et Clairette possèdent également de larges feuilles en termes de surface respective mesuré de l'ordre 265 (\pm 45) cm² et 235 (\pm 60) cm². Certains génotypes ont des feuilles moins larges ou encore plus petites. Tels sont le cas de "Petit Verdot" et mourvèdre qui affichent respectivement les plus petites surfaces foliaires de 116 cm² (\pm 15 cm²) et 135 (\pm 27). Les valeurs des écarts types, résultant de calculs, apportent une mesure explicite de la variabilité à la caractéristique de ce trait phénotypique qu'est la surface des feuilles. Cette variabilité est observée au sein des différents génotypes mis en évidence par l'analyse, et elle reflète les divergences significatives dans les dimensions foliaires entre ces génotypes.

3. Relations d'allométrie à l'échelle des rameaux

3.1 Relation entre longueur pétiole (LP), en fonction de la surface foliaire (SF) et longueur entre-nœud (LEN).

L'analyse de la corrélation mettant en relation la surface foliaire (SF) et la longueur du pétiole pour chaque génotype (Figure 11), révèle l'existence d'une relation de linéarité entre ces variables deux à deux. Pour l'axe primaire (axe1), cette corrélation positive entre la longueur du pétiole et la longueur des entre-nœuds est forte avec (R² = 0.83) et reste significative au seuil (P<0.001). Il en est de même pour les axes secondaires pour lesquels il y a une forte corrélation positive entre la longueur du pétiole et la longueur des entre-nœuds avec R²=0.74. En ce qui concerne la corrélation entre la longueur du pétiole (LP) et la surface foliaire (SF) de l'axe primaire, il existe une corrélation positive forte entre ces deux variables avec R² = 0.90. Pour l'axe secondaire, la corrélation entre la longueur du pétiole et la surface foliaire est modérément positive avec R² = 0.83.

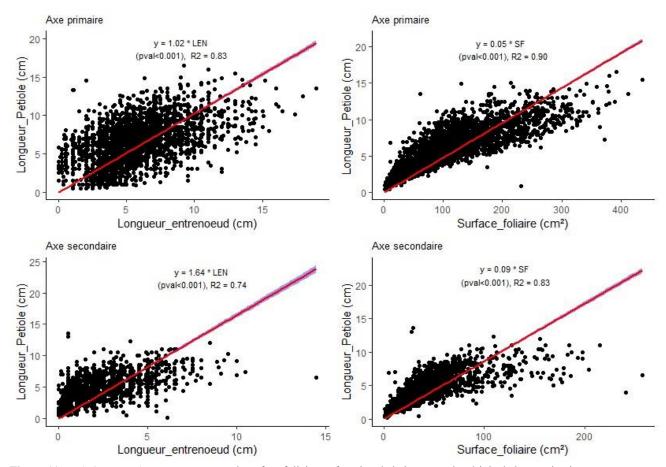


Figure 11 : Relation entre longueur entre-nœud, surface foliaire en fonction de la longueur du pétiole de l'axe primaire

Tableau 4 : Paramètre de corrélation résumé en fonction des génotypes

	Axe pr	imaire	Axe secondaire			
	Longueur pétiole en fonction de longueur entre-nœud	Longueur pétiole en fonction de la surface foliaire	Longueur pétiole en fonction de longueur entre-nœud	Longueur pétiole en fonction de la surface foliaire Pente		
	Pente	Pente	Pente			
Carignan	1.08	0.04	1.97	0.06		
Chasselas	1.27	0.07	1.89	0.10		
Clairette	0.86	0.04	1.55	0.08		
Marselan	1.2	0.06	2.02	0.11		
Mauzac	0.88	0.06	1.56	0.10		
Mourvedre	1.18	0.06	2.33	0.10		
Petit_Verdot	1.36	0.07	1.85	0.11		
Vermentino	0.9	0.04	1.36	0.06		

4. Analyse comparative des traits mesurés au champ en 2023 et en pot en 2021 sur les huit génotypes d'intérêt.

Les huit génotypes comparés (tableau 5), présentent des variations en termes de traits architecturaux en fonction de leur origine. Les données issues de l'expérimentation en pot révèlent une moyenne de 24 feuilles primaires, une surface foliaire moyenne de 170 cm² et une longueur moyenne des entre-nœuds de 7.9 cm. En comparaison, dans le contexte en plein champ (données collectées en 2023 dans le compte de cette étude), les mesures enregistrées indiquent une moyenne de 22 feuilles primaires, une surface foliaire moyenne de 184 cm² et une longueur moyenne des entre-nœuds de 8 cm.

Cependant en analysant les valeurs moyennes du nombre de feuilles secondaires provenant des deux expérimentations, on observe une disparité entre ces deux ensembles de données. Les génotypes issus de l'expérimentation en pot révèlent un nombre moyen de feuilles secondaires de 52, tandis que ceux collectés en plein champ montrent une moyenne de 18 feuilles secondaires. Les données révèlent donc des valeurs moyennes similaires pour les paramètres de surface foliaire (SF_max) et de longueur des entre-nœuds (LEN_max) entre les deux contextes de culture ; et une disparité en ce qui concerne le nombre de feuilles secondaire entre les plants cultivés en pots et ceux en plein champ

Tableau 5: Comparaison des traits d'architectures des 8 génotypes issus des deux jeux de données. NFI = Nombre de feuilles primaires, NFII = Nombre de feuilles secondaires, SF_max = Surface foliaire maximale, LEN_max = Longueur entre-nœud maximale.

Huit (08) génotypes issus de l'expérimentation du vignoble expérimentale et pédagogique de la gaillarde					Huit (08) génotypes issus des 279 génotype de la core collection de vassal			
Génotype	NFI	NFII	SF_max (cm²)	LEN_max (cm)	NFI	NFII	SF_max (cm²)	LEN_max(cm)
Carignan	21.8 (± 2.9)	4.3 (± 4)	265 (± 45)	8.1 (± 0.6)	25.7 (± 1.5)	51.7 (± 14)	230 (± 78)	8.2 (± 0.9)
Chasselas	23.6 (±4.1)	29.2 (± 15)	141 (± 39	7.1 (± 0.5)	25.8 (± 0.8)	71 (± 16.9)	172 (± 17)	7.6 (± 0.9)
Clairette	19.6 (± 4.3)	10.4 (± 7)	235 (± 60)	9.9 (± 0.7)	24.9 (± 0.9)	37 (± 11.5)	186	7.4 (± 0.4)
Marselan	24.6 (± 2.4)	30.4 (± 14)	155 (± 26)	7.4 (± 0.34	NA	NA	NA	NA
Mauzac	23.9 (± 2.9)	33.3 (± 18)	149 (± 31)	8.3 (± 0.5)	26.1 (± 1)	56.5 (± 6.4)	129 (± 15)	6.5 (± 0.5)
Mourvèdre	16.9 (± 1.9)	7.5 (± 3.7)	135 (± 27)	6.4 (± 0.6)	23.5 (± 1.9)	38.7 (± 18.9)	180 (± 72)	7.9 ((± 1.1)
Petit_Verdot	20.5 (± 3.1)	9.1 (± 7)	116 (± 15)	5.5 (± 0.6)	24.5 (2.1)	60.75 (± 16.9)	153 (± 46)	8.4 (± 1.1)
Vermentino	24.4 (± 2.3)	23.3 (± 16.8)	279 (± 50)	11.7 (± 0.9)	24.2 (± 1.3)	49 (± 22.3)	137 (± 48)	9.1 (± 0.8)

5- Estimation des valeurs du paramètre du modèle

5.1 Profil de longueur des entre-nœuds de surface foliaire

Le profil de distribution des longueurs des entre-nœuds le long de l'axe principal ainsi que les profils de surfaces ont été analysés à l'échelle du rameau (Figure 12).

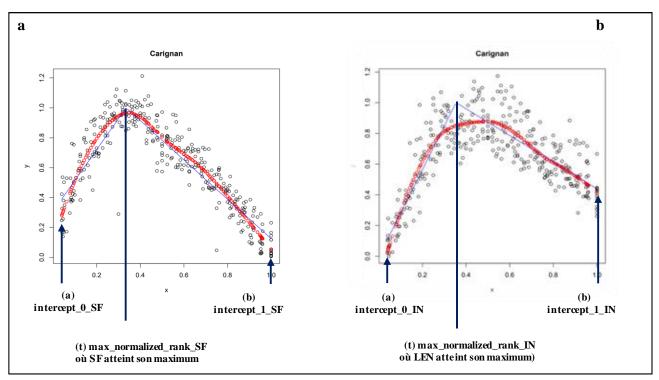


Figure 12: Profil représentant la distribution en rang normalisée de la surface des feuilles et les longueurs des entre-nœuds le long du rameau du génotype Carignan où SF et LEN atteignent leur maximum. Pour chaque variables phénotypique 3 paramètres d'estimation qui sont pour SF (intercept o, max_normalized_rank_SF, intercept 1) et pour LEN (intercept o, max_normalized_rank_LEN, intercept 1. Les points représentent SF et LEN, les traits bleus représentent la tangente). Y= surface foliaire, X= Rang_i

On constate une différence de distribution des feuilles et leur surface suivant un gradient vis-àvis de l'axe primaire. La figure 12 présente un exemple d'ajustement bi-linéaire réalisé sur le génotype "Carignan" (figure12a) pour la surface foliaire individuelle et la longueur des entre-nœuds. Ces différences de profil de distribution des génotypes ont été évaluées en comparant les trois paramètres d'estimation de la fonction "a", "t" et "b" obtenus après la normalisation des variables surface foliaire et longueur entre-nœud. Ces paramètres représentent respectivement la valeur du trait normalisé. Le rang normalisé égal à 0 (base du rameau), le rang normalisé pour lequel la valeur du trait normalisé est égal à 1, et la valeur du trait considéré quand le rang normalisé est égal à 1 (extrémité du rameau), rendent compte des surfaces des feuilles et longueur entre-nœuds normalisés sur "1" pour chaque génotype. La représentation des profils des entre-nœuds sont coordonnées par des paramètres de courbure qui sont représentés par la lettre "a", "t" et "b" (Figure 12b). Ces paramètres représentent respectivement l'intercepte0, max_normalized_rank_IN, et l'intercepte1, et rendent compte des moyennes de longueur d'entre-nœuds pour chaque génotype.

Le profil de la surface foliaire des traits d'architectures suit une courbe en cloche. (Figure 10a). Il représente des feuilles relativement petites de surface à la base avec (a =0.23) pour le génotype "Carignan", des feuilles qui atteignent leur surface maximale au rang_i (t=0.34) pour "Carignan", puis diminue de surface vers la cîme (b=0.8) pour carignan. La longueur des entre-nœuds suit également le même profil avec des longueurs relativement courtes à la base avec pour carignan (a=0.03), atteignent une longueur maximale (t=0.35) et (b=0.44) correspondant à la longueur des entre-nœuds de la cime du rameau.

Tableau 6: Paramètres d'estimation issus du profil normalisé de la surface des feuilles (a) et les longueurs des entre-nœuds (b) le long du rameau des 8 génotypes (a = intercept o, t= max_normalized_rank, b= intercept1).

	Su	ırface foliaire_normali	sée	Longueur entrenoeud_normalisée			
	a	t	b	a	t	b	
Carignan	0.31	0.34	0.13	0	0.35	0.44	
Chasselas	0.22	0.26	0.18	0	0.25	0.43	
Clairette	0.25	0.34	0.2	-0.04	0.38	0.48	
Marselan	0.14	0.28	0.29	-0.05	0.26	0.35	
Mauzac	0.22	0.27	0.21	-0.01	0.3	0.41	
Mourvèdre	0.16	0.39	0.25	-0.07	0.38	0.53	
Petit verdot	0.23	0.33	0.21	0.11	0.32	0.48	
Vermentino	0.26	0.34	0.21	0.19	0.46	0.46	

5.2 Distribution des feuilles secondaires en fonction des bourgeons.

Les différentes distributions statistiques des bourgeons auxiliaires suivent une loi de Poisson (rouge) et une loi binomiale négative (bleu) en fonction du nombre de feuilles secondaires pour chaque génotype (Figure 13).

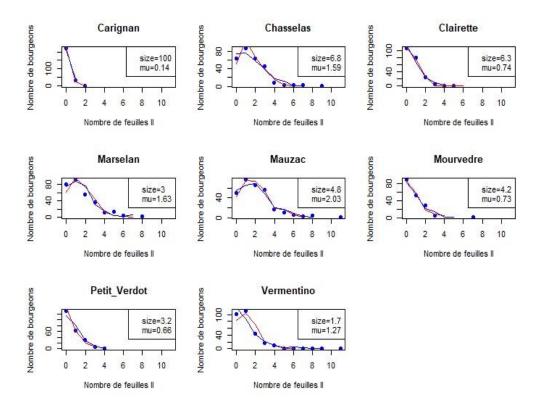


Figure 13 : Distribution de feuilles suivant l'axe secondaire en fonction des bourgeons axillaires. Les points (bleus) représentent les ramifications, les traits rouges représentent la distribution suivant la loi de poisson et les traits bleus représentent la distribution suivant la loi binomiale négative.

La distribution de la loi binomiale négative se révèle particulièrement pertinente pour simuler des évènements « rares », à savoir les bourgeons axillaires engendrant des ramifications comportant un nombre assez élevé de feuilles secondaires. Cette pertinence est notamment observée dans les cas des génotypes "Mauzac" et "Vermentino". La taille (Size) dans la distribution binomiale négative contrôle la dispersion des données autour de la moyenne mu (μ). Ces paramètres (Size) et mu (μ) sont obtenus grâce à l'ajustement des modèles statistiques aux données observées. L'ensemble de ces paramètres permet de mieux comprendre les caractéristiques de chaque génotype en termes de nombre de feuilles secondaires et de bourgeons auxiliaires.

En se basant sur les valeurs observées ainsi que sur les paramètres de la distribution binomiale négative (mu et Size), Il y a une différence de profil au sein des génotypes étudiés. Pour "Vermentino" par exemple, la valeur de mu (μ) est similaire à celle de Chasselas ; ce qui signifie que la moyenne du nombre de feuilles secondaires est comparable entre ces deux génotypes. Cependant, la valeur de Size pour "Vermentino" est relativement basse (1.68), suggérant une dispersion plus prononcée des données autour de la moyenne. Il en est de même pour "Marselan" et "Mauzac". En d'autres termes, la variabilité observée dans le nombre de feuilles secondaires est plus élevée pour "Vermentino" par rapport à Clairette. Cette différence dans la valeur de Size se traduit par une queue de distribution plus importante. En d'autres termes, cette particularité suggère une plus grande variabilité dans le développement des bourgeons auxiliaires pour "Vermentino", avec une possibilité accrue d'observer des valeurs extrêmes par rapport à la moyenne.

Carignan présente une valeur relativement élevée pour le paramètre Size (100), ce qui indique une dispersion faible des données autour de la moyenne mu (µ). En conséquence, la queue de distribution est moins prononcée, révélant une plus grande concentration des observations autour de la moyenne.

6- Simulation et confrontation aux variables intégratives

Il y a cohérence notable entre les valeurs simulées et observées des longueurs des rameaux pour l'ensemble des génotypes, bien que de légères variations soient présentes (Figure 14). Pour la presque totalité des génotypes étudiés, les surfaces foliaires totale simulées sont quasi-conformes à celles observées. Par exemple, le génotype "Marselan" a une surface foliaire totale simulée (3604.5 cm 2 ± 672.90), celles observées est de (3686.40 cm 2 ± 1075.3).

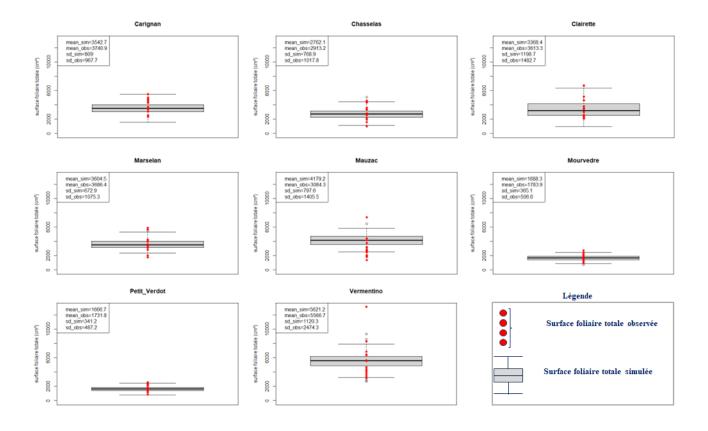


Figure 14 : Représentation graphique de la surface foliaire totale simulée et la surface foliaire mesurées. Simulation faite à partir des paramètres d'estimation sur 128 rameaux.

Il y a une concordance entre les valeurs simulées et observées des longueurs des rameaux pour tous les génotypes, bien que des légères différences soient présentes (Figure 15). Les longueurs totales des rameaux simulées sont légèrement inférieures à celles observées pour la plupart des génotypes étudiés. Les génotypes présentant des écart-types élevés, tels que "Clairette" et "Vermentino", montrent une plus grande dispersion des valeurs autour de la moyenne. "Marselan", a une longueur totale des rameaux simulée (114.90 cm \pm 13.50) et est très proche de celle observée (119.70 cm \pm 21.9). Cette concordance suggère une correspondance étroite entre les estimations et les mesures réelles pour ce génotype particulier.

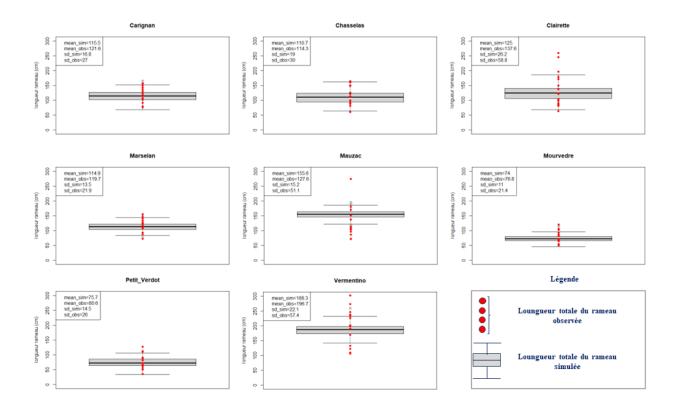


Figure 15 : Représentation graphique de la longueur totale du rameau simulée et la longueur totale du rameau mesurée. Simulation faite à partir des paramètres d'estimation sur 128 rameaux par génotype.

7. Construction des maquettes des génotypes de vigne simulées par Topvine.

Les simulations réalisées ont permis de générer des rameaux moyens de chaque génotype. Ces rameaux moyens ont été obtenus à partir des simulateurs (paramètres d'estimations) de reconstruction du rameau. La simulation étant réalisée à partir d'un rameau moyen, il n'y a pas de variation entre les rameaux d'un même génotype. Cependant Il existe une gamme de variabilité inter-génotypiques par rapport au trait phénotypique entre les génotypes simulés (Figure 16). Cette variabilité se manifeste à travers des différences dans les caractéristiques architecturales qui définissent chaque génotype. Les particularités visuelles qui émergent de cette simulation incluent le nombre de feuilles primaires (NFI) présentes sur chaque plant, la surface foliaire, la longueur distinctive des rameaux, ainsi que l'occupation spatiale du couvert de chaque génotype.

Les génotypes "Mourvèdre", "Petit_verdot" ont un nombre de feuilles restreint ainsi qu'une faible surface foliaire sur des rameaux courts. Une couverture végétale réduite est observée pour les génotypes "Mourvèdre" et "Petit_Verdot". Tandis que les génotypes "Marselan", "Mauzac" et "Vermentino" ont de long rameau avec un nombre important de feuilles primaires et secondaires. Quant au génotype "Mauzac", il présente des feuilles avec des surfaces significativement grandes. Quant au génotypes "Mauzac", "Marselan", et "Vermentino" se caractérisent visuellement par la présence d'un

nombre considérable de feuilles ayant de surfaces foliaires grandes. Ces caractéristiques foliaires s'intègrent de manière cohérente à des rameaux d'une longueur moyenne. Cette conjonction morphologique reflète une harmonie entre les propriétés des feuilles et la structure générale de la végétation.

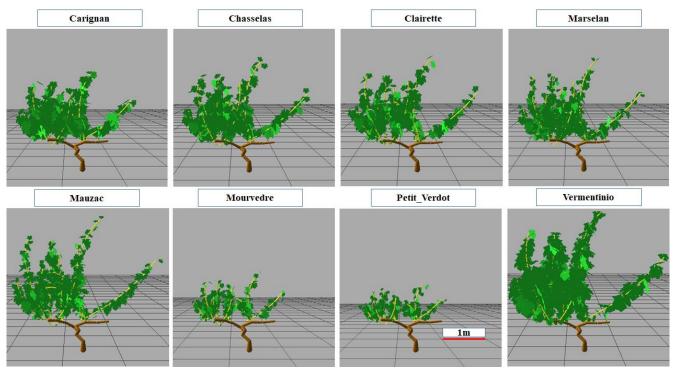


Figure 16 : Maquette des huit génotypes de vigne simulés avec Topvine : représentation 3D surface foliaire totale simulée, longueur totale des rameaux pour chaque génotype.

IV-Discussion

1. Analyse de la variabilité génotypique au sein des génotypes étudié

Les objectifs de cette étude étaient d'évaluer la variabilité génotypique des traits architecturaux au sein d'un panel de génotypes issues d'une core collection de variétés. Des études sur la diversité morphologique de la vigne ont été faites sur la diversité génétique du raisin de table des variétés brésiliennes par Leão et al., en 2011. Une autre étude a été réalisée sur les variétés italiennes (Muganu et al., 2009) en se basant sur l'ampélographie. Aujourd'hui il existe très peu de connaissance sur l'aspect quantitatif des traits mesurés, car il est beaucoup plus facile d'acquérir les données qualitatives et plus difficile d'accès aux données quantitatives. Notre étude s'est exclusivement portée sur les traits quantitatifs où des mesures des variables ont été réalisées ex-situ.

Dans cette étude, les traits d'architecture à savoir : la surface foliaire (SF) et la longueur d'entrenœud (LEN) ont des héritabilités élevées respectivement de H² = 0.85 et de H² = 0.83. Cela montre que la majeure partie de la variabilité de ces caractéristiques est due à des variations génétiques au sein de la population. Ces résultats sont cohérents avec des études menées par Massonnet et al., en 2004 où une variabilité architecturale entre les différents génotypes de pommier a été mise en évidence. Leur étude s'est intéressée en particulier sur des traits tels que l'angle d'insertion des branches sur le tronc, la distribution des rameaux et des fruits de le long des branches. Une autre étude, de (Caignard, 2018) montre une variabilité phénotypique et génétique des traits de reproduction (nombre et de la taille des glands) de deux espèces de chêne blanc européen et une forte héritabilité pour chacun des traits de reproduction chez le chêne pédonculé.

En ce qui concerne le nombre de feuilles secondaires dans notre étude, l'héritabilité estimée à 0.65 est relativement moins élevée. Cela indique que les variations génétiques contribuent moins à la variabilité observée de ce trait par rapport à SF et à LEN. Les facteurs environnementaux pourraient jouer un rôle important dans la variation du nombre de feuilles secondaires lui conférant un niveau élevé de plasticité. Cette hypothèse a été mise en évidence par Lebon et al., en 2006 qui ont montré, que le nombre de feuilles secondaires est le trait le plus "plastique" en réponse au déficit hydrique. Ces résultats sont également similaires à ceux de (Sabatier, 2019) qui a étudié le genre *Coffea*, dont les résultats ont révélé une grande variabilité interspécifique de la taille des feuilles et de la taille des entre-nœuds

Cette variabilité inter et intra-génotypique confirme les résultats de (Louarn et al., 2008) qui a montré en se basant que sur deux espèces syrah et grenache qu'il existe une remarquable variabilité entre ces deux cépages en termes d'architecture des rameaux. Des travaux de recherches de (Moore, 1991) sur *V. riparia* et de *V. rupestris* confirment des distinctions d'espèces de vigne existantes basées sur des données morphologiques. Aujourd'hui, des chercheurs combinent déjà des traits morphologiques qualitatifs et quantitatifs pour générer des hypothèses phylogénétiques solides et sélection des génotypes adaptés à des environnements spécifiques.

Les génotypes du groupe 1, appartenant au sous-groupe 1.1, issus du classement hiérarchique (clustering) ont une surface foliaire grande sur des rameaux aux entre-nœuds étendus. Ces génotypes

pourraient adopter une stratégie qui vise à optimiser à la fois la captation de lumière et la transformation de l'énergie solaire en ressources pour la croissance et le développement. Cependant, il est possible que ces génotypes soient plus sensibles aux stress, notamment hydriques car, de forts besoins d'eau pour transpiration. Le faible nombre de feuilles et une petite surface foliaire individuelle chez les génotypes du sous-groupe 2.1, pourrait être une stratégie de gestion des ressources visant une utilisation plus efficace des nutriments et de l'eau en cas de déficit hydrique. Les génotypes du sous-groupe 1.2 et 2.2 caractérisés par un nombre de feuilles secondaires important et des surfaces relativement moyennes, pourraient privilégier une capture maximale de la lumière solaire pour la photosynthèse, favorisant un échange gazeux adéquat.

Ces résultats impliquent que, en réponse aux changements environnementaux, les traits d'architecture étudiés ont la capacité de faciliter l'adaptation locale, et offrent donc de nouvelles perspectives pour l'étude de la réponse de la vigne au changement climatique.

2. Analyse comparative de la population de 279 génotypes et des 8 génotypes.

La similitude des valeurs moyennes de la SF et de la LEN entre les deux contextes suggère que les traits morphologiques clés de croissance des rameaux ne varient pas considérablement en fonction de l'environnement de culture. Cela peut indiquer une certaine stabilité des caractéristiques foliaires et de la longueur des entre-nœuds, indépendamment du contexte de croissance. Cependant, il existe une différence accrue pour le nombre de feuilles secondaires NFII des deux expérimentations, avec un nombre moyen de feuilles secondaires plus important pour les plantes en pot. Cette différence notable peut être expliquée par le protocole expérimental mis en place dans les deux situations. En effet, lors de l'expérimentation en pot, un seul rameau par plante a été conservé ; ce qui a conduit à une prolifération plus importante de bourgeons axillaires et, par conséquent, à un nombre accru de feuilles secondaires. Cependant, l'expérimentation en plein champ a été faite sur des plants de vigne disposant de plusieurs rameaux, ce qui a résulté en un nombre total moyen de feuilles secondaires moins élevé. Cette observation soulève des points clés concernant l'impact du contexte de culture sur le développement des ramifications secondaires.

En expérimentation en pot, à un seul rameau, la vigne a induit une plus grande concentration de ressources et d'énergie vers le développement des bourgeons axillaires, contribuant ainsi à une augmentation significative du nombre de feuilles secondaires. Cette variation dans le nombre de feuilles secondaires souligne l'importance de considérer non seulement les caractéristiques spécifiques des génotypes, mais également les interactions entre les génotypes et leur environnement de croissance.

3. Relation allométrique : Variabilité inter et intra-génotypique des traits d'architectures des rameaux

Faisant référence aux trois facteurs mis en évidence à savoir génotype, plant, et rameau, les parts de variance expliquées par les génotypes et le rameau sont expliqués à plus de 85% pour chacun des traits d'architecture. Le fort pourcentage de variabilité expliqué par ces deux facteurs conforte le choix

de ces facteurs pour le modèle statistique négligeant la variabilité liée à la plante et considérant chaque rameau comme indépendant quel que soit la plante à laquelle il appartient.

Le profil de la surface foliaire des traits d'architectures suit une courbe en cloche en suivant les trois paramètres d'estimation. Bien que tous les génotypes suivent le même profil, il existe tout de même une variabilité entre les génotypes vis-à -vis du profil de la surface foliaire et de la longueur des entre-nœuds. Cependant, il est à noter que la variabilité inter génotypique est plus élevée que la variabilité intra-génotypique. Une étude menée par Perez et al., en 2019 trouve également qu'il existe une variabilité génétique et une héritabilité élevée pour les caractères architecturaux décrivant la répartition verticale de la surface foliaire.

La relation allométrique entre la surface foliaire (SF) et la longueur du pétiole au sein de chaque génotype révèle une relation linéaire entre ces deux variables. Pour l'axe primaire (axe 1), la corrélation entre la longueur du pétiole et la longueur des entre-nœuds est forte, avec un coefficient de détermination (R²) de 0.83. Cette corrélation est significative au seuil (P<0.001). Une tendance similaire est observée pour les axes secondaires, où la corrélation entre la longueur du pétiole et la longueur des entre-nœuds reste relativement élevée, avec R²= 0.74. Cette relation entre la longueur du pétiole (LP) et la surface foliaire (SF) de l'axe primaire, étant positive entre ces deux variables, avec un R² de 0.90, montrent une tendance vers une augmentation de la surface foliaire lorsque la longueur du pétiole augmente. Pour l'axe secondaire, la corrélation entre la longueur du pétiole et la surface foliaire est également positive, affichant un R² de 0.83. Les pentes de ces relations varient d'un génotype à l'autre, soulignant ainsi les différences à chaque variété en ce qui concerne l'architecture et la croissance des feuilles et des entrenœuds. Une telle relation allométrique entre la longueur des entre-nœuds et la surface foliaire avait déjà été étudiée par Niklas, en 1994. La forte corrélation positive entre la surface foliaire (SF) et la longueur entre-nœuds (LEN) montre une relation significative entre ces deux traits.

4. Évaluation du modèle

L'utilisation des données antérieurement collectées sur la variété Syrah dans le cadre de vignobles palissés (Louarn et al., 2007) pour simuler les angles de courbure, d'inclinaison et d'azimut des rameaux est une hypothèse pertinente dans notre modèle. Cette approche se révèle réaliste étant donné que nos recherches portent également sur des vignes palissées, et c'est principalement le processus de palissage qui influence l'orientation des rameaux. Cette hypothèse n'aurait pas été applicable si nous avions pris en compte des vignes en port libre.

Dans cette perspective, la somme des surfaces foliaires constituant ces rameaux peut être approximée en se basant une surface foliaire moyenne des rameaux. L'analyse de sensibilité du modèle pourrait fournir des informations cruciales sur la manière dont les paramètres individuels influencent les sorties du modèle. Cela pourrait permettre d'identifier les paramètres d'estimations les plus sensibles et afin de mieux les ajuster pour améliorer la précision des simulations.

L'évaluation du modèle de simulation de l'architecture des rameaux, s'est basé sur la confrontation des simulations et des observations où la surface foliaire totale simulée et la longueur totale

des rameaux simulées et observées ont été comparés. L'aptitude du modèle à reconstruire un couvert de vigne fidèle à la réalité a été évaluée à l'échelle de la plante en se basant sur les vis à vis de chaque génotype simulé et observées.

Le modèle simule bien la surface foliaire totale et la longueur des rameaux. Pour chaque génotype, les valeurs moyennes sont bien simulées. Il n'y a donc pas de différence accrue entre les valeurs simulées et observées. Une évaluation plus nette pourrait se faire en calculant la RMSE. Le nombre de simulation n'étant pas égale au nombre d'individus observés, la racine de l'erreur quadratique moyenne (RMSE) n'a pas été calculée. En revanche, les niveaux de variabilité ne sont pas bien simulés. Ceci peut être dû au fait que par soucis de simplification, nous n'introduisons pas de variabilité sur les profils de distribution des surfaces foliaire et sur les relations entre surface foliaire secondaire et nombre de feuilles secondaires.

5. Évaluation du modèle de reconstruction 3D : analyse des maquettes des génotypes de vigne simulées par Topvine.

L'analyse approfondie de la précision du modèle a été entreprise à l'échelle individuelle des plantes. Il est à noter que dans TopVine, nous n'intégrons pas de variabilité sur les rameaux individuels. En procédant à des analyses visuelles comparatives, qui ont impliqué les génotypes simulés à partir du « rameau moyen » généré par des paramètres d'estimation, une concordance significative a été établie. Cette concordance s'est clairement manifestée entre les mesures complètes des traits phénotypiques et les résultats issus des diverses simulations, apportant ainsi une validation de la fiabilité des prédictions fournies par le modèle. Cependant, deux scénarios distincts peuvent tout de même être envisagés. Premièrement, une légère surestimation de la porosité du couvert, tant en termes de surface foliaire que de longueur des rameaux, pourrait être observée. Deuxièmement, une sous-estimation de la densité recouvrée pourrait également se présenter, se traduisant par un couvert moins dense par rapport à ce qui est observé sur le terrain. Ces deux situations pourraient découler d'une légère surestimation ou sous-estimation faite par le modèle.

Cependant, il revêt une importance d'adopter une approche d'évaluation et de validation du modèle de reconstruction qui englobe l'échelle du couvert végétal. Cette démarche s'aligne avec l'approche préconisée par (Casella & Sinoquet, 2003) dans leur étude sur le peuplier. Ils ont choisi de se fonder sur une variable intégrée différente, à savoir le taux d'ouverture du couvert, une métrique fréquemment utilisée en sylviculture pour appréhender la densité de la canopée. Parallèlement, cette approche a été adoptée et validée par (Louarn et al., 2008) pour évaluer le couvert végétal dans le contexte de la vigne où des photos hémisphériques réelles ont été comparées aux représentations 3D de syrah et de grenache. En incorporant ces méthodologies complémentaires, nous pourrions élaborer une évaluation plus approfondie des modèles, en prenant en considération tous les éléments du couvert.

6. Perspective d'application du modèle amélioration et Perspectives d'applications.

La connaissance de la variabilité des traits architecturaux des différentes variétés de vigne peut être utilisée pour optimiser la gestion des vignobles. De plus, les chercheurs et les sélectionneurs de vignes peuvent utiliser ces données pour développer de nouvelles variétés de vignes adaptées aux conditions climatiques changeantes. Les traits architecturaux des variétés étudiées, telles que la surface foliaire et la longueur des entre-nœuds, le nombre de feuilles, peuvent être ciblées pour créer des variétés plus performantes. L'approche de modélisation architecturale développée dans cette étude offre la possibilité de simuler l'architecture de la vigne en fonction de différents paramètres et de prédire différentes fonctions de la plante. En combinant la modélisation architecturale et l'analyse écophysiologique, il est possible de concevoir des stratégies de gestion durable des vignobles, y compris des pratiques agricoles plus respectueuses de l'environnement, telles que l'optimisation de l'utilisation de l'eau.

L'approche de modélisation mise en place utilise un « rameau moyen » pour la reconstruction des maquettes 3D. Ce qui veut dire que tous les rameaux ont été considérés comme équivalents représentés par le "rameau moyen " pour un génotype considéré. Dans le but d'améliorer le modèle, il serait important d'implémenter le modèle à ce qu'il considère chaque rameau comme unique. Les reconstructions 3D obtenues pourraient être utilisées pour caractériser l'impact des traits d'architecture sur les variables d'interception du rayonnement, en couplant le modèle avec des modèles de radiosité rendant compte des échanges gazeux foliaire à l'échelle de la plante et du vignoble. L'approche de modélisation mise en place a été appliquée à une population restreinte de vigne. Il serait important d'élargir cette approche, à de vastes populations de génotypes en utilisant de nouvelles technologies de phénotypage comme le lidar.

V- Conclusion

Les objectifs de cette étude étaient d'évaluer la variabilité génotypique des traits architecturaux au sein d'un panel de génotypes issues d'une core collection de variétés, et les intégrer dans une approche de modélisation. La maîtrise de l'architecture aérienne et sa modélisation constituent un important levier mis en place pour optimiser le fonctionnement des couverts végétaux et notamment de la vigne. Dans cette étude, les traits architecturaux impliqués dans la variabilité inter et intra-génotypique des génotypes de vigne étudiés, ont été mis en évidence révélant ainsi, la variabilité inter et intra-génotypique régnant entre le génotype et au sein d'un même génotype de la population étudiée. Les différences marquantes dans le comportement de croissance des génotypes sont en grande partie dues aux variations du nombre de feuilles, de surface foliaire, la morphologie et la longueur des entre-nœuds. Certains génotypes, tels que "Carignan", "Clairette" et "Vermentino", se distinguent par une surface significativement plus grande. De plus, ces génotypes présentent également des variations marquées en ce qui concerne le nombre de feuilles primaires et de feuilles secondaires. Les paramètres d'estimation et les plantes simulées correspondantes ont révélé une bonne concordance entre les mesures exhaustives de l'architecture et les différentes simulations, et les résultats de la validation ont montré que les sorties du modèle étaient en bon accord avec l'ensemble des données.

De l'optimisation du modèle, à la reconstruction 3D basé sur une simplification de Topvine, ressort une mise en place de la structure du couvert de la vigne. Cette approche de modélisation offre leviers et nouvelles perspectives d'étude impliquant la conception d'une stratégie de gestion durable et de création variétale par l'utilisation conjointe de la modélisation architecturale et de l'analyse écophysiologique du fonctionnement de la plante. Cependant, il est important de reconnaître que malgré la concordance des simulations obtenues avec les observations, le modèle nécessiterait des ajustements constants et des validations rigoureuses pour garantir la robustesse et la généralisation des résultats.

Ces résultats laissent penser que les traits architecturaux de la vigne peuvent être sélectionnés pour favoriser l'adaptation locale en réponse aux changements environnementaux, ce qui ouvre de nouvelles perspectives pour l'étude de sa réponse au changement climatique.

L'un des domaines les plus importants et les plus prospères de la recherche en viticulture étant la création de variétés, la modélisation de l'architecture et l'écophysiologie y ont un rôle important à jouer. Que ce soit pour optimiser l'interception du rayonnement lumineux, ou de l'efficacité d'utilisation de l'eau. Ces approches permettront aux viticulteurs et aux chercheurs de collaborer pour développer des variétés de vignes résilientes et adaptées aux environnements contrastés. Les résultats issus de cette étude et des études précédentes permettent de s'appuyer sur la variabilité inter et intra-génotypique de l'architecture de la vigne afin de définir un ou des idéotypes.

VI. Références bibliographiques

- Albasha, R., Fournier, C., Pradal, C., Chelle, M., Prieto, J. A., Louarn, G., Simonneau, T., & Lebon, E.
- (2019). HydroShoot: A functional-structural plant model for simulating hydraulic structure, gas and energy exchange dynamics of complex plant canopies under water deficit—application to grapevine (Vitis vinifera). *In Silico Plants*, 1(1), diz007.
- **Allen, M. T., Prusinkiewicz, P., & DeJong, T. M.** (2005). Using L-systems for modeling source—sink interactions, architecture and physiology of growing trees: The L-PEACH model. *New Phytologist*, 166(3), 869–880.
- **Bouard, J.** (1966). Recherches physiologiques sur la Vigne et en particulier sur l'aoûtement des sarments: 1re thèse; Propositions données par la Faculté [PhD Thesis]. Université de Bordeaux.
- **Bourlière, F. (1971). Halle, F. et Oldeman**, RAA—Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, Masson, Collection de Monographies de Botanique et de Biologie Végétale, n° 6, 1970. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 25(1), 140–140.
- Caignard, T. (2018). Variabilité phénotypique et génétique des traits de reproduction de deux espèces de chêne blanc européen (Quercus petraea et Q. robur) [PhD Thesis]. Université de Bordeaux.
- Carbonneau, A., & Cargnello, G. (2003). Architectures de la vigne et des systèmes de conduite: Description et aptitudes viticoles. Dunod.
- Carbonneau, A., Deloire, A., Torregrosa, L., Jaillard, B., Pellegrino, A., Metay, A., Ojeda, H., Lebon, E., &
- Abbal, P. (2015). Traité de la vigne: Physiologie, terroir, culture. Dunod. https://hal.science/hal-02154373
- Casal, J. J. (2013). Canopy light signals and crop yield in sickness and in health. *International Scholarly Research Notices*, 2013.
- Casella, E., & Sinoquet, H. (2003). A method for describing the canopy architecture of coppice poplar with allometric relationships. *Tree Physiology*, 23(17), 1153–1170.
- Cassagnes. (2011). Quelles réactions de la vigne au déficit hydrique? Vitisphère,. https://www.vitisphere.com//actualite-68009-quelles-reactions-de-la-vigne-au-deficit-hydrique-.html
- Chaves, M., & Davies, B. (2010). Drought effects and water use efficiency: Improving crop production in dry environments. *Functional Plant Biology*, 37(2), iii–vi.
- Chenu, K., Franck, N., Dauzat, J., Barczi, J.-F., Rey, H., & Lecoeur, J. (2005). Integrated responses of rosette organogenesis, morphogenesis and architecture to reduced incident light in Arabidopsis thaliana results in higher efficiency of light interception. *Functional Plant Biology*, 32(12), 1123–1134.
- Cramer, G. R., Ergül, A., Grimplet, J., Tillett, R. L., Tattersall, E. A., Bohlman, M. C., Vincent, D.,
- **Sonderegger, J., Evans, J., & Osborne, C. (2007).** Water and salinity stress in grapevines: Early and late changes in transcript and metabolite profiles. *Functional & Integrative Genomics*, 7, 111–134.

- Cramer, G. R., Van Sluyter, S. C., Hopper, D. W., Pascovici, D., Keighley, T., & Haynes, P. A. (2013).
- Proteomic analysis indicates massive changes in metabolism prior to the inhibition of growth and photosynthesis of grapevine (Vitis viniferal...) in response to water deficit. *BMC Plant Biology*, *13*(1), 1–22.
- **De Reffye, P., Blaise, F., & Guédon, Y. (1993)**. Modélisation et simulation de l'architecture et de la croissance des plantes.
- **Fournier, C., & Andrieu, B.** (1999). ADEL-maize: An L-system based model for the integration of growth processes from the organ to the canopy. Application to regulation of morphogenesis by light availability. *Agronomie*, 19(3–4), 313–327.
- Galet, P., & Morton, L. T. (1988). The family Vitaceae and Vitis speciation. *Compendium of Grape Diseases*. *RC Pearson and AC Goheen (Eds.)*, 2–3.
- Gerrath, J. M., Posluszny, U., & Dengler, N. G. (2001). Primary Vascular Patterns in the Vitaceae. *International Journal of Plant Sciences*, 162(4), 729–745. https://doi.org/10.1086/320771
- Godin, C., Costes, E., & Sinoquet, H. (1999). A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Annals of Botany*, 84(3), 343–357.
- **Grant, R. H.** (1997). Partitioning of biologically active radiation in plant canopies. *International Journal of Biometeorology*, 40, 26–40.
- **Guédon, Y., Heuret, P., & Costes, E. (2003)**. Comparison methods for branching and axillary flowering sequences. *Journal of Theoretical Biology*, 225(3), 301–325.
- Hallé, F., Oldeman, R. A., Tomlinson, P. B., Hallé, F., Oldeman, R. A., & Tomlinson, P. B. (1978). Opportunistic tree architecture. *Tropical Trees and Forests: An Architectural Analysis*, 269–331.
- Haselgrove, L., Botting, D., Van Heeswijck, R., Høj, P. B., Dry, P. R., Ford, C., & Land, P. G. I. (2000). Canopy microclimate and berry composition: The effect of bunch exposure on the phenolic composition of Vitis vinifera L cv. Shiraz grape berries. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 6(2), 141–149.
- **Hébrard, O.** (2004). Stratégie de prévision des humidités de surface sur un bassin versant agricole en milieu méditerranéen [PhD Thesis]. Montpellier 2.
- **Johnson, R. S., & Lakso, A. N. (1991).** Approaches to modeling light interception in orchards. *HortScience*, 26(8), 1002–1004.
- Lacaze, X., Hayes, P. M., & Korol, A. (2009). Genetics of phenotypic plasticity: QTL analysis in barley, Hordeum vulgare. *Heredity*, 102(2), 163–173.
- **Lachiver, M.** (1988). Vins, vignes et vignerons: Histoire du vignoble français. (*No Title*). https://cir.nii.ac.jp/crid/1130282270128263936
- **Leão, P. C. de S., Cruz, C. D., & Motoike, S. Y.** (2011). Genetic diversity of table grape based on morphoagronomic traits. *Scientia Agricola*, 68, 42–49.
- **Lebon, E., Pellegrino, A., Louarn, G., & Lecoeur, J. (2006).** Branch development controls leaf area dynamics in grapevine (Vitis vinifera) growing in drying soil. *Annals of Botany*, 98(1), 175–185.

- **Lebon, E., Pellegrino, A., Tardieu, F., & Lecoeur, J.** (2004). Shoot development in grapevine (Vitis vinifera) is affected by the modular branching pattern of the stem and intra-and inter-shoot trophic competition. *Annals of Botany*, 93(3), 263–274.
- **Louarn, G. (2005).** Analyse et modélisation de l'organogenèse et de l'architecture du rameau de vigne (Vitis vinifera L.).
- **Louarn, G., Guedon, Y., Lecoeur, J., & Lebon, E. (2007).** Quantitative analysis of the phenotypic variability of shoot architecture in two grapevine (Vitis vinifera) cultivars. *Annals of Botany*, 99(3), 425–437.
- **Louarn, G., Lecoeur, J., & Lebon, E. (2008).** A three-dimensional statistical reconstruction model of grapevine (Vitis vinifera) simulating canopy structure variability within and between cultivar/training system pairs. *Annals of Botany*, 101(8), 1167–1184.
- Loustau (D.), Porte (A.), Bosc (A.), SINOQUET (Hervé), & Kruijt (B.). (1999). Transpiration et photosynthèse du Pin maritime: Aproches de modélisation au niveau de l'aiguille à l'échelle du couvert. *Revue Forestière Française*, 2, 266. https://doi.org/10.4267/2042/5436
- **Luquet, D.** (2002). Suivi de l'état hydrique des plantes par infrarouge thermique: Analyse expérimentale et modélisation 3D de la variabilité des températures au sein d'une culture en rang de cotonniers [PhD Thesis]. INA-PG.
- Martin, B., Nienhuis, J., King, G., & Schaefer, A. (1989). Restriction fragment length polymorphisms associated with water use efficiency in tomato. *Science*, 243(4899), 1725–1728.
- Massonnet et al., C. (2004). Variabilité architecturale et fonctionnelle du systeme aérien chez le pommier (Malus domestica Borkh.) : Comparaison de quatre cultivars par une approche de modélisation structure-fonction [PhD Thesis]. Ecole nationale superieure agronomique de montpellier-AGRO M.
- Monsi, M. (1953). Uber den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung fur die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.*, 14, 22–52.
- Monteith, J. L. (1965). Light distribution and photosynthesis in field crops. *Annals of Botany*, 29(1), 17–37.
- **Moore, M. O.** (1991). Classification and systematics of eastern North American Vitis L.(Vitaceae) north of Mexico. *Sida, Contributions to Botany*, 339–367.
- Muganu, M., Dangl, G., Aradhya, M., Frediani, M., Scossa, A., & Stover, E. (2009). Ampelographic and DNA characterization of local grapevine accessions of the Tuscia area (Latium, Italy). *American Journal of Enology and Viticulture*, 60(1), 110–115.
- Niklas, K. J. (1994). Plant Allometry: The Scaling of Form and Process. University of Chicago Press.
- OIV. (2022). Note de conjoncture vitivinicole mondiale 2021 AVRIL 2022. https://www.oiv.int/public/medias/8786/note-de-conjoncture-avril-2022-fr.pdf
- Ordovas, J., Sanchez-Capuchino, J. A., & Casanova, R. (1983). L'aoûtement des entre-coeurs et sa relation avec les phénomènes rythmiques. *OENO One*, 17(3), 173–181.

- Pallas, B. (2009). Modélisation dynamique des interactions plante-environnement. Application à l'étude des interactions entre les relations sources-puits et les processus de développement chez la vigne. [Phdthesis, Ecole Centrale Paris]. https://theses.hal.science/tel-00448756
- Pallas, B., Louarn, G., Christophe, A., Lebon, E., & Lecoeur, J. (2008). Influence of intra-shoot trophic competition on shoot development in two grapevine cultivars (Vitis vinifera). *Physiologia Plantarum*, 134(1), 49–63.
- Pellegrino, A., Gozé, E., Lebon, E., & Wery, J. (2006). A model-based diagnosis tool to evaluate the water stress experienced by grapevine in field sites. *European Journal of Agronomy*, 25(1), 49–59.
- Perez, R. P. A., Fournier, C., Cabrera-Bosquet, L., Artzet, S., Pradal, C., Brichet, N., Chen, T.-W., Chapuis,
- R., Welcker, C., & Tardieu, F. (2019). Changes in the vertical distribution of leaf area enhanced light interception efficiency in maize over generations of selection. *Plant, Cell & Environment*, 42(7), 2105–2119. https://doi.org/10.1111/pce.13539
- **Pouget, R.** (1990). *Histoire de la lutte contre le phylloxera de la vigne en France*. 1–168.
- **Pradal, C., Dufour-Kowalski, S., Boudon, F., Fournier, C., & Godin, C. (2008)**. OpenAlea: A visual programming and component-based software platform for plant modelling. *Functional Plant Biology*, 35(10), 751–760.
- Prieto, J. A., Louarn, G., Perez Pena, J., Ojeda, H., Simonneau, T., & Lebon, E. (2012). A leaf gas exchange model that accounts for intra-canopy variability by considering leaf nitrogen content and local acclimation to radiation in grapevine (Vitis vinifera L.). *Plant, Cell & Environment*, 35(7), 1313–1328.
- Sabatier, S. (2019). Diversité et variabilité de l'architecture des plantes [PhD Thesis]. Université de Montpellier.
- Sadras, V. O., Reynolds, M. P., De la Vega, A. J., Petrie, P. R., & Robinson, R. (2009). Phenotypic plasticity of yield and phenology in wheat, sunflower and grapevine. *Field Crops Research*, 110(3), 242–250.
- Saugier, B. (1983). Aspects écologiques de la photosynthèse. Bulletin de La Société Botanique de France. Actualités Botaniques, 130, 113–128. https://doi.org/10.1080/01811789.1983.10826594
- **Sinoquet, H., & Andrieu, B.** (1993). The geometrical structure of plant canopies: Characterization and direct measurement methods.
- **Sinoquet, H., & Rivet, P. (1997).** Measurement and visualization of the architecture of an adult tree based on a three-dimensional digitising device. *Trees*, 11(5), 265–270.
- Sinoquet, H., Valancogne, C., Lescure, A., & Bonhomme, R. (1992). Modélisation de l'interception des rayonnements solaires dans une culture en rangs. III. Application à une vigne traditionnelle. *Agronomie*, 12(4), 307–318. https://doi.org/10.1051/agro:19920404
- **Smart, R. E.** (1985). Principles of grapevine canopy microclimate manipulation with implications for yield and quality. A review. *American Journal of Enology and Viticulture*, *36*(3), 230–239.
- **Spayd, S. E., Tarara, J. M., Mee, D. L., & Ferguson, J. C.** (2002). Separation of sunlight and temperature effects on the composition of Vitis vinifera cv. Merlot berries. *American Journal of Enology and Viticulture*, 53(3), 171–182.

- **This, P., Martínez-Zapater, J. M., Péros, J.-P., & Lacombe, T. (2011).** Natural variation in Vitis. *Genetics, Genomics and Breeding of Grapes*, 30–67.
- Yan, H.-P., Kang, M. Z., De Reffye, P., & Dingkuhn, M. (2004). A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependent growth. *Annals of Botany*, 93(5), 591–602.
- **Zahavi, T., Reuveni, M., Scheglov, D., & Lavee, S.** (2001). Effect of grapevine training systems on development of powdery mildew. *European Journal of Plant Pathology*, 107, 495–501.
- Zimmermann, J. G. (1954). Sproßhistologie und Holzreife bei der Rebe. Höhere Bundeslehranstalt und Bundesamt für Wein-und Obstbau.
- Pocc, IO., & Ross, J. (1981). The radiation regime and architecture of plant stands. Springer Science & Business Media.

VII. Annexe

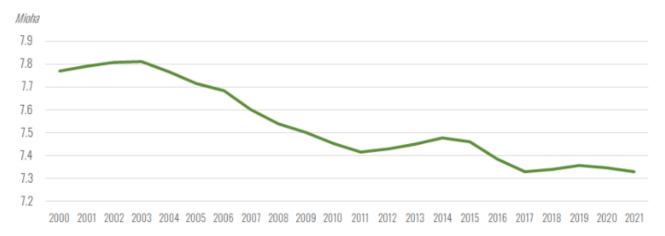


Figure 17 : Évolution de la superficie du vignoble mondial

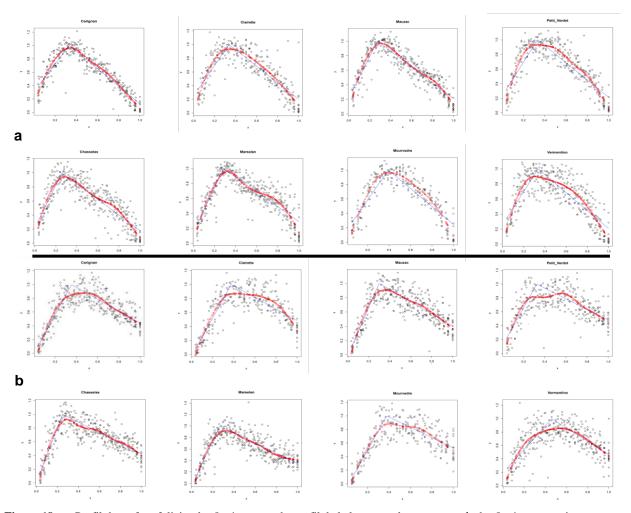


Figure 18 : a- Profil de surface foliaire des 8 génotypes., b- profil de la longueur des entre-nœuds des 8 génotypes mises en évidence.

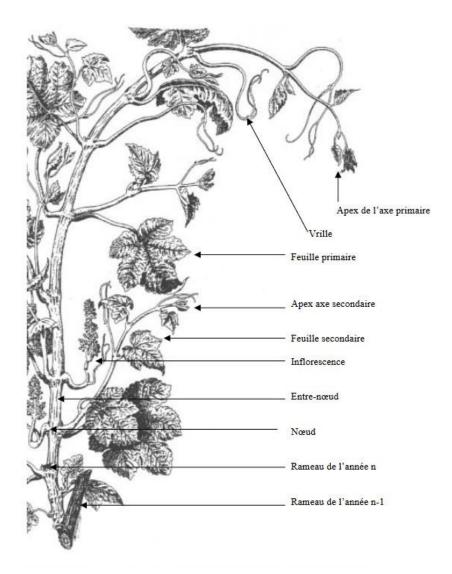


Figure 19 : Structure du rameau de vigne (d'après Viala et Vermorel, 1910)

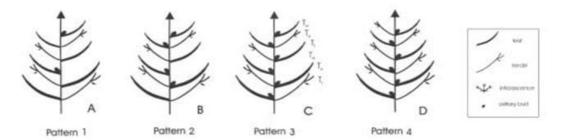


Figure 20 : Différentes répartitions des productions axillaires observées chez les Vitacées (d'après GERRATH et al., 2001). A : dispositions interrompues des vrilles et des bourgeons axillaires (1 sur 3 au niveau des nœuds sans vrille), Cissus antartica ; B : dispositions interrompues des vrilles et des bourgeons axillaires (2 sur 3), Parthenocissus inserta ; C : dispositions interrompue des vrilles et continue des bourgeons axillaires, Vitis vinifera ; D : disposition continues des vrilles et des bourgeons axillaires, Ampelopsis brevipedunculata.

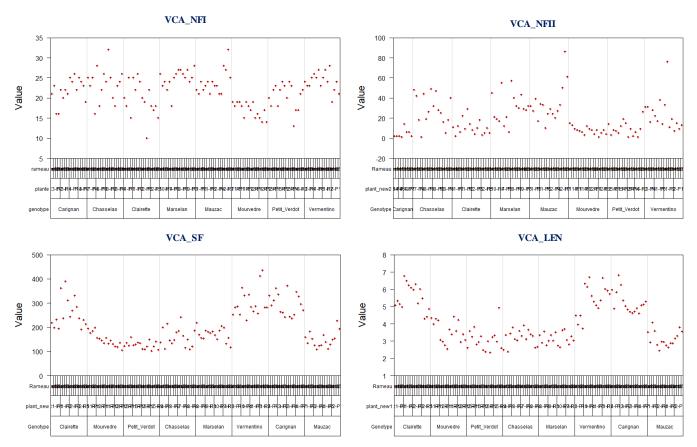


Figure 21 : représentation graphique de l'analyse de la variance des composantes des variables des 8 génotypes étudiés. VCA = variance component analyses, NFI = nombre de feuilles primaires, NFII = nombre de feuilles secondaire, SF = Surface foliaire, LEN = Longueur entre-nœud.

Tableau 7 : Paramètres d'estimation du modèle en, fonction de chaque génotype

	Génotype							
Parametres	Carignan	Chasselas	Clairette	Marselan	Mauzac	Mourvedre	Petit_Verdot	Vermentino
NFI mean	21.75	23.56	19.63	24.63	28.800	16.94	20.50	24.38
NFI ad	2.95	4.13	4.32	2.45	2.96	1.90	3.05	2.33
SF max mean	266	141	236	155	149	136	117	279
SF max sd	45.2	39.2	60.8	26.7	31.8	27.4	15.7	58.5
max_normalized_rank_SF	0.35	0.25	0.38	0.26	0.29	0.38	0.32	0.46
intercept_0_SF	0	0	0	0	0	0	0.1	0.1
intercept_1_SF	0.44	0.43	0.48	0.35	0.41	0.53	0.48	0.46
IN max mean	8.14	7.09	9.92	7.41	8.30	6.43	5.53	11.71
IN_max_sd	0.65	0.46	0.75	0.34	0.40	0.62	0.65	0.91
max_normalized_rank_IN	0.34	0.26	0.34	0.28	0.27	0.39	0.33	0.34
intercept_0_IN	0.31	0.22	0.25	0.14	0.22	0.16	0.23	0.26
intercept_1_IN	0.126	0.179	0.202	0.291	0.210	0.247	0.213	0.207
slope NFII SFII	153.90	50.05	109.45	56.92	51.67	54.96	42.9	98.25
intercept NFII SFII	-103.2	-35.56	-60.15	-36.66	-44.91	-21.92	-27.52	-69.42
size r binorm	100.00	6.83	6.30	2.96	4.83	4.21	3.20	1.68
mu r binorm	0.14	1.59	0.74	1.63	2.03	0.73	0.66	1.27

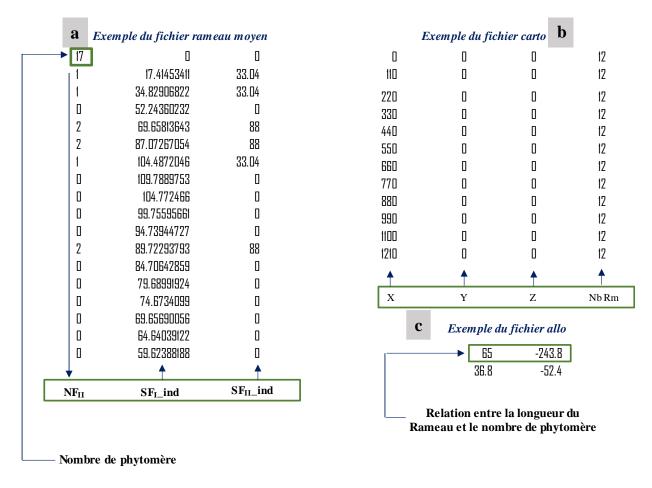


Figure 22 : Paramètres d'entrée du modèle a- rameau moyen, b- fichier cartographie, c- fichier allométrie

X, Y, Z = Coordonnées spatiale de la plante, NFII : nombre de feuille secondaire, SFI_ind = Surface foliaire individuelle des feuilles primaires., SFII_ind = Surface foliaire individuelle des feuilles secondaires, Nb Rm : nombre de rameau pour chaque plante

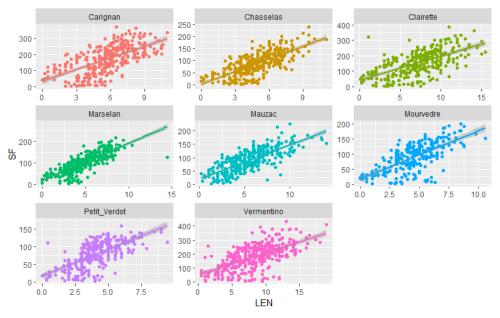


Figure 23 : corrélation entre la surface foliaire des feuilles et la longueur entre-nœud pour les huit génotypes étudiés.