



**AGENCE FRANÇAISE
POUR LA BIODIVERSITÉ**
ÉTABLISSEMENT PUBLIC DE L'ÉTAT



RegPuc : Quelles stratégies d'irrigation et de fertilisation pour réguler les populations de puceron vert en vergers de pêchers ?

RegPuc : Combining irrigation and fertilisation practices to help control green peach aphid populations (*Myzus persicae*) in commercial peach (*Prunus persica*) orchards

Programme Evaluation et réduction des risques liés à l'utilisation des Pesticides
APR 2014 « Résistances et pesticides : Résister aux bioagresseurs, vaincre les résistances au changement pour réduire les risques »
Rapport final- Décembre 2019

Coordonnées du laboratoire : Plantes et Systèmes de cultures Horticoles (PSH)
INRA Domaine Saint-Paul, 228 Route de l'aérodrome CS 40509,
84914 Avignon Cedex 9

Identité et coordonnées du coordinateur du projet de recherche :
Marie-Odile JORDAN (CR1 – INRA), même adresse
Courriel: Marie-Odile.Jordan@avignon.inra.fr

Date : Décembre 2019

RegPuc : Quelles stratégies d'irrigation et de fertilisation pour réguler les populations de puceron vert en vergers de pêchers ?

Contrat : 21000665 ONEMA / INRA - ECOPHYTO PSPE2 – RegPuc
Date du contrat : 24/11/2019

Action pilotée par le Ministère chargé du développement durable, avec l'appui financier de l'Agence française de la biodiversité, par les crédits issus de la redevance pour pollutions diffuses attribués au financement du Plan Ecophyto

Table des matières

Synthèse	4
Contexte général	5
Objectifs généraux du projet.....	6
Quelques éléments de méthodologie (et éventuelles difficultés rencontrées)	6
Résultats obtenus.....	8
Implications pratiques, recommandations, réalisations pratiques, valorisation... ..	13
Partenariats mis en place, projetés, envisagés	13
Pour en savoir plus (quelques références).....	14
Liste des opérations de valorisation issues du contrat (articles de valorisation, participations à des colloques, enseignement et formation, communication, expertises...)	15
Résumés	19
Résumé court.....	19
Résumé long	20
Mots-clés.....	20
Abstract	22
Key words	23
Rapport scientifique.....	24
Annexe : textes des publications.....	25
Publications scientifiques parues	57
Publications scientifiques à paraître	58
Publications scientifiques prévues.....	58
Annexe : partie confidentielle.....	59

SYNTHESE

RegPuc : Quelles stratégies d'irrigation et de fertilisation pour réguler les populations de puceron vert en vergers de pêchers ?

Programme : Evaluation et réduction des risques liés à l'utilisation des Pesticides :
APR 2014 « Résistances et pesticides : Résister aux bioagresseurs, vaincre les résistances au changement pour réduire les risques »

Responsable scientifique : Marie-Odile JORDAN (CR1 – INRA)
INRA Plantes et Systèmes de cultures Horticoles (PSH)
INRA Domaine Saint-Paul, 228 Route de l'aérodrome CS 40509
84914 Avignon Cedex 9
Courriel: Marie-Odile.Jordan@avignon.inra.fr

Partenaires du projet :

INRA PACA - unité de recherche PSH :

INRA Domaine St-Paul ; 228 Route de l'aérodrome CS 40509 ; 84914 Avignon Cedex 9

Personnes impliquées : Daniele Bevacqua (CR1) ; Marie-Odile Jordan (CR1) ; Marie-Hélène Saugé (IE1, décédée en 2016) ; Gilles Vercambre (CR1)

PARTENAIRE 2 – GRCETA de basse Durance

2 route de Mollèges ; 13210 Saint Rémy de Provence

Personnes impliquées : Bruno Hucbourg (Directeur adjoint) ; Aurore Drevet (Chargée d'expérimentation)

CONTEXTE GENERAL

Les projections d'évolution du climat suivant différents scénarii de réduction d'émission de carbone prévoient une augmentation des températures moyennes et de la prévalence des épisodes extrêmes (canicules, sécheresses). Ces conditions favorisent l'émergence de maladies et la dissémination des insectes phytophages soit directement, en limitant par exemple la mortalité hivernale de certaines espèces, soit indirectement en réduisant la résistance des plantes, celles-ci investissant moins de carbone ou d'azote dans leurs métabolismes de défense. Or, sur le pourtour méditerranéen, les infestations de pucerons constituent un problème majeur en arboriculture fruitière. Ainsi le puceron vert (*Myzus persicae*) est l'espèce la plus présente sur pêcher (*Prunus persica*). Une infestation significative affecte la croissance végétative (enroulement des feuilles, destruction de méristèmes, la ramification axillaire ...), la fructification (chute des fleurs), la qualité des fruits (piques et déformations) et favorise la propagation de virus. Dans le sud de la France, en Espagne et en Italie, un nombre restreint d'insecticides restent à ce jour, efficaces, ce qui impose le développement de méthodes alternatives à la lutte chimique.

Ces stratégies alternatives peuvent être de deux types. Les méthodes de contrôle biologiques (ou stratégie top-down), relativement bien documentées, consistent à diminuer les populations de pucerons en favorisant la prédation et le parasitisme par l'introduction d'auxiliaires, la préservation de leurs habitats (plantes couvre-sol, haies ...), le maintien ou la mise à disposition de proies alternatives qui leurs permettent de se nourrir pendant les périodes où le puceron est absent. Elles s'opposent aux stratégies, dites bottom-up, axées sur la plante, moins documentées parce que plus récentes. Il s'agit dans ce cas de diminuer la susceptibilité d'une plante aux bioagresseurs en utilisant des pratiques culturales novatrices (diffusion "Substances de Défense des Plantes", implantation de plantes compagnes ...) ou en gérant différemment des pratiques plus anciennes comme l'irrigation, la taille ou la fertilisation. Les quelques études disponibles confirment l'intérêt de cette démarche, mais leurs résultats parfois opposés, ne permettent pas de préconisations claires concernant la gestion des itinéraires techniques en verger de production

La diversité des résultats de la littérature est liée en partie au fait que la résistance d'une plante aux bioagresseurs est multifactorielle. Elle dépend notamment de son potentiel hydrique, de sa composition, de la vitesse de croissance de ses rameaux et de l'architecture de sa couronne. Son déterminisme ne peut donc être compris qu'en considérant l'état global de la plante. Cependant les études disponibles sont le plus souvent basées sur l'analyse d'un seul trait de cette résistance et négligent les possibles synergies ou antagonismes avec les autres déterminants de la résistance. De plus, les effets d'une pratique culturale sont individus dépendants. Ainsi, une réduction de la fertilisation azotée (N) ne va pas limiter le développement d'un arbre disposant de réserves N lui permettant de compenser le manque de fertilisants. Au contraire, un arbre avec un statut interne en azote moins favorable va limiter ses besoins de croissance de façon à pouvoir maintenir sa concentration en azote interne. Un traitement d'irrigation ou de fertilisation, va donc affecter de façon différente, et dépendante de l'état initial de chaque individu, sa croissance et son développement d'une part, sa composition et son statut hydrique d'autre part. Une validation multicritère des principaux résultats de la littérature qui tienne compte du fonctionnement intégré des arbres en conditions de production est donc un préalable indispensable à la possible utilisation de ces pratiques pour le contrôle des bioagresseurs. C'est l'enjeu de ce projet, portant sur la possibilité d'utiliser les pratiques d'irrigation et de fertilisation pour limiter les infestations de pucerons vert en verger. Ces leviers seraient en effet faciles à implémenter par les arboriculteurs sans cout ni travail supplémentaire.

OBJECTIFS GENERAUX DU PROJET

Mener à bien cet objectif implique (i) d'identifier les traits spécifiques du fonctionnement de la plante auxquels le bioagresseur est sensible en confirmant les résultats obtenus sur d'autres espèces (plantes ou phytophages) et (ii) d'élargir les investigations à des traits manquants de l'état de la plante, puis (iii) de caractériser les effets des pratiques d'irrigation et de fertilisation et de leur combinaison, sur ces variables clés de l'interaction plante-bioagresseur, et *in fine* (iv) de sélectionner parmi ces combinaisons, celles qui permettent de limiter la susceptibilité de la plante sans dégrader le rendement et la qualité des fruits (qui doivent donc être évalués).

C'est cette démarche que nous avons suivie en couplant expérimentation et modélisation. En effet, le développement de modèles simulant les effets des pratiques culturales courantes sur le fonctionnement du verger (performances agronomiques, état sanitaire, durabilité ...) devrait, à terme, nous permettre de concevoir des systèmes de culture économes en intrants chimiques. Néanmoins, leur paramétrisation, pour être réaliste, nécessite l'acquisition de données obtenues en verger. C'est pourquoi, avons complété nos résultats acquis en conditions semi contrôles par une expérimentation en verger de production, dans lequel différentes variétés de pêcher ont été soumises à des apports contrastés en eau et en azote. Bien que cette étude soit focalisée sur les interactions pêcher – puceron vert nous avons tenu compte d'autres espèces présentes dans notre verger d'étude (pucerons farineux et cigarié principalement) dont le comportement en termes de mode d'alimentation, d'installation et de dispersion diffère peu de celui du puceron vert.

QUELQUES ELEMENTS DE METHODOLOGIE (ET EVENTUELLES DIFFICULTES RENCONTREES)

- **Éléments de méthodologie :**

Le volet expérimental a consisté principalement à mettre en place un essai de longue durée (deux fois deux ans, Cf. infra) réalisé chez un arboriculteur. Le verger choisi comprenait une variété précoce, dont la croissance est rapide en début de printemps (pendant la phase d'installation et de croissance des populations de pucerons) et une variété semi précoce à croissance décalée (donc supposée *a priori* moins affectée par une infestation). Les apports en eau et en azote ont été soit (i) non limités, soit limités de 30% par rapport au témoin (ii) uniquement en eau, ou (iii) en eau et en azote. Les effets de ces traitements sur le fonctionnement des arbres et sur les dynamiques d'infestation de pucerons ont été suivi du débourrement à la récolte des fruits. Différentes mesures, biologiques et biochimiques (détaillées au paragraphe suivant) ont été réalisées (i) *in situ* pour suivre les dynamiques du développement de la plante et d'infestation de pucerons, et (ii) à partir de prélèvements de feuilles matures, d'apex et de bois pour les déterminations biochimiques.

Le volet modélisation développé en parallèle, a permis d'agrèger nos connaissances des interactions pêcher-pucerons dans deux modèles simplifiés qui assimilent l'arbre à une collection de rameaux. Ceux-ci évaluent l'impact des pratiques de fertilisation sur les sévérités d'infestation et sur les performances agronomiques du verger sur une durée longue (10 ans). Dans le même temps, le développement du modèle structure fonction "QualiTree" s'est poursuivi. Ce modèle décrit la structure aérienne de façon plus architecturée et fait dépendre le développement des pousses feuillées et des fruits des disponibilités en eau et en sucre au niveau de chaque unité de production. Il simule également les effets à long terme des pratiques de taille et d'irrigation. RegPuc a contribué à l'intégration, dans ce modèle des effets de l'azote sur la croissance et la composition des organes. Compte tenu de l'importance de cet élément dans la structuration des interactions plante-pucerons, sa prise en compte est un préalable indispensable au développement, dans QualiTree, d'un "module puceron" reprenant les formalismes développés et validés dans les modèles simplifiés. Il sera ainsi possible de réaliser des simulations qui rendent compte des effets combinés des pratiques de taille, de fertilisation et d'irrigation sur un arbre en verger soumis à des infestations de pucerons.

- Difficultés rencontrées :

L'acquisition des résultats de terrain a pris beaucoup de retard pour deux raisons :

(i) La perte des compétences en entomologie (décès de Marie-Hélène Sauge, démission de Jean-Philippe Lacroze) du partenaire INRA qui l'a amené à développer de nouveaux liens (Cf. infra) pour pallier au mieux ces pertes, et à s'appuyer, pour la partie expérimentale, sur l'essai longue durée géré par l'autre partenaire (GR-CETA) du projet. Ceci a eu pour conséquence, l'implémentation dans un verger commercial d'un ensemble de techniques permettant de suivre concomitamment le climat (station météo), l'état du sol (sonde capacitatives, teneur en azote), l'état hydrique des arbres (dendrométrie, potentiel hydrique), leur statut trophique (teneurs en sucres solubles, amidon, azote total, acides aminés et polyphénols), le fonctionnement foliaire (mesures ponctuelles de photosynthèse et de transpiration), le développement des arbres (évolution des diamètres de tronc, du développement de rameaux sélectionnés), la croissance des fruits (calibres, teneurs en sucres et en acides organiques), et les dynamiques d'infestation de pucerons. Le jeu de données ainsi obtenu est relativement original, du fait qu'il ait été obtenu sur arbres adultes en conditions de production, dont il appréhende le fonctionnement à différentes échelles (arbre, rameau, fruits) en lien avec une diversité de pratiques. Il est donc bien adapté à notre objectif de caractérisation des processus impliqués dans les interactions arbre-puceron, puis de leur formulation mathématique à des fins de modélisation.

(ii) La seconde difficulté à laquelle nous avons été confronté est l'absence d'infestation de notre verger d'étude pendant deux années consécutives, dont les causes ont été développées dans le rapport intermédiaire. La première année, un hiver très doux (quasi absence de gel) et humide favorisant la prédation et l'infestation des œufs pouvait expliquer les faibles niveaux d'infestation observés la zone où était implanté le verger. L'année suivante l'absence de pucerons a été limitée à notre parcelle d'étude, ce qui nous a conduit à mettre en cause le choix, par le producteur, d'un porte-greffe inadapté aux conditions de sol (battant et peu aéré). Il en est résulté un vieillissement précoce du verger qui s'est traduit cette seconde année par une faible croissance végétative, une production fruitière très en deçà des normes, et un engorgement des feuilles en carbone non structural. Nous avons donc changé de verger d'étude en 2018 (*i.e.* la troisième année du projet dont nous avons demandé la prolongation). Les résultats obtenus, très prometteurs, nous ont poussé à prolonger l'essai une année supplémentaire de façon à pouvoir acquérir des données portant sur les effets à long terme des traitements de fertilisation et d'irrigation, et les arrières effets d'une infestation sévère sur le fonctionnement du verger (infestation, croissance, production). L'acquisition des données de terrain s'est poursuivie jusqu'en juillet de cette année (2019), et les analyses biochimiques sont encore en cours de réalisation. Les résultats ne sont donc pour l'heure que partiellement exploités.

Du fait de ces difficultés expérimentales nous avons repris en début de période, un ancien jeu de données que nous avons complété par des analyses biochimiques (polyphénols, acides aminés et sucres solubles) et statistiques, ce qui nous a permis de progresser dans notre compréhension des interactions arbre-puceron. Nous avons également réalisé un "screening biochimique" de vergers commerciaux infestés dont l'objectif était d'évaluer la stabilité de nos résultats dans notre bassin de production. Pour cela des apex de rameaux sains et de rameaux infestés ont été prélevés au pic d'infestation puis comparés.

Ce retard a également eu des conséquences sur le volet modélisation de ce projet. La formulation des processus composant le modèle n'a été que peu affectée, mais leur paramétrisation repose actuellement sur des acquis expérimentaux obtenus en conditions semi-contrôlées, et doit donc être corrigé une fois les données expérimentales totalement acquises et exploitées.

RESULTATS OBTENUS

- Volet expérimental

Rappels sur la démarche et les méthodes : Le déterminisme des interactions pècher-puceron a, dans un premier temps, été étudié sur des pêchers en 3^{ème} feuille cultivés en pots et en conditions semi-contrôlées. Ce travail, largement publié, a abouti à l'élaboration d'un schéma conceptuel résumant l'état de nos connaissances sur la façon dont se structurent ces interactions. Celui-ci a ensuite été complété et validé en conditions de production (*i.e.* par un essai de 2 ans et des mesures ponctuelles dans 15 vergers supplémentaires). Ceci nous a aussi permis d'estimer les effets d'une infestation de pucerons sur la production fruitière.

En verger, nous avons utilisés différents descripteurs du développement des rameaux ou des populations de pucerons. Ainsi, un rameau a été assimilé à un empilement d'unités de croissance portant chacune un bourgeon axillaire. Celui-ci peut donner naissance à deux types de structures secondaires : une rosette composée uniquement des feuilles préformées dans le bourgeon, ou un axe long si la rosette poursuit son développement et produit à son tour des unités de croissance. Les populations de pucerons ont été estimées en attribuant une note d'infestation, qui varie de 0 à 3 et est basée sur la proportion de rameaux infestés à l'échelle de l'arbre, et sur l'abondance des pucerons à l'échelle du rameau. La sévérité d'infestation est la note obtenue au pic d'infestation, donc la note maximale attribuée au rameau ou à l'arbre.

Schéma conceptuel initial : Il a été établi en comparant, pour l'ensemble des variables mesurées, de jeunes arbres en pots ségrévés selon leur sévérité d'infestation. Tous les arbres avaient subi une infestation artificielle (donc avaient été mis en présence des pucerons).

Les résultats montrent que la sévérité d'infestation d'un individu (arbre ou rameau) n'est pas liée aux vitesses d'accroissement des populations de pucerons, mais à la durée de cet accroissement (estimée en accumulation de degrés jour entre le début et le pic d'infestation). Les populations stagnent puis diminuent rapidement chez les individus (arbres ou rameaux) faiblement infestés, ce qui montre qu'elles ne sont pas limitées par les conditions extérieures mais par les propriétés intrinsèques de leur hôte. Ainsi, la sévérité d'infestation est liée positivement au développement du rameau, *i.e.* aux vitesses de production de feuilles et de structures secondaires. Elle augmente en conséquence avec la complexité architecturale, notamment avec la densité d'axes longs. La composition des apex affecte également la sévérité d'infestation : les pucerons préférant les rameaux dont les apex sont riches en acides aminés et en carbone non structural et pauvres en polyphénols.

La question se pose de savoir si ces observations traduisent l'existence de relations causales entre sévérité d'infestation et "variables plante", ou résultent des interactions nécessaires entre les différents métabolismes de la plante. Ainsi, par exemple, l'azote impacte les dynamiques d'infestation de façon indirecte puisqu'il favorise le développement des rameaux, notamment l'émergence de structures secondaires et la transformation des rosettes en axes longs. Il a également une action directe puisque la concentration en azote est liée positivement (relation polynomiale) à celle des acides aminés nécessaires au développement du puceron, et négativement à celle de plusieurs composés phénoliques qui lui sont défavorables. Ces relations sont modifiées par un stress hydrique, qui réduit l'accumulation N et augmente les concentrations en polyphénols.

Transposition de ce schéma en verger commercial : Une analyse factorielle multiple (AFM) réalisée à partir des données 2018 (année pour laquelle elles sont quasi-complètes), obtenus autour du pic d'infestation, montre que ce schéma n'est pas directement transposable au verger. Dans cette AFM, la sévérité d'infestation était liée aux teneurs en C-non-structural et opposée au ratio N/sucres solubles. Elle était donc indépendante des teneurs en N total et en

acides aminés. Les données relatives au développement étaient orthogonales à ce premier axe, donc peu explicatives de la sévérité d'infestation, et composées de deux groupes de variables opposées. D'une part, le nombre de rosettes (d'autant plus élevé que le nombre d'axes longs était faible), était lié au nombre de fruits impropres à la vente, et à l'accumulation d'amidon (observée classiquement en cas de faible croissance). D'autre part, les rameaux vigoureux (ayant un nombre de feuilles et d'axes longs élevé) étaient liés aux concentrations en azote total et en acides aminés impliqués dans le transport (Gln Asp Ser Glu et Pro). Ce comportement était commun aux deux variétés. Mais si les analyses étaient réalisées sur les données recueillies après le départ des pucerons, la sévérité d'infestation était mieux corrélée au nombre d'axes longs. Les rameaux fortement infestés, produisent en effet de nouveaux axes pour compenser la destruction, par les pucerons, des méristèmes des axes préexistants.

Cette première année, l'azote n'a donc affecté la sévérité d'infestation qu'au travers des équilibres métaboliques (*i.e.* du ratio N/sucres solubles), et l'effet du développement était marginal. A l'inverse, ces analyses ont confirmé l'impact de la disponibilité en C non structural. Ces résultats s'expliquent par la forte inertie des arbres adultes, qui limite et décale leur réponse aux traitements, qui ne sont que peu discriminatoires en 2018 (Cf. infra).

Effet des traitements sur le fonctionnement des arbres et les dynamiques d'infestation : La disponibilité en eau du sol et le statut hydrique des arbres étaient plus élevés pour le traitement témoin que pour les deux traitements en restriction hydrique (données obtenues à l'aide de sondes capacitatives, de dendromètres et de mesures de potentiels de tige). Néanmoins les différences entre traitements apparaissent relativement tard en saison, (début juin), une fois épuisé les réserves en eau accumulées dans le sol pendant l'hiver. Les teneurs en azote des feuilles et des apex étaient indépendantes des traitements et de la variété en 2018, et ce, bien que l'azote absorbé pendant la saison de végétation soit majoritairement investi dans la croissance ou stocké dans les feuilles. Ces teneurs étaient élevées (> à 3%), *i.e.* supérieures à la valeur seuil limitante pour le développement des rameaux et des pucerons.

De fait, bien que le développement des rameaux ait été plus faible pour les arbres soumis à une double restriction (azoté et hydrique), que pour les arbres non limités en azote, les différences n'étaient significatives ni en 2018 ni en 2019. Cependant ces différences ont sans doute été minimisées du fait que nous n'avons suivi que des rameaux vigoureux : les premiers rameaux infestés auxquels nous avons adjoint des témoins de même vigueur. Ceux-ci ne sont pas représentatifs de l'hétérogénéité de la population d'un arbre, qui augmente avec la limitation des ressources. Ils composent une sous-population, prioritaires pour l'attribution des assimilats donc capables de réaliser leur potentiel de croissance. Le traitement a néanmoins affecté la croissance radiale des charpentières (suivis dendrométriques). Celle-ci était la plus élevée pour les arbres témoins et la plus faible pour les arbres doublement limités.

En 2018, le verger a d'abord été soumis à une infestation de puceron vert (*Myzus persicae*). Le puceron farineux (*Hyalopterus pruni*) est apparu plus tardivement (fin mai) et l'infestation a été massive, puisque la quasi-totalité des arbres a été touchée, dont beaucoup sur une proportion importante de la couronne. Une double limitation en eau et en azote a limité la propagation des pucerons vert en décalant l'apparition des premières colonies et en réduisant de 30% le nombre d'arbres infestés. Elle n'a eu que peu d'effet sur le puceron farineux. Ces deux espèces étaient peu présentes en 2019, uniquement sur 50% des arbres bien pourvus en azote. Cependant 2019 a été marquée par une forte prévalence du puceron cigarier (*Myzus Varians*), présent sur 83% des arbres. Ce puceron est bien toléré, ne provoque que des dégâts limités et n'affecte pas la production.

Evolution des interactions plante-pucerons, rôle spécifique de certaines variables : A l'inverse de ce qui avait été observé en 2018, le développement des rameaux a affecté en

2019. Celle-ci était d'autant plus sévère que le nombre de feuilles et de structures secondaires était élevé. Les différences étaient liées au nombre de rosettes pour la variété la moins poussante, et à celui des axes longs pour la variété précoce.

L'état sanitaire modifie également le fonctionnement des rameaux et des arbres. La photosynthèse est ainsi réduite, (mais de façon non significative) pour les feuilles intactes et indemnes de dépôts (miellat, fumagine) insérées sur les rameaux infestés. Les concentrations en sucres solubles sont en conséquence moins élevées pour ces rameaux que pour les témoins. Cela n'affecte pas la composition des fruits en sucres solubles et en acides organiques. Des différences apparaissent cependant entre arbres sains et très infestés. Ces derniers portent des fruits moins concentrés (tendance non significative) indiquant ainsi qu'une infestation sévère limite l'allocation de carbone sur la totalité de la couronne. Cette limitation permet de réduire l'accumulation de solutés mais est trop faible pour pénaliser le poids ou le calibre.

Effet des traitements sur le fonctionnement de l'arbre en production : Ceux-ci ne doivent avoir qu'un effet marginal sur la production pour pouvoir servir d'alternative à la lutte chimique. Dans le verger suivi, le nombre, les poids moyen et total de fruits par arbre, leur fermeté et leur sucrosité ne dépendaient ni du traitement, ni de la variété mais de l'année. En 2019, les fruits avaient un calibre (majoritairement B et C), donc un poids moyen plus faible qu'en 2018. Ceci a été attribué à la canicule de juin. Les durées de conservation étaient également comparables entre les deux années, les traitements et les variétés. Moins de 50% des fruits se sont conservés au-delà de 7 jours aucun au-delà de 16 jours.

Variabilité des données biochimiques dans la zone de production : Des prélèvements d'apex ont été réalisés dans 15 vergers disséminés dans notre zone de production puis analysés. Les différences entre arbres sains et infestés n'étaient significatives que dans un petit nombre de cas mais les concentrations des arbres infestés étaient inférieures à celles des arbres sains, dans la moitié des cas pour l'azote total (et les acides aminés), et dans 75% des cas pour les sucres solubles. Le panel de verger échantillonné n'a pas permis de mettre en évidence un comportement qui serait spécifique à une variété ou à une année donnée.

Conclusion partielle : Ces résultats montrent la nécessité d'une validation en verger des résultats obtenus en conditions contrôlées. Cette dernière questionne la possibilité d'utiliser la fertilisation N pour limiter les infestations de pucerons. Dans notre essai, la limitation en azote a été couplée à un stress hydrique pour en augmenter les effets. La performance des pucerons a été affectée dès la première année, la croissance végétative marginalement la seconde, et la production fruitière n'a pas été impactée pendant la durée de l'essai. Les arbres en verger, conduits en conditions suboptimales, se caractérisent en effet par des teneurs N élevées, et sont de ce fait capables de puiser dans leurs réserves pour maintenir leur potentiel de croissance et de production. Néanmoins une limitation N modifie les équilibres métaboliques et les flux C et N ce qui a un effet immédiat sur les pucerons. Une utilisation ponctuelle de ce levier est donc envisageable. A l'inverse, un stress hydrique appliqué seul n'a aucun effet sur les infestations, sans doute en raison de son apparition tardive, *i.e.* postérieure au développement des premières colonies.

- Volet modélisation

Le volet modélisation a permis, de formaliser les principaux processus impliqués dans les interactions plante insecte dans deux modèles simplifiés. Ces travaux ont été largement publiés. Parallèlement, l'intégration d'un "module azote" dans QualiTree (le modèle structure-fonction développé à PSH) s'est poursuivie. Cette intégration est un préalable nécessaire est indispensable au couplage de QualiTree avec un modèle puceron.

Effets d'une infestation de pucerons sur le fonctionnement à long terme d'un arbre : Dans ce modèle la susceptibilité d'un arbre aux infestations de pucerons dépend (i) de la proportion de rosettes qui se transforment en axes longs (*i.e.* de la densité d'axes longs), (ii) de la durée de croissance (donc de la longueur finale) des rameaux et (iii) de la teneur en azote foliaire de ces rameaux. Par ailleurs, la probabilité d'infestation d'un verger, *i.e.* le nombre d'adultes ailés présents et susceptibles d'infester un verger donné, dépend de la composition du paysage. Ces hypothèses ont été utilisées pour évaluer le fonctionnement (production fruitière et croissance des rameaux) de vergers soumis à trois niveaux de fertilisation N couplés à trois niveaux d'infestations de pucerons. Un arbre est défini par un nombre de fruits (identique pour tous les traitements), de rosettes et d'axes longs, et par une longueur moyenne de ces axes longs. Les teneurs en azote foliaire varient avec la fertilisation et déterminent la croissance des rameaux et des fruits (taux de chute et accroissement en matière sèche). Cette croissance est impactée par les dégâts causés par les pucerons, supposés proportionnels au nombre d'individus présents sur l'arbre. Entre chaque saison de végétation les arbres sont taillés, *i.e.* retrouvent un nombre d'organes et une longueur de rameaux identiques, prédéfinis, et supérieurs à ceux du printemps précédent sauf si leur croissance ne le permet pas. Le modèle a été paramétré avec un ancien jeu de données, pour lesquels les niveaux de fertilisation étaient très étendus. Les résultats des simulations montrent que les performances d'un verger dépendent principalement de la fertilisation azotée, l'effet des pucerons est moindre mais visible dès la seconde année. Au bout de cinq à six ans les arbres trouvent un nouvel équilibre, et l'effet des traitements et des infestations se stabilise.

Effets des pratiques d'irrigation et de fertilisation sur les dynamiques d'infestation : L'objectif ici était de simuler l'effet des pratiques de fertilisation et d'irrigation sur le fonctionnement de la plante hôte d'une part, et sur les évolutions temporelles des abondances de pucerons d'autre part. Pour cela un modèle simplifié de croissance des plantes a été couplé à un modèle de dynamique des populations de pucerons. La plante est réduite à un système racinaire et à d'une population de rameaux, et chaque groupe d'organes est composé de matière sèche structurale (définie par des teneurs C et N) et de substrat métabolisable C et N. L'évolution des populations de pucerons est liée à la disponibilité et à la qualité des ressources. La plante répond à une infestation en produisant des composés de défense qui limitent les durées d'ingestion (*i.e.* les prélèvements de sève) et la reproduction du puceron. Le modèle ainsi construit a été calibré en utilisant des données de l'essai en conditions semi contrôlées décrit précédemment, puis utilisé pour prédire *in silico* les effets de 100 combinaisons irrigation-fertilisation différentes sur les abondances de pucerons et la croissance des rameaux. Les essais *in silico* montrent que l'on peut tirer des conclusions très différentes selon (i) les niveaux de facteurs considérés et (ii) la date des observations. Ainsi, la fertilisation diminue les niveaux d'infestation en début de saison, puis la tendance s'inverse progressivement et l'effet devient positif au 15 juin (soit autour du pic d'infestation de l'essai de référence). La sévérité d'infestation (*i.e.* l'abondance des pucerons au pic) augmente avec le niveau des apports. Les conclusions sont similaires en ce qui concerne l'irrigation.

Adjonction d'un "module azote" à QualiTree : QualiTree, est un modèle de culture mécaniste préalablement développé. Dans ce modèle, l'arbre est vu comme une collection de rameaux, positionnés spatialement et ayant des liens topologiques. Chaque rameau est constitué du rameau père, de ses structures secondaires, de ses feuilles et de ses fruits. D'autres compartiments sont également pris en compte. Actuellement les processus physiologiques liés à l'assimilation et à la gestion du carbone (photosynthèse, mise en réserve, mobilisation, allocation, respiration, croissance) et de l'eau (transfert, transpiration des feuilles et des fruits)

permettent de décrire la variabilité intra-arbre de cette population de rameaux, la croissance végétative et reproductive de l'arbre. Ce modèle simule également les effets de la taille et de l'irrigation. Il ne considérait initialement que les ressources carbone et eau. Le déterminisme de la susceptibilité d'une plante au puceron étant sensible à l'azote au travers de ses effets sur la croissance et la composition des pousses, il importe d'introduire la ressource azotée dans le modèle. Cette intégration implique de tenir compte des catégories de processus suivants : le cycle de l'azote dans le sol, l'absorption par les racines fines, la distribution de l'azote absorbé dans les différents organes de l'arbre (et dans des pools de structure et de réserve de ces organes), la croissance de ces organes, et la mobilisation/reconstitution de l'azote de réserve en fonction des besoins.

- Le cycle de l'azote dans le sol a été décrit en adaptant les formalismes développés dans le modèle STICS. Les principaux processus considérés ont été la minéralisation de la matière organique, la nitrification, la dénitrification et la lixiviation des nitrates.

- L'absorption de l'azote par la plante est prédite en adaptant le modèle de Cardenas-Navarro à des pas de temps longs. Elle est basée sur la généralisation de la théorie de Michaelis-Menten, complété par une fonction de régulation en feed-back (inhibition par la teneur en azote interne de la plante)

- La distribution de l'azote dans la plante a été pensée en lien avec la croissance. La demande en azote est calculée localement, à l'échelle de l'organe. Une séquence de priorité pour les processus est utilisée à la fois pour l'allocation de l'azote (croissance puis mise en réserve) et pour les groupes d'organes (par ex. croissance des pousses feuillées précédant celle des fruits). Les ordres de priorités sont définis en partie par la nécessité de réaliser un équilibre fonctionnel entre les fonctions d'acquisition du carbone (par les feuilles) d'une part, de l'eau et des éléments majeurs (par les racines) d'autre part, au travers du rapport des masses feuilles/racines. Chaque organe est également caractérisé par les concentrations N et C de sa matière sèche structurale, donc par un coût de construction en azote de sa biomasse, et par un potentiel de croissance.

- La mobilisation/reconstitution des réserves permet de tamponner les écarts entre absorption et besoins en croissance. Ainsi, si l'absorption est excédentaire la croissance potentielle est réalisée et le surplus incorporé dans les réserves, ce qui va entraîner une réduction progressive de l'absorption. Dans le cas contraire les réserves sont mobilisées.

Ce module azote a pour l'instant été développé sous R. Il importe maintenant de le traduire en langage java et de le coupler au modèle QualiTree. Une fois ce travail réalisé, l'estimation des paramètres pourra être réalisée et le modèle testé à l'aide d'un jeu de données ancien acquis à PSH. Cette étape est un préalable nécessaire à l'intégration ultérieure dans QualiTree des formalismes décrivant les interactions plante-insecte développés dans les modèles précédents.

- **Conclusions**

Nos résultats encore partiels répondent à nos objectifs de départ. Ils confirment que les pratiques de fertilisation et d'irrigation peuvent être adaptées à un double objectif : la maximisation de la production et le contrôle des pucerons, moyennant un pilotage précis et adapté aux conditions spécifiques de chaque verger. Leur qualité est attestée par le nombre de publications et de communications auxquels ils ont déjà donné lieu.

Des études complémentaires sont cependant nécessaires pour évaluer les conséquences à long terme (> à 2 ans) de ces traitements sur la durabilité et la productivité des vergers. Celles-ci pourraient se faire en couplant modélisation et études de terrain puisque QualiTree devrait permettre, à proche échéance, de simuler de façon réaliste des combinaisons de pratiques plus étendues (incluant notamment la taille) que celles qui ont été testées dans le cadre de RegPuc.

IMPLICATIONS PRATIQUES, RECOMMANDATIONS, REALISATIONS PRATIQUES, VALORISATION

- Implications pratiques :

L'enjeu de ce travail était de pouvoir appliquer des limitations en eau et en azote suffisamment faibles pour ne pas pénaliser la production (*i.e.* qui maintiennent la qualité et la floribondité des bois) mais suffisantes pour réduire la prévalence des infestations. Ce double impératif a nécessité un pilotage fin de l'essai, qui à donc été équipé de capteurs permettant de suivre en continu la disponibilité du sol et l'état de la plante. Les conseillers du GR-CETA ont ainsi pu augmenter leur expertise de la gestion de l'eau et de l'azote en verger, et de nombreux producteurs se sont équipé de ces capteurs leur permettant de limiter les intrants.

Nos résultats confirment que les pratiques de fertilisation et d'irrigation peuvent être adaptées à un double objectif : la maximisation de la production et le contrôle des pucerons. Pour l'azote, il reste à définir la fréquence à laquelle les arbres doivent être correctement alimentés (la limitation doit être suspendue) afin de pouvoir reconstituer leurs réserves. L'impact de l'irrigation dépend de l'environnement du verger : la survenue d'un stress hydrique est d'autant plus tardive que la pluviométrie hivernale est forte. Or, il n'est efficace que s'il est appliqué (même temporairement) en début d'infestation, et non à proximité du pic.

- Recommandations et limites éventuelles :

Des études complémentaires sont nécessaires pour évaluer les conséquences à long terme (> à 2 ans) des restrictions en eau et en azote sur la durabilité et la productivité des vergers. De plus celles-ci ne présentent qu'une efficacité partielle et doivent donc être combinées avec d'autres pratiques (haies, sélection de plantes couvre-sol, taille) pour remplacer efficacement l'usage des pesticides. De fait, les producteurs devraient avoir à leur disposition un ensemble de méthodes à implémenter en fonction de la spécificité de chaque verger. Ceux-ci sont en effet plus ou moins sensibles aux pucerons en fonction de leur environnement qui détermine le nombre de fondatrices, et de l'état des arbres dont dépend le devenir des premières colonies. Les effets de ces combinaisons de méthodes n'ont encore été que peu étudiés.

- Réalisations pratiques et valorisation :

Compte tenu de la complémentarité des deux partenaires nos résultats ont bénéficié d'une double valorisation : académique et en direction de la profession. Les résultats expérimentaux ont donné lieu à la publication de 2 articles scientifiques et ont été présentés lors de 2 colloques internationaux et à un colloque national. Un article supplémentaire est prévu. Les travaux de modélisation ont été publiés (un article paru et un article soumis), et ont été présentés dans 5 colloques internationaux.

L'essai en verger a été présenté aux producteurs du réseau lors de journées thématiques et lors de visites de terrain. Il a également fait l'objet d'une publication dans le bulletin du réseau. Cette valorisation technique est encore incomplète à cause des difficultés rencontrées en début de projet. Elle sera complétée au printemps 2020, par une présentation de synthèse aux producteurs du réseau et aux coordinations techniques des régions PACA et Languedoc-Roussillon. La rédaction de deux articles ("bulletins techniques Arbo", "Fruit) est également prévue. Une présentation plus courte du projet sera également faite dans "La France Agricole" dans le cadre d'une collaboration entre ce journal et le GR-CETA.

Enfin le projet a également contribué à la formation d'étudiants via l'encadrement de 7 stagiaires (BTS, License et Master), et l'implication partielle d'une étudiante en thèse.

PARTENARIATS MIS EN PLACE, PROJETS, ENVISAGES

Le sujet traité dans RegPuc s'insère dans le projet de l'unité PSH et dans les missions du GR-CETA. A ce titre, le volet modélisation du projet a bénéficié, à PSH, du travail d'une

doctorante (M. Zaffaroni) dont la thèse est financée par un contrat INRA-Région, et de celui d'une post-doctorante (E. Bairam) qui a participé pendant un an au projet d'Avenir MAGESTAN (Technologies numériques pour l'étude et la mise en place de nouveaux modes de cultures appliqués aux cultures maraichères - application à la culture de la tomate).

La disparition, en 2016, de M.H. Sauge a amené PSH à développer des nouveaux liens, soit au travers du réseau BAPOA "Biologie Adaptative des Pucerons et Organismes Associés", pour des questions spécifiques aux pucerons (Y. Rahbé, UMR PMAP, Lyon; A. Salle, LBLGC Orléans, V Brault, SVQV Colmar) soit, localement avec le GAFL (J.L. Poessel et M.N. Le Corre) pour comprendre le rôle des métabolites secondaires dans le déterminisme de la résistance. Enfin les problèmes techniques liés au dosage de certains composés (dont les polyphénols) ont bénéficié des apports de S. Cookson, P. Vivin (EGFV, Bordeaux).

Les acquis de RegPuc ont permis au partenaire INRA de participer à APITree, un projet européen C-IPM portant sur la compréhension du choix par le puceron de son arbre hôte lors du vol de retour à l'automne. Ce projet a été l'occasion d'initier des collaborations avec les équipes de G. Alins (IRTA Lleida ESP) et L. Sigsgaard (Université de Copenhague, Suède). Actuellement le partenaire INRA participe au montage d'un projet PPR: CAP Zero Phyto, pour lequel il s'agira de mettre en place une expérimentation longue durée (4 ans) en verger de pêcher, portant sur l'utilisation conjointe de différents leviers (fertilisation, irrigation, plantes couvre-sol et de service, stress mécaniques ...) sur les interactions plantes pucerons. Dans ce projet le GR-CETA aura en charge l'animation d'ateliers de co-construction regroupant arboriculteurs, techniciens et chercheurs.

POUR EN SAVOIR PLUS (QUELQUES REFERENCES)

Bjorkman C. (2000) Interactive effects of host resistance and drought stress on the performance of a gall-making aphid living on Norway spruce. *Oecologia* **123**: 223-231

Cole RA (1997) The relative importance of glucosinolates and amino acids to the development of two aphid pests *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* on wild and cultivated brassica species. *Entomol Exp Appl* **85**:121-133

Grechi I. Sauge MH. Sauphanor B. Hilgert N. Senoussi R. Lescourret F. (2008) How does winter pruning affect peach tree - *Myzus persicae* interactions? *Entomol Exp Appl* **128**:369-379.

Guillemaud T. Mieuze L. Simon J. (2003) Spatial and temporal genetic variability in French populations of the peach-potato aphid, *Myzus persicae*. *Heredity(Edinb.)* **91**:143-152.

Jordan M-O. Vercambre G. Gomez L. Pagès L. (2014) The early spring N uptake of young peach trees (*Prunus persicae*) is affected by past and current fertilisations and levels of C and N stores. *Tree Physiol.* **34**: 61-72

Larson K.C. Whitham T.G. (1997) Competition between gall aphids and natural plant sinks: Plant architecture affects resistance to galling. - *Oecologia* **109**: 575-582

Roussel A. Sauge M-H. Jordan M-O. Vercambre G. Lescourret F. Bevacqua D. (2016). Nitrogen and water supplies affect peach tree-green peach aphid interactions: the key role played by vegetative growth. *Agric Forest Entomol*, **18** (4), 367-375.

Sauge M-H. Grechi I. Poëssel J.L. (2010) Nitrogen fertilization effects on *Myzus persicae* aphid dynamics on peach: vegetative growth allocation or chemical defence? *Entomol Exp Appl* **136**:123-133

Thornley J. (1998) Modelling Shoot : Root Relations : the Only Way Forward ? *Annals of Botany*, **81**:165-171

Will T. Hewer A. van Bel A. (2008) A novel perfusion system shows that aphid feeding behaviour is altered by decrease of sieve-tube pressure. *Entomol Exp Appl* **127**:237-245

NOTE : aucune référence n'est citée dans le corps du texte. Celles-sont à trouver dans le rapport scientifique ou dans la partie "opération de valorisation"

LISTE DES OPERATIONS DE VALORISATION ISSUES DU CONTRAT (ARTICLES DE VALORISATION, PARTICIPATIONS A DES COLLOQUES, ENSEIGNEMENT ET FORMATION, COMMUNICATION, EXPERTISES...)

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

- Publications scientifiques parues

Bevacqua D. Grechi I. Génard M. Lescourret F. (2016) The consequences of aphid infestation on fruit production become evident in a multi-year perspective: Insights from a virtual experiment. *Ecological Modelling* 338:11-16

Rousselin A. Bevacqua D. Sauge M-H. Lescourret F. Moody K. Jordan M-O. (2017). Harnessing the aphid lifecycle to reduce insecticide reliance in apple and peach orchards: A review. *Agronomy for Sustainable Development* (38), 1-17

Jordan M-O., Sauge M-H., Vercambre G. (2019) Chemical and growth traits of the peach tree may induce higher infestation rates of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sultzer). *Pest Management Science*, doi.org/10.1002/ps.5583 (Early View before inclusion in a issue)

- Publications scientifiques à paraître

Zaffaroni M., Cunniffe N. J., Bevacqua D. An eco-physiological model coupling plant growth and aphid population dynamics. (*soumise et preprint en ligne sur Bioarchives*)

- Publications scientifiques prévues

Jordan M-O. Drevet Giraud A. Vercambre G. Hucbourg B. Une publication de synthèse des résultats relatifs à l' experimentation en vergers de producteurs (qui reprendra et complètera les données présentés au congrès Aphidophagae de Montréal (2019) est également prévue

COLLOQUES

- Participations passées à des colloques

Bevacqua D. Grechi I. Genard M. Lescourret F. (2016) Consequences of aphid infestation over fruit trees production: the peach tree-green aphid case. *International Crop Modelling Symposium: Crop Modelling for Agriculture and Food Security under Global Change*. 15-17/03/2016, Berlin (Germany) *Non pris en charge par le projet*

Jordan M-O. Rousselin A. Vercambre G. Sauge M-H. (2016) Combining irrigation, fertilisation and pruning techniques helps control aphid populations in apple and peach orchards. *IOBC WPRS Bulletin*, 123: 79-85. Presented at 9.international conference on integrated protection of fruit crops, 4-8/09/2016, Tessaloniki (Greece)

Lescourret F. Gibert C. Grechi I. Génard M. Bevacqua D. (2016) Modelling fruit plant-pest interactions, their control by cultivation practices and their link to fruit quality. *III International Symposium on Horticulture in Europe – SHE2016*. 17-20/10/2016, Chaina (Greece). *Non pris en charge par le projet*

Jordan M-O. Rousselin A. Sauge M-H. (2017) Variables écophysologiques (croissance, architecture, composition biochimique) affectant l'attractivité du pêcher pour le puceron vert. *Journées du réseau BAPOA "Biologie Adaptative des Pucerons et Organismes Associés"*, 19-20/10/2017, Colmar (France)

Zaffaroni M., Bevacqua D. (2019) A general eco-physiological framework to model the interactions between phloem feeder pests and plants. 10th International Conference on Dynamical Systems Applied to Biology and Natural Sciences (DSABNS), 3-6/02/2019, Napoli (Italy). *Non pris en charge par le projet*

Bevacqua D. Cunniffe N. Zaffaroni. M. (2019) An eco-physiological model coupling plant growth an aphid population dynamics. XXIX Congresso SItE. 10-12/09/2019, Ferrara (Italy). *Non pris en charge par le projet*

Jordan M-O. Drevet Giraud A. Vercambre G. Hucbourg B. (2019). Limiting irrigation and fertilisation enables to limit the aphid populations in commercial apple (*Malus domestica*) and peach (*Prunus persica*) orchards. *14th International Symposium « Ecology of Aphidophaga »*, 16-20/09/2019, Montreal (Canada)

Zaffaroni M., Bevacqua D. (2019) An agro-ecological model coupling plant growth and pest population: highlights on the role of fertilization and irrigation. *The International Society for Ecological Modelling Global Conference (ISEM)*, 1-5/10/2019; Salzburg (Austria), **Non pris en charge par le projet**

Note : toutes ces participations ont donné lieu à des présentations orales (aucun poster)

- Participations futures à des colloques **aucun de prévu pour l'instant**

THESES Aucune

- Thèse en cours (Aucune thèse achevée)

Zaffaroni M. Nov 2017-Nov 2020. Modèles mathématiques, considérant explicitement le rôle des pratiques culturales, pour une intensification écologique de la conduite des vergers de pêchers. *Co-financement : INRA-Région PACA, Responsable Bevacqua D.* **Non pris en charge par le projet mais 50% de son travail porte sur les interactions pucerons-pêcher**

ARTICLES DE VALORISATION-VULGARISATION

- Articles de valorisation parus

Drevet Giraud A. 2017. Pêcher : quelles stratégies d'irrigation et de fertilisation pour réguler les populations de *Myzus persicae*. *Info CETA N°5 mai 2017.*

- Articles de valorisation à paraître **aucun de soumis**

- Articles de valorisation prévus

Drevet Giraud A. 2020. Rédaction d'un article de synthèse dans les bulletins techniques "**Arbo**" et "**Sud-Arbo**" portant sur l'impact des techniques d'irrigation et de fertilisation sur les performances agronomiques et sur la sensibilité aux pucerons du verger

Drevet Giraud A, Jordan M.O. 2020. Article de synthèse plus complet dans une revue professionnelle nationale. (Journal visé Fruit)

- Information à destination du réseau de producteurs du GR-CETA

2015 : 2 février "Journée Phyto Bio" (présentation du projet)

2016 : 2 février "Journée Phyto Bio" (présentation de la mise en place de l'essai)

8 janvier "Journée Phyto générale" (présentation de l'essai)

2017 : 1 février "Journée Phyto Bio" (présentation des résultats)

11 janvier "Journée Phyto générale" (présentation des résultats)

2018 : 18 décembre "Journée PFI Vaucluse" (présentation des résultats)

19 décembre "Journée PFI Drôme" (présentation des résultats)

2019 : 11 janvier "Journée Phyto Bio" (présentation des résultats)

28 janvier "Journée AB fruits à noyau et fruits à pépins" (présentation des résultats)

Prévu printemps 2020 : Présentation des résultats au cours de mêmes journées (PFI et Phyto)

- Visite de l'essai verger par les producteurs du GR-CETA

2019 : 6 mai. Journée technique : "Adaptation de certaines espèces au bio"

10 octobre "Journée technique : fruits à noyau, qu'elle évolution ?"

NOTE : Les convocations et les feuilles d'émargement de ces réunions n'ont pas été jointes à ce rapport mais sont disponibles sur demande.

- Communications lors de coordinations techniques

2019 : du 16 au 18 octobre: "Rencontre CETA des techniciens", regroupant les membres de l'association CETA des Techniciens de la région Sud-Est (présentation des résultats).

Prévu au printemps 2020 : "Coordination technique des régions PACA et Languedoc-Rousillon" (présentation des techniques travaillées et des résultats obtenus)

NOTE : Ces communications n'ont pas pu être faites auparavant compte tenu des difficultés expérimentales rencontrées.

AUTRES ACTIONS VERS LES MEDIAS

- Actions vers les médias (interviews...) effectuées **aucune**
- Actions vers les médias prévues : Une collaboration est en cours entre le GRCETA et le journal "France Agricole" afin de traiter différents sujets techniques travaillés au sein de l'entreprise. Le projet Reg-Puc mené avec PSH sera abordé et fera l'objet d'un article.

ENSEIGNEMENT - FORMATION

- Encadrement d'étudiants

Beguïn E. rapport de stage IUT (2016) Compétition trophique chez les interactions plante-puceron - Effet de la charge en fruits, de la disponibilité en eau et en azote chez le couple pècher-puceron vert. *Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse. Département génie biologique option agronomie.* 33p.

Chombart M. Rapport de stage d'assistant ingénieur (2017) Suivi d'une expérimentation : stratégie d'irrigation et de fertilisation dans la régulation de pucerons vert en verger de pêches. *ISA (Institut Supérieur d'Agriculture) Lille,* 63p.

Gouverneur C. Licence professionnelle AB (2016) La régulation de *Myzus persicae* par la gestion hydrique et minérale. *Université Blaise Pascal, Clermont Ferrand.* 38p.

Noret J. rapport de stage de césure (2016) Compétition trophique chez les interactions plante-puceron - Effet de la charge en fruits, de la disponibilité en eau et en azote chez le couple pècher-puceron vert. *ENSAIA (Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires) Nancy,* 44p.

Vaz R. rapport de stage M1 (2016) Compétition trophique chez les interactions plante-puceron - Effet de la charge en fruits, de la disponibilité en eau et en azote chez le couple pècher-puceron vert. *Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse. Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse.* 29p.

M. Ben Fadhl, rapport de stage M2 (2019). Des restrictions en eau et en azote modérées et durables contribuent au contrôle des infestations de pucerons en verger commercial de pêcher ? *Master 2 : AETPF Master Agrosociétés, Environnement, Territoires, Paysage, Forêt de Université de Picardie Jules Verne (Amiens.)* 50p **Prise en charge des indemnités de stage par le projet uniquement en partie**

J.M Sene, rapport de stage M1 (2019) Gestion de la dynamique de la population des pucerons verts en verger de pêcher en Agriculture Biologique *Master 1 : Gestion de la qualité des productions Végétales de l'Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse (Avignon)*

EXPERTISES

- **Expertises menées :** Par le GR-CETA, analyse et conséquences du dysfonctionnement du premier verger assigné à l'essai longue durée. Le fonctionnement hydrique atypique de ce verger a été décrypté. L'utilisation des courbes dendrométriques a montré qu'un sol anoxique gorgé d'eau (comme indiqué par les sondes capacitatives), produit les mêmes effets qu'un stress hydrique prononcé : une absence de croissance radiale couplée à de faibles amplitudes journalières. L'affaiblissement de l'arbre qui en résulte favorise l'émergence de parasites secondaires de type Scolyte.
- **Expertises en cours :** L'un des objectifs du GRCETA est d'effectuer un conseil auprès de leurs producteurs adhérents en vue de réduire l'usage des produits phytosanitaires. En ce qui concerne les pucerons l'enjeu est d'éviter les traitements préventifs effectués en début de saison. Y parvenir en limitant les intrants en eau et en azote, peut sembler incompatible avec l'exigence du maintien du potentiel de production d'une année à l'autre. Classiquement, les producteurs sécurisent la production d'un bois de qualité et de bourgeons floraux en maintenant les arbres en conditions suboptimales. L'implémentation des techniques de restrictions nécessite un pilotage fin des apports afin de les ajuster

aux besoins. Ceci a été obtenu en équipant le verger de différents capteurs (sondes capacitives, dendromètres) et dosant régulièrement la solution du sol (par "rq flex dosage NO_3^- et NH_4^+ "). Cette exigence a permis au GR-CETA de d'acquérir une expertise reconnue dans le domaine et de diffuser l'usage des capteurs a son réseau d'adhérents.

Parallèlement, le climat atypique de 2019 a généré des dysfonctionnements qu'il a fallu comprendre. Cette année été marqué par une pluviométrie importante en tout début de saison, un mois de mai plus froid que la moyenne, deux canicules sévères successives en juin, une fin de printemps et un été sec. Ainsi, la perte de calibre des fruits s'expliquerait par un division cellulaire retardée par le printemps froid et réduite par les fortes températures et le manque d'eau.

- Expertises prévues : **Aucune**

METHODOLOGIES (GUIDES...)

- Méthodologies produites **Aucune**

- Méthodologies en cours d'élaboration : Par le GR-CETA, proposition d'un itinéraire technique mieux à même de limiter les infestations de pucerons dont l'enjeu est de pouvoir éviter les traitements préventifs qui actuellement permettent ce résultat. Pour cela, l'organisme s'appuie sur les résultats des projets APMed (ANR-12-AGRI-0001) et RegPuc menés en continuité pour proposer un mode de conduite basée sur une limitation des apports en eau et en fertilisants ajustée à partir de données obtenues en verger équipé de capteurs (Cf. supra).

- Méthodologies prévues: **Aucune**

RESUMES

RESUME COURT : RegPuc a permis d'évaluer, *in vivo* (conditions contrôlées, verger) et *in silico* (modélisation), la possibilité d'utiliser l'irrigation et la fertilisation pour contrôler les pucerons verts en verger de pêchers. Nos résultats confirment la pertinence de cette démarche, mais soulignent aussi la nécessité de les adapter à la spécificité de chaque verger en tenant compte notamment du statut N des arbres (de l'importance des réserves N) et de l'environnement qui détermine la date de survenue d'un stress hydrique.

RESUME LONG

Contexte : Le durcissement de la législation sur l'utilisation des pesticides et des normes de protection de l'environnement nécessite de trouver des méthodes de luttés alternatives pour contrôler les bioagresseurs en verger. Si les méthodes de contrôle biologique sont bien documentées, ce n'est pas le cas des méthodes dites "bottom-up", qui ont pour but de diminuer la susceptibilité de la plante hôte au ravageur. Cette susceptibilité est déterminée par l'équilibre dynamique qui s'instaure entre la croissance, le développement et la composition de la plante. Elle peut donc être optimisée par des pratiques culturales courantes comme l'irrigation et la fertilisation. Cependant les effets de ces pratiques dépendent de l'état initial de la plante (de sa taille, forme et composition), donc de ses antécédents. Ainsi une limitation en eau est supposée, selon les cas limiter, favoriser ou n'avoir aucun effet sur les infestations de pucerons. La diversité de ces résultats est sans doute liée au fait que les différents déterminants de la sensibilité de la plante sont affectés avec une intensité variable, voire de façon antagoniste, dans chacune de ces études. Une validation multicritère des données de la littérature qui tienne compte du fonctionnement intégré des plantes en conditions de production est donc un préalable indispensable à la possible implémentation de ces pratiques pour le contrôle des bioagresseurs. C'est l'enjeu de ce projet, portant sur la possibilité d'utiliser les pratiques d'irrigation et de fertilisation azotée (N) pour limiter les infestations de pucerons vert (*Myzus persicae*) en verger de pêcher (*Prunus persica*).

Objectifs : Mener à bien cet objectif implique (i) d'identifier les traits spécifiques du fonctionnement de la plante auxquels le bioagresseur est sensible en confirmant les résultats obtenus sur d'autres espèces (plantes ou phytophages) et (ii) d'élargir les investigations à des traits manquants de l'état de la plante, puis (iii) de caractériser les effets des pratiques d'irrigation et de fertilisation et de leur combinaison, sur ces variables clés de l'interaction plante-bioagresseur, et (iv) de sélectionner parmi ces combinaisons, celles qui permettent de limiter la susceptibilité de la plante sans dégrader le rendement et la qualité des fruits. C'est cette démarche que nous avons suivie en couplant expérimentation et modélisation. La modélisation permet de synthétiser notre connaissance des interactions plante-insecte, et *in fine* de simuler les effets de différentes combinaisons de pratiques.

Méthodologie : Un premier essai, réalisé sur de jeunes arbres en pots, soumis à des infestations artificielles sous tunnel insect-proof, nous a permis d'établir un schéma conceptuel des interactions plante-insecte. Celui-ci a ensuite été complété et validé en verger de production, sur des arbres recevant des apports contrastés en eau et en azote pendant deux ans. Différentes méthodes nous ont permis de suivre simultanément le climat (station météo), l'état du sol (sondes capacitatives), l'état hydrique des arbres (dendrométrie, potentiel hydrique), le statut trophique des rameaux et des fruits (teneurs en sucres solubles, amidon, azote total, polyphénols, acides aminés et organiques), la photosynthèse des feuilles, le développement des arbres (diamètres de tronc, nombre de rameaux) le développement de rameaux sélectionnés (nombre de feuilles, nombre et position des structures secondaires), la production fruitière (rendement, qualité) et les dynamiques d'infestation de pucerons.

Le volet modélisation a permis d'agréger nos connaissances des interactions pêcher-pucerons dans deux "modèles simples" qui assimilent l'arbre à une collection de rameaux équivalents et de racines agissant comme réservoirs et capteurs de nutriments. Ceux-ci évaluent l'impact de la fertilisation et/ou de l'irrigation sur les sévérités d'infestation et la production. Parallèlement, un "module azote" a été développé dans "QualiTree", afin de pouvoir, dans un second temps, y adjoindre un module puceron. QualiTree décrit l'organisation

spatiale des pousses feuillées et des fruits, et leur développement individuel qu'il lie aux disponibilités en eau et en sucres au niveau de chaque unité de croissance. Il est utilisé actuellement pour simuler les effets à long terme des pratiques de taille et d'irrigation.

Principaux résultats : Sur les arbres en pots, la sévérité d'infestation est liée positivement au développement des rameaux (feuilles, structures secondaires) et à la teneur en acides aminés et en carbone non structural des apex, et négativement à la teneur en polyphénols. Ces relations dépendent du statut hydrique et de la variété. En verger, les arbres soumis à une limitation N ont été capables, la première année, de maintenir leur potentiel de développement et de production en puisant dans leurs réserves. Cependant, ils ont été infestés plus tardivement et moins sévèrement. La seconde année, l'infestation était moins sévère sur les rameaux les moins poussants et les arbres limités en azote. A nouveau, les traitements n'ont eu aucun effet sur la production. La réduction des apports N permet donc de réduire la prévalence des infestations, mais il reste à définir la fréquence à laquelle les arbres doivent être correctement alimentés afin de pouvoir reconstituer leurs réserves. L'impact de l'irrigation dépend de l'environnement du verger : la survenue d'un stress hydrique est d'autant plus tardive que la pluviométrie hivernale est forte. Or, il n'est efficace que s'il est appliqué (même temporairement) en début d'infestation, et non à proximité du pic.

Les simulations réalisées avec les "modèles simples" montrent que la croissance est plus sensible à la fertilisation qu'à la présence du puceron. La production n'est affectée que la seconde année : la diminution de croissance des pousses liées à l'infestation réduit le nombre de fruits l'année (n+1) puisque ceux-ci sont produit par le bois d'un an. Cette baisse de production se stabilise au bout de 4 ans. Ces simulations ont également montré que les impacts des pratiques culturales varient au cours du temps : les apports en eau et en azote ont un effet négatif en début d'infestation. La tendance s'inverse ensuite progressivement, et au pic, l'abondance de pucerons est corrélée positivement aux teneurs en eau et en azote de la plante. RegPuc a enfin permis d'intégrer à QualiTree, un module qui formalise l'absorption de l'azote à partir du compartiment sol, sa répartition entre les organes et les unités de croissance (le long des rameaux), et ses effets sur le développement et la croissance.

Sorties opérationnelles pour décideurs, applications éventuelles : Nos résultats confirment que les pratiques de fertilisation et d'irrigation peuvent être adaptées à un double objectif : la maximisation de la production et le contrôle des pucerons. Cependant des études complémentaires doivent établir leurs conséquences à long terme (> à 2 ans) sur la durabilité et la productivité des vergers. Par ailleurs, d'autres pratiques comme la plantation de haies, la sélection de plantes couvre-sol, mobilisées concomitamment pourraient en augmenter l'efficacité, notamment en favorisant la prédation. De fait, les producteurs devraient avoir à leur disposition un ensemble de méthodes à implémenter en fonction de la spécificité de chaque verger. Ceux-ci sont plus ou moins sensibles aux pucerons en fonction de leur environnement qui détermine le nombre de fondatrices, et de l'état des arbres dont dépend le devenir des premières colonies. Or, aucune méthode de lutte alternative ne cible l'ensemble de ces aspects. Elles doivent donc être combinées pour atteindre le même degré d'efficacité que les pesticides. Les effets de ces combinaisons de méthodes n'ont été que peu étudiés.

Recommandations : En complément des remarques précédentes, l'utilisation de capteurs sol (sondes capacitives), plante (dendromètres) et climat (pluviomètre) seraient utiles pour contrôler l'état de la plante en ainsi ajuster au mieux les apports (souvent en les réduisant).

Mots-clés : Stratégies bottom-up; *Myzus persicae*; *Prunus persica*; Développement des rameaux; Composition des rameaux; Contrôle des bioagresseurs; Irrigation; Fertilisation

ABSTRACT

Context: The increase of environmental concerns and the apparition of aphid strains resistant to pesticides require the development of alternative control methods. Among them, biological control methods are well documented while our knowledge on how the host plant condition affect the infestation dynamics (*i.e.* on the bottom up processes) is rather poor. Tree susceptibility is determined by developmental and trophic aspects: by the balance between plant development (or the emergence of new organs), growth (or size increase of the existing organs) and composition, which could likely be manipulated by cultural practices such as pruning, irrigation or fertilisation. Nonetheless, their effects strongly depend on the plant condition (shape and composition) when the cultural practices are applied. They could therefore produce contradictory results when applied to plants having contrasting life backgrounds. So, water stress was said to affect aphid performances either positively, negatively or without any differentiated effect. Favourable and unfavourable plant traits have probably been affected simultaneously and with different intensities in each experiment, thus leading to opposite conclusions. In order to overcome this difficulty, the plant key variables for susceptibility are to be defined prior to their possible optimization combining various adapted cultural practices. That was the main issue of the RegPuc project, focused on peach (*Prunus persica*) – peach green aphid (*Myzus persicae*) interactions, and their possible manipulation using different combinations of water and nitrogen (N) supplies.

Objectives: More specifically we intended (i) to identify the plant traits involved in the determinism of tree susceptibility to aphids, confirming the results obtained on other plants or aphid species or (ii) expanding our investigations on missing plant traits, (iii) to characterize the effects of irrigation and fertilization practices and of their combination on those traits, (iv) to select the best combinations limiting plant susceptibility to aphids without reducing fruit yield or quality. This goal was achieved by combining an experimental and a modelling approach. Thus, the development of mechanistic models enables us, to summarize our knowledge on plant-pest interactions in a conceptual framework, and ultimately to test *in silico* the effects of a wide range of realistic combinations of cultural practices.

Methodology: Two sets of experiments were performed. The first was achieved under insect proof shelter, on young potted trees, whose functional balance had been modulated before artificial infestation. It allowed us to design a conceptual framework on how tree susceptibility to aphids is determined. These first results were then confirmed and completed in a commercial orchard submitted to various fertilisation and irrigation regimes for two years. Various techniques have been implemented to monitor (i) the orchard environment (temperature, rainfall, soil water and N contents), (ii) the tree water status (dendrometry, water potential), (iii) the leaves, fruit, shoots and apex composition (soluble sugars, starch, total N, polyphenols, amino and organic acids), (iv) the leaf photosynthesis, (v) the tree vigor (trunk diameter, shoot number), (vi) the development of selected shoots (number of leaves, number and position of the secondary structure), (vi) the fruit production (number, size, weight, Brix value, post-harvest conservation capacity) and (vii) the aphid abundances.

Two types of models were developed concomitantly. The "simplified models", which describe the tree as a collection of shoots connected to roots acting as nutrient reservoirs and collectors were used to evaluate the effects of N and water supplies on aphid abundance and on fruit production. Also, an "N module" was added to the crop model "QualiTree", which is needed for using it to assess the consequence of an infestation on the tree's overall functioning. Indeed, QualiTree relates the development of each shoot and fruit to the amount

of water and C available nearby. This model describes realistically the observed variability of the shoot population and simulates the long-term effects of pruning and irrigation practices.

Main results: On young trees aphid abundances appeared to be positively related to shoot development (leaf expansion, secondary ramification), to shoot growth (stem length and diameter), and to apex concentrations in amino acids and non-structural carbohydrates. Polyphenols had an opposite effect. These relationships were modified by tree water status and cultivar dependant. The results were less clear in orchards. During the first year the trees compensated the lower N supply, mobilising their N stores to maintain their shoot development and fruit production. Nevertheless, aphid infestation was delayed and less severe on the trees which had been N limited. The second year, infestation severity was linked to shoot development and to N limitation. The treatments had again no effect on fruit production. Fertilisation could thus be used to limit the aphid populations, but further studies are needed to know at which frequency this practice has to be interrupted to allow the trees to rebuild their N stores. The use of deficit irrigation has to be discussed considering the orchard environment, since water stress may occur late in spring, *i.e.* around the infestation peak, due to heavy rainfalls in winter. Its efficacy was established only if applied (even temporarily) at early infestation stage.

Using simple models to simulate multi-year dynamics evidenced that fertilization affects plant growth more than aphid infestation. The consequences of aphid infestation on fruit yield only emerge over time. Thus, in a given year, aphid infestation mainly impairs shoot growth and, as fruits are borne on 1-year old wood, its effects on fruit production are delayed, *i.e.* increase during 4 years, then reach a plateau. It was also shown that water and N supplies affect the infestation dynamics differently over time: for both elements, increasing the inputs limited the aphid abundance at infestation start. This tendency then progressively reversed, and at infestation peak, the number of aphids were positively correlated to the tree N and water contents. In the framework of this project, the nitrogen resource was also added to QualiTree from the soil compartment to the plant level, with formalization of the nitrogen uptake, its allocation within the tree and its effect on growth.

Applications for public policies: Our results confirm the possibility of reconsidering the fertilisation and irrigation practices, assigning them a twofold goal: maximizing fruit production and minimizing orchard susceptibility to aphids. Nevertheless, additional studies are needed, firstly to evaluate the long term consequences of those practices on orchard production and durability. Secondly, additional levers, like hedgerow planting or selecting cover grasses could probably improve their benefit by favouring predation. Indeed, the growers should have at their disposal several methods for the control of aphid infestations, among which they could select those best suited to their situation. The susceptibility to aphid infestation is thus specific to each orchard, depending first on its surroundings which determine the initial number of aphids, and second on the tree condition which determines the fate of the first colonies. Therefore, no alternative could be generic, and several levers have to be combined to reach an effectiveness comparable to pesticides. This field has however been poorly investigated.

Recommendations: Beside our recommendations concerning the use of cultural practices to limit aphid infestations in the orchard, the use of sensors such as dendrometers and capacitive electrodes is helpful to control the tree status and to adjust (lower) the water and N inputs.

Key words: bottom-up control; *Myzus persicae*; *Prunus persica*; Shoot development; Shoot composition; Pest management; Irrigation; Fertilisation

RAPPORT SCIENTIFIQUE

RegPuc : Quelles stratégies d'irrigation et de fertilisation pour réguler les populations de puceron vert en vergers de pêchers ?

Programme : Evaluation et réduction des risques liés à l'utilisation des Pesticides :
APR 2014 « Résistances et pesticides : Résister aux bioagresseurs, vaincre les résistances au changement pour réduire les risques »

Responsable scientifique : Marie-Odile JORDAN (CR1 – INRA)
INRA Plantes et Systèmes de cultures Horticoles (PSH)
INRA Domaine Saint-Paul, 228 Route de l'aérodrome CS 40509
84914 Avignon Cedex 9
Courriel: Marie-Odile.Jordan@avignon.inra.fr

Partenaires du projet :

INRA PACA - unité de recherche PSH :

INRA Domaine St-Paul ; 228 Route de l'aérodrome CS 40509 ; 84914 Avignon Cedex 9

Personnes impliquées : Daniele Bevacqua (CR1) ; Marie-Odile Jordan (CR1) ; Marie-Hélène Saugé (IE1, décédée en 2016) ; Gilles Vercambre (CR1)

PARTENAIRE 2 – GRCETA de basse Durance

2 route de Mollèges ; 13210 Saint Rémy de Provence

Personnes impliquées : Bruno Hucbourg (Directeur adjoint) ; Aurore Drevet (Chargée d'expérimentation)

Introduction: contexte et objectifs

Les projections d'évolution du climat suivant différents scénarii de réduction d'émission de carbone prévoient une augmentation des températures moyennes et de la prévalence des épisodes extrêmes (canicules, sécheresses). Ces conditions favorisent l'émergence de maladies et la dissémination des insectes phytophages soit directement, en limitant par exemple la mortalité hivernale de certaines espèces, soit indirectement en réduisant la résistance des plantes, celles-ci investissant moins de carbone ou d'azote dans leurs métabolismes de défense. Chez les plantes pérennes, un stress biotique qui réduit la croissance, *i.e.* le nombre ou la qualité des bourgeons floraux ou végétatifs, et/ou épuise ses réserves impacte le fonctionnement pendant plusieurs années et réduit les chances de survie en cas survenue de nouveaux stress (abiotique ou biotique).

Sur le pourtour méditerranéen, les infestations de pucerons constituent un problème majeur en arboriculture fruitière. Ainsi le puceron vert (*Myzus persicae*) est l'espèce la plus présente sur pêcher (*Prunus persica*). Si sur arbres adultes les effets d'une infestation massive sur la croissance (enroulement des feuilles, destruction de méristèmes apicaux favorisant la ramification axillaire ...) sont jugés peu importants compte tenu de l'importance de la taille (ablation d'au moins deux tiers des rameaux), ils provoquent de nombreuses mortalités chez les arbres jeunes, et affectent la production fruitière. En sortie d'hiver, les premiers individus piquent les fleurs ce qui provoque leur chute. Une forte infestation diminue également l'indice réfractométrique des fruits récoltés (Gréchi *et al.* 2008) et provoque, en cas de piquure, des déformations incompatibles avec une consommation en frais. Dans le sud de la France, en Espagne et en Italie, un nombre restreint d'insecticides restent, à ce jour, efficaces (pymetrozine, flonicamid, diamide) (Bass *et al.* 2013), ce qui impose le développement de méthodes alternatives à la lutte chimique.

Ces stratégies alternatives peuvent être de deux types (Rousselin *et al.* 2017). Les méthodes de contrôle biologiques (ou stratégie top-down), relativement bien documentées, consistent à diminuer les populations de pucerons en favorisant la prédation et le parasitisme par l'introduction d'auxiliaires, la préservation de leurs habitats (plantes couvre-sol, haies ...), le maintien ou la mise à disposition de proies alternatives qui leurs permettent de se nourrir pendant les périodes où le puceron est absent. Elles s'opposent aux stratégies, dites bottom-up, axées sur la plante, moins documentées parce que plus récentes. Il s'agit dans ce cas de diminuer la susceptibilité d'une plante aux bioagresseurs en utilisant des pratiques culturales novatrices (diffusion de SDP: "Substances de Défense des Plantes" ou implantation de plantes compagnes ..., Dardouri *et al.* 2018) ou en gérant différemment des pratiques plus anciennes comme l'irrigation, la taille ou la fertilisation. Les quelques études disponibles confirment l'intérêt de cette démarche, mais leurs résultats parfois opposés, ne permettent pas de préconisations claires concernant la gestion des itinéraires techniques en verger de production.

La diversité des résultats de la littérature est liée au fait que les effets de ces pratiques, et plus spécifiquement de l'irrigation et de la fertilisation, varient en fonction de la condition de l'arbre à la date d'application : *i.e.* de sa taille, de son architecture, de sa composition (carbone non structural, composés azotés et secondaires) et de son statut hydrique. Ce statut initial résulte de l'histoire de l'arbre : de la disponibilité passée du milieu en eau et en éléments majeurs, des accidents climatiques et des stress biotiques auquel il a été soumis... Il rend certaines variables de son fonctionnement plus ou moins sensibles au traitement. Ainsi, en réponse à une limitation exogène des ressources en azote (N), un arbre disposant de réserves importantes va puiser dans ses réserves, diminuant sa teneur en azote interne sans limiter son développement. Au contraire, un arbre avec un statut interne en azote moins favorable va limiter ses besoins de croissance de façon à pouvoir maintenir sa concentration en azote interne au-delà d'une teneur en azote critique (Jordan *et al.* 2014). Un traitement

d'irrigation ou de fertilisation, va donc affecter de façon différente, et dépendante de l'état initial de chaque individu, sa croissance et son développement d'une part, sa composition en éléments majeurs, en eau et en composés de défense d'autre part. Or, la résistance d'une plante aux bioagresseurs est multifactorielle. Elle dépend, entre autres variables, du potentiel hydrique (Will et al., 2008), du ratio C/N du phloème (Cole, 1977), de la concentration en azote des pousses (Sauge et al. 2010), de la vitesse de croissance des rameaux (Gréchi et al. 2008) et de l'architecture de la couronne (Larson and Whitam 1997). Son déterminisme ne peut donc être compris qu'en considérant l'état global de la plante, i.e. en caractérisant simultanément des processus relatifs à la mise en place de la structure (développement, croissance, architecture,) et du fonctionnement trophique (acquisition et gestion des ressources). Cependant les résultats de la littérature sont le plus souvent basés sur l'analyse d'un seul trait de cette résistance et négligent les possibles synergies ou antagonismes avec les autres déterminants de la résistance. La majorité des études ont, de plus, été effectuées sur des plantes jeunes, élevées en conditions contrôlées donc beaucoup plus homogènes que les arbres adultes en verger. Une validation multicritère des principaux résultats de la littérature qui tienne compte du fonctionnement intégré des arbres en conditions de production est donc un préalable indispensable à la possible utilisation de ces pratiques pour le contrôle des bioagresseurs.

Cette validation implique (i) d'identifier les traits spécifiques du fonctionnement de la plante auxquels le bioagresseur est sensible en confirmant les résultats obtenus sur d'autres espèces (plantes ou phytophages) ou (ii) d'élargir les investigations à des traits manquants de l'état de la plante, puis (iii) de caractériser les effets des pratiques culturales, ou de leur combinaison, sur ces variables clés de l'interaction plante-bioagresseur, et *in fine* (iv) de sélectionner parmi ces combinaisons, celles qui permettent de limiter la susceptibilité de la plante sans dégrader le rendement et la qualité des fruits.

C'est cette démarche que nous avons suivie en couplant expérimentation et modélisation. En effet, le développement de modèles simulant les effets des pratiques culturales courantes sur le fonctionnement du verger (performances agronomiques, état sanitaire, durabilité ...) devrait, à terme, nous permettre de concevoir des systèmes de culture économes en intrants chimiques. Néanmoins, leur paramétrisation nécessite l'acquisition de données relatives à un ensemble de variables caractérisant différents processus (développement, croissance, acquisition des ressources) de façon à mieux comprendre (i) comment se structure l'équilibre fonctionnel entre ces métabolismes, et (ii) comment il affecte les interactions plante-insecte. Ce travail a été réalisé en manipulant le fonctionnement intégré de différentes variétés de pêcher par des traitements d'irrigation et de fertilisation. Bien que notre travail ait été focalisé sur les interactions pêcher – puceron vert, nous avons tenu compte d'autres espèces présentes dans notre verger d'étude (pucerons farineux et cigariier principalement) dont le comportement en termes de mode d'alimentation, d'installation et de dispersion diffère peu de celui du puceron vert.

Démarche et difficultés rencontrées

Démarche

Un travail précédent (APMed: ANR-12-AGR-001; 2012-2015, Rousselin et al. 2016) a permis de montrer, sur des pêchers en 3^{ème} feuille cultivés en pots et en conditions semi-contrôlées, qu'une réduction modérée des intrants en eau et en azote limite les populations de puceron vert. Ces pratiques ont affecté les interactions plante-insecte en réduisant la croissance des pousses feuillées. Toutefois cette relation entre croissance végétative et abondance des pucerons n'est pas unique, mais dépend des conditions de cultures (Rousselin *et al.* 2016). Des différences significatives de statut hydrique de la plante, et de concentrations

en azote des pousses, n'ont pas permis d'expliquer la variabilité de cette relation entre croissance végétative/abondance de pucerons. Pour comprendre ce résultat nous avons, dans un premier temps effectué une recherche bibliographique, qui a confirmé que nos connaissances des interactions plante-insecte étaient trop fragmentaires pour que nous puissions implémenter des stratégies bottom-up permettant de réguler les populations de pucerons en verger. Ce travail, synthétisé dans un article (Rousselin et al. 2017), a nourri et structuré la démarche adoptée dans la suite du projet. Parallèlement, et afin de progresser dans notre compréhension des relations plante-insecte, nous avons effectué des analyses biochimiques complémentaires (acides aminés, sucres solubles et polyphénols) sur les échantillons issus du projet APMed. L'appui financier du projet RegPuc nous a ainsi permis de chercher des liens entre la sévérité d'infestation et (i) la composition des tissus (plus de 30 composés biochimiques dosés), (ii) le développement et la croissance des rameaux (longueur, nombre de feuilles, type, position de toutes les ramifications secondaires). Ces résultats présentant simultanément des indicateurs de croissance/développement et de composition ont été synthétisés dans un article (Jordan et al. 2019), et ont permis de paramétrer l'un des modèles (Cf. Infra) développés dans le cadre du projet (Zaffaroni et Bevacqua, 2019).

Dans un second temps, nous avons cherché à vérifier nos résultats en conditions de production, les résultats précédents ayant été obtenu sur des plantes relativement jeunes et cultivés en pot. Pour cela nous avons travaillé dans un verger commercial adulte soumis à des infestations régulières et sévères de pucerons vert. L'arboriculteur était engagé dans une démarche de certification biologique et acceptait des niveaux d'infestation élevés avant de déclencher un traitement. Toutes les opérations culturales étaient définies et appliquées par lui, selon son calendrier, à l'exception de la fertilisation N et de l'irrigation. Ces deux pratiques ont été modifiées dans le cadre d'un essai bloc pendant deux années consécutives sur les deux variétés implantées au verger. Cette durée permet d'évaluer les effets de déficits modérés, mais répétés, sur les performances agronomiques et la prévalence des infestations. Les deux variétés utilisées diffèrent par leur précocité, donc par leurs cinétiques de croissance des pousses et des fruits, ce qui peut affecter les dynamiques d'infestation. Différentes mesures (détaillées au point suivant) ont permis de caractériser l'état du sol, le climat, et le fonctionnement des arbres (développement et composition des organes, échanges gazeux, production fruitière). Ces données ont ensuite été reliées aux dynamiques et aux sévérités d'infestation des pucerons suivies en parallèle. Nous avons également réalisé un "screening biochimique" de vergers commerciaux infestés dont l'objectif était d'évaluer la stabilité de nos résultats dans notre bassin de production. Pour cela, des apex de rameaux sains et de rameaux infestés ont été prélevés au pic d'infestation puis comparés.

Parallèlement, un travail de modélisation été engagé dans l'objectif, de permettre à terme, de tester *in silico* différentes combinaisons de pratiques (fertilisation, déficit hydrique, taille ...) visant à réduire l'empreinte écologique des vergers (consommation en eau, en engrais et en pesticides). Dans ce travail les interactions arbre-pucerons ont été abordés sous deux angles complémentaires. Le premier a consisté à agréger nos connaissances des interactions pècher-pucerons, dans des modèles simplifiés et évolutifs, qui assimilent l'arbre à une population de rameaux identiques (Bevacqua et al. 2016, Zaffaroni et Bevacqua, 2019). Actuellement ces modèles sont capables de simuler les effets des pratiques d'irrigation et de fertilisation sur les dynamiques d'infestation des pucerons verts et sur la croissance des rameaux et des fruits. Il a notamment été utilisé pour évaluer pendant une durée longue (10 ans) l'impact, sur la production fruitière, des pratiques de fertilisation et d'infestation répétées de pucerons. Le second aspect de ce travail concerne l'intégration de l'azote dans le modèle de culture QualiTree. Ce modèle, développé à l'unité PSH, décrit l'arbre comme une collection de branches fruitières portant les pousses de l'année et les fruits. Ces branches fruitières sont localisées dans l'espace et insérés sur la structure pérenne formé par les

charpentières. L'hétérogénéité de l'acquisition du carbone et de la transpiration des branches fruitières suivant leurs positions (par rapport au rayonnement incident et dans la topologie de l'arbre) va induire des statuts hydrique et carboné très variables entre les unités de production, même si des phénomènes de transport des ressources peuvent tamponner ces hétérogénéités. La croissance des pousses feuillées et des fruits est directement dépendante de la disponibilité en eau et en carbone. Ce modèle a été initialement développé autour des ressources en carbone et en eau, les conditions classiques de fertilisation azotée en verger n'étant pas limitantes pour la production. La prise en compte, par ce modèle des interactions plante-bioagresseurs, nécessite d'y intégrer au préalable les fonctions ou les pratiques culturales encore absentes qui pourraient affecter ces interactions. Dans le cas du puceron, sensible à plusieurs composantes du métabolisme azoté (Cf. infra), l'adjonction d'un module simulant l'absorption et le devenir de cet élément dans la plante (*i.e.* son allocation topologique et biochimique) est nécessaire pour une simulation réaliste de ses interactions avec la plante. C'est ce travail qui a été entrepris dans le cadre du projet. Dans le cadre d'Ecophyto, il est implémenté par les mêmes personnes dans les projets RegPuc et Ecoverger

Les quatre années du projet nous ont permis de coupler expérimentation et modélisation. Les interactions entre ces deux approches complémentaires ont cependant été moins importantes que prévu, en raison d'une succession d'impondérables.

Difficultés rencontrées :

Le volet expérimental de RegPuc a ainsi dû être réorienté deux fois. La première, qui a fait l'objet d'une lettre envoyée le 9/03/2017 au référent du projet incluse dans la partie confidentielle de ce document, est liée à la perte, début 2016, des compétences en entomologie (un décès, une démission) du partenaire INRA. En 2016 également, la souche de puceron vert a été infestée par son densovirus (diagnostic effectué par PCR à l'INRA de Colmar) ce qui a très fortement perturbé la reproduction de notre clone. Enfin, des problèmes de coulure ont limités la charge en fruits (moins de 100 fruits/arbre) de la variété (Alexandra sur GF305) préparée pour l'expérimentation prévue à l'INRA, un hiver très doux n'ayant pas permis de satisfaire ses besoins en froid. De fait, entre novembre et mars, les minima journaliers étaient négatifs pendant seulement 8 jours, et la température minimale sur la période a été seulement de -2.1°C . L'expérimentation prévue, conduite *a minima*, n'a pas donné les résultats escomptés et sa reconduction était inenvisageable en l'absence d'entomologistes se chargeant de l'élevage et des suivis *in situ* des performances des pucerons. La réorganisation proposée, et mise en œuvre, a été (i) de travailler uniquement en verger de producteur, en complétant le dispositif mis en place par le GR-Ceta (l'autre partenaire du projet) de façon à pouvoir répondre à nos objectifs initiaux, (ii) de compléter notre compréhension des interactions arbre pucerons en enrichissant un jeu de données préexistant et en effectuant une analyse bibliographique exhaustive (Cf. supra).

Fin 2017, nous avons été obligés de changer de verger d'étude, celui-ci n'ayant pas été infecté pour la seconde année consécutive. Les causes probables de cette absence d'infestation ont été largement discutés dans le rapport intermédiaire et nous n'en ferons donc ici qu'une synthèse rapide. La principale d'entre elle est sans doute un vieillissement prématuré des arbres, se traduisant en 2016 par une croissance végétative relativement faible (diamètre des troncs quasi stable, faible proportion de rameaux vigoureux). En 2017, les symptômes de dysfonctionnement se sont fortement aggravés : production fruitière en-deçà des rendements classiquement attendus, déséquilibre nutritionnel des feuilles (engorgement en carbone, excès en Mg, B, déficit en Fe, Ma et Zn), émergence des ravageurs secondaires (Xylébore disparate: *Xyleborus dispar* et Campagnol Provençal). Ce vieillissement découle vraisemblablement du choix, par le producteur, d'un porte greffe inadapté aux conditions de sol (limono-argileux, compacté et présentant des excès d'eau en hiver). Les infestations répétées de pucerons,

observées pendant la phase d'implantation du verger (principal critère de choix de la parcelle), ont sans doute également contribuées à fragiliser les arbres. Enfin, les traitements à base de cuivre contre la cloque (quatre par an contre un habituellement) ont pu perturber l'installation et le développement des premières colonies de pucerons. Ce dernier point est d'autant plus important que la première année (2016) le nombre de fondatrices, à l'origine des foyers primaires était également limité par les conditions climatiques. L'hiver doux et humide ayant favorisé la prédation et l'infestation des œufs, diminuant ainsi la prévalence des infestations dans la zone où était implanté le verger. Nous avons donc changé de verger d'étude en 2018, c'est-à-dire la troisième année du projet dont nous avons demandé la prolongation. Les résultats obtenus, très prometteurs, nous ont poussé à prolonger l'essai une année supplémentaire (en 2019) pour suivre les effets pluriannuels des traitements de fertilisation et d'irrigation, et les arrières effets d'une infestation sévère sur le fonctionnement du verger (infestation, croissance, production). L'acquisition des données de terrain s'est donc poursuivie jusqu'en juillet de cette année, et les analyses biochimiques, budgétées par l'achat des consommables nécessaires, sont encore en cours de réalisation. Nous ne présenterons donc qu'une analyse partielle des résultats.

L'acquisition tardive des données en verger commercial n'a pas permis, pour l'instant, de les utiliser pour le paramétrage des modèles. Le développement du module azote dans le modèle QualiTree a également été retardé. Nous avons recruté une post-doc (E. Bairam, 12 mois) sur un projet Investissement d'Avenir (projet MAGESTAN) autour de la modélisation de la production de tomate en réponse à différentes pratiques (gestion du climat sous serre, fertilisation azotée, enrichissement en CO₂). L'objectif était de proposer un modèle générique permettant son implémentation aussi bien pour des cultures annuelles que pour des cultures pérennes. Ce modèle repose sur la prise en compte des processus (i) d'absorption de l'azote par la plante, (ii) d'allocation dans les différents compartiments, (iii) de croissance des organes et (iv) d'acquisition du carbone. Ces différents processus peuvent être affectés par les disponibilités en azote dans la plante. Entre les espèces annuelles et pérennes choisies, la réduction de l'azote minérale n'est pas localisée de façon identique (racinaire chez le pêcher, foliaire chez la tomate), et la nature des molécules impliquées dans le stockage sont également différentes (protéines de réserve chez le pêcher et nitrate chez la tomate). Cependant, les processus sont bien identiques permettant une approche générique de modélisation, seul le paramétrage du modèle étant espèce-dépendant. Un important travail conceptuel a pu être mené, permettant de raisonner de manière similaire la gestion des ressources azotée et carbonée, en distinguant notamment les fractions structurales et non structurales de ces deux éléments. Certains processus comme l'absorption et l'effet de l'azote sur la croissance ont également été formalisés. Néanmoins, ce travail de modélisation n'a pas pu être totalement finalisé en raison d'arrêts maladies longs (4 mois sur 12) d'E. Bairam. Les résultats issus des expérimentations de terrain doivent maintenant permettre de paramétrer le modèle, en particulier en ce qui concerne le lien entre la disponibilité de la ressource N et la croissance des axes (vigueur, ramification). De façon complémentaire, un travail a été entrepris sur le compartiment sol. En effet, avec les pratiques de fertilisation (minérale ou organique, calendrier de fertilisation) ainsi que d'irrigation (technique, et fréquence et quantité), il apparaît indispensable de faire le lien entre ces apports et la disponibilité de ces ressources pour la plante. Un modèle sol est en cours de développement, avec l'objectif de pouvoir caractériser les différents processus à l'œuvre dans le compartiment sol (transfert de l'eau et des solutés, minéralisation, ...). Ce travail connexe au projet RegPuc est mené par un post-doc (M. Moradzadeh, 18 mois, recruté sur contrat européen FriendlyFruit de la KIC-Climat).

A: Volet expérimental

Le déterminisme des interactions pècheur-puceron a, dans un premier temps, été étudié sur des pêcheurs en 3^{ème} feuille cultivés en pots et en conditions semi-contrôlées. Ce travail, largement publié (Rousselin *et al.* 2016, Jordan *et al.* 2017, Jordan *et al.* 2019a) a abouti à l'élaboration d'un schéma conceptuel résumant l'état de nos connaissances sur la façon dont se structurent ces interactions. Nous le présenterons rapidement, sans nous appesantir sur les aspects méthodologiques largement décrits dans les publications précitées. Dans la seconde partie, nous présenterons de façon plus exhaustive l'essai réalisé à partir de 2018, dans le second verger d'étude. Enfin nous évoquerons rapidement les résultats des prélèvements d'apex réalisés au pic d'infestation dans une quinzaine de parcelles de notre zone de production.

A.1: Déterminisme des interactions pècheur-pucerons en conditions semi contrôlées.

Quelques éléments de contexte :

Dans cet essai, les arbres ont été soumis à des apports contrastés en eau et en azote et soumis à une infestation artificielle. Les dynamiques d'infestation ont été suivies sur les arbres et sur les rameaux. Ceux-ci ont ensuite été répartis dans différents groupes selon leur sévérité d'infestation (*i.e.* du nombre de pucerons présents au pic d'infestation), qui ont été comparés pour toutes les variables mesurées relatives soit (i) à la composition (sucres solubles, amidon, azote total, acides aminés et polyphénols) des apex prélevés en début et au pic d'infestation, soit (ii) au développement architecturé des rameaux (élongation, nombre et position des structures secondaires). Parmi les structures secondaires on distingue les rosettes, issues de l'étalement des feuilles préformées dans le bourgeon axillaire, et les axes longs, produits après l'activation, non systématique, du méristème apical de ces rosettes.

Synthèse des résultats et de la discussion :

Les résultats synthétisés figure 1, montrent que la sévérité d'infestation d'un individu (arbre ou rameau) n'est pas liée aux vitesses d'accroissement des populations de pucerons, mais à la durée de cet accroissement (estimée en accumulation de degrés jour entre le début et le pic d'infestation). Les populations stagnent puis diminuent rapidement chez les individus (arbres ou rameaux) faiblement infestés, ce qui tend à montrer qu'elles ne sont pas limitées par les conditions extérieures mais par les propriétés intrinsèques de leur hôte. Ainsi, la sévérité d'infestation est liée positivement au développement du rameau hôte, *i.e.* aux vitesses de production de feuilles et de structures secondaires (rosettes et axes longs). De ce fait, la sévérité d'infestation augmente avec la complexité architecturale. La composition des apex affecte également la sévérité d'infestation : les pucerons préférant ceux qui sont riches en acides aminés et en carbone non structural et pauvres en polyphénols. Ces résultats ont été utilisés par M. Zaffaroni (2019 a et b) pour paramétrer un modèle qui lie disponibilité en azote, développement du rameau et abondance de pucerons.

La question se pose de savoir si ces observations traduisent l'existence de relations causales entre sévérité d'infestation et "variables plante", ou résultent des interactions nécessaires entre les différents métabolismes de la plante. Ainsi, par exemple, l'azote impacte les dynamiques d'infestation de façon indirecte puisqu'il favorise le développement des rameaux, notamment l'émergence de structures secondaires et la transformation des rosettes en axes longs. Il a également une action directe puisque la concentration en azote est liée positivement (relation polynomiale) à celle des acides aminés nécessaires au développement du puceron, et négativement à celle de plusieurs composés phénoliques défavorables au puceron. Ces relations sont modifiées par un stress hydrique, qui réduit l'accumulation N et augmente les concentrations en polyphénols. Cette discussion est approfondie et étendue à d'autres éléments

dans Jordan *et al.* (2019a). Elle confirme la nécessité de tenir compte du fonctionnement global de la plante dans l'explicitation des interactions plante-insecte.

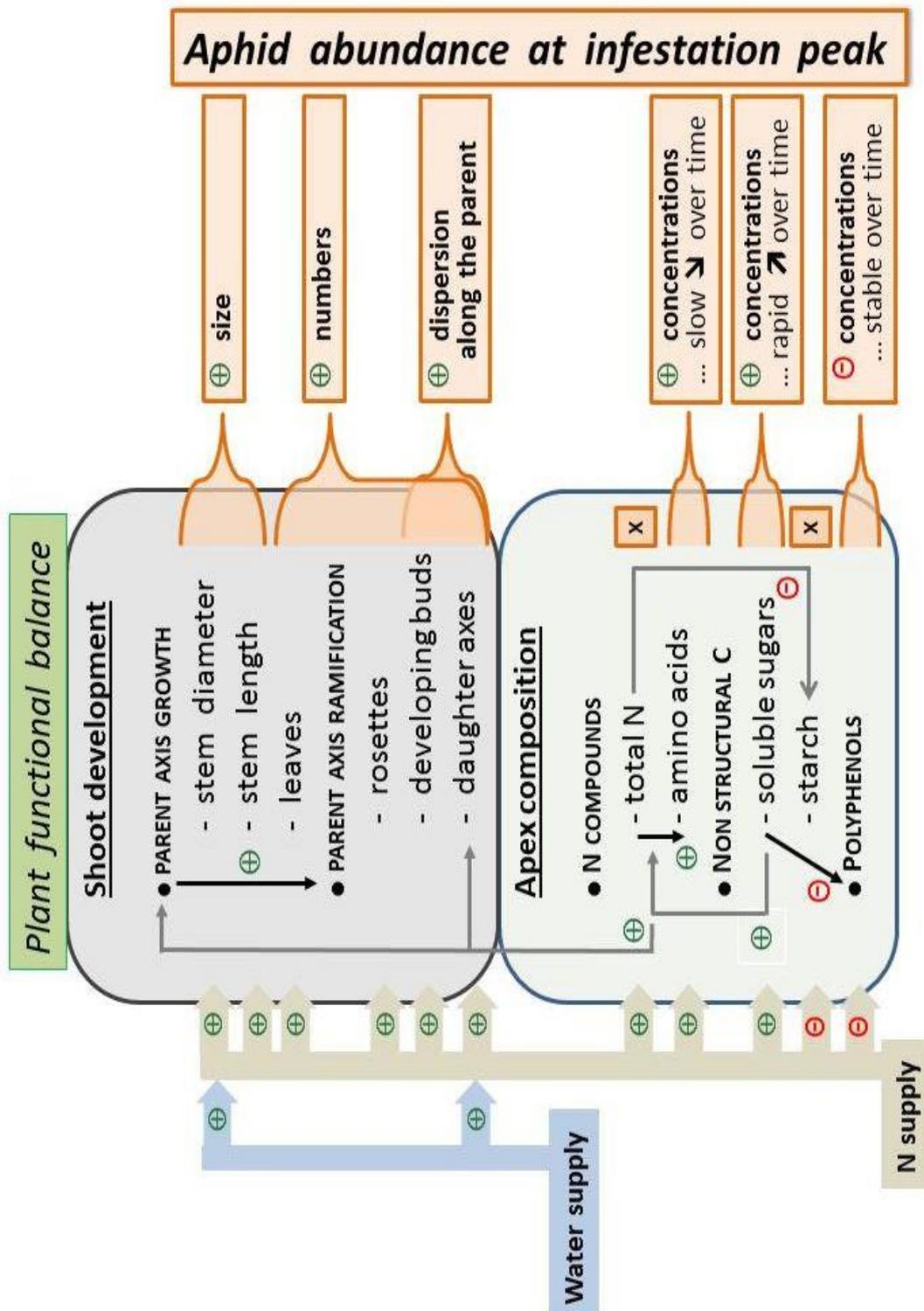


Figure 1: Structuration des interactions arbre-pucerons. L'impact des variables représentatives du développement (en gris clair) et de celles relatives à la composition (en vert pale) sur les populations de pucerons sont figurées en orange. Il est positif si marqué ⊕ et négatif si marqué ⊖. L'interdépendance des "variables plantes" est indiquée par des flèches, noires si le résultat est issu du travail présenté ici, et gris clair s'il a été extrapolé de travaux antérieurs (Jordan *et al.* 2011). Les effets de l'irrigation et de la fertilisation sur les variables plantes sont détaillées sur la partie gauche du graphique.

A.2: Essai longue durée en verger de producteur.

Il s'agit ici de valider les résultats précédents "en conditions réelles", c'est-à-dire en verger de production, et de vérifier s'ils permettent effectivement d'utiliser, sur le long terme, l'irrigation et la fertilisation pour contrôler les populations de pucerons sans nuire aux performances agronomiques du verger. L'essai présenté aurait dû durer trois ans, mais sa durée a dû être réduite d'un an (Cf. supra). Les dynamiques des infestations naturelles de pucerons ont été suivies et reliées aux différences de comportement d'arbres soumis à des apports contrastés en eau et en azote. Les premiers résultats, forcément partiels, ont été présentés à un colloque international (Jordan *et al.* 2019b), et son déroulement a fait l'objet de communications régulières (2 par an en moyenne) aux membres du réseau GR-Ceta (Cf. partie valorisation).

Protocole de l'essai :

Site et dispositif : Ce suivi a été initié au printemps 2018, dans un verger commercial de 1.5 ha mené en AB et planté en 2008 à une densité de 555 arbres/ha (distance entre rang et sur le rang : 6 et 3 m resp.). Il est composé de deux variétés vigoureuses, Ivoire (variété précoce) et Conquête (variété semi-précoce dont le débourrement est plus tardif), greffées sur Cadaman-Avimag, un porte greffe adapté au sol (argilo limoneux profond à tendance anoxique). Pour chacune des deux variétés, un essai bloc (3 blocs, 3 arbres par bloc) à trois niveaux de nutrition hydrominérale a été mis en place. Les apports en eau et en azote ont été soit (i) non limités (modalité témoin ou HN), soit limités de 30% par rapport au témoin (ii) uniquement en eau (modalité hN), ou (iii) en eau et en azote (modalité hn). Les traitements de restriction hydrique ont été appliqués en modifiant le débit des goutteurs d'irrigation, entre le 26 mars et le 20 juillet 2018, et entre le 15 avril et le 25 juillet en 2019. Pour l'azote, c'est l'ensemble des apports de l'année qui ont été réduits d'un tiers. Chaque arbre du traitement témoin (HN) a ainsi reçu 22 l d'eau (hors pluviométrie) et 84 g N en 2018 ; 23 l d'eau (hors pluviométrie) et 83g N en 2019. Les autres opérations culturales ont été laissées à la discrétion de l'arboriculteur. Celui-ci utilise des huiles d'hiver pour lutter contre les pucerons, et a également effectué une taille de restructuration au cours de l'hiver 2018/2019.

Le comportement du verger a été suivi à l'échelle de la parcelle, du bloc, de l'arbre et du rameau. Pour les mesures réalisées à l'échelle du rameau, nous avons sélectionné, 5 (2018) puis 7 (2019) rameaux par arbre en début d'infestation (*i.e.* avant le 3 mai en 2018 et le 6 mai en 2019), soit 2 rameaux infestés et 3 ou 5 rameaux non infestés. Le nombre de témoins a été augmenté en 2019 parce que beaucoup d'entre eux se sont infestés entre mai et juillet 2018. Tous les rameaux ont été mesurés lors de la sélection. En 2019, leurs diamètres ont également été relevés à cette occasion.

Instrumentation du verger : La température et la pluviométrie du verger ont été suivies par une station météorologique, reliée à une centrale d'acquisition. Les infestations de pucerons ayant souvent été plus sévères sur Ivoire que sur Conquête, d'autres capteurs plante et sol ont été implantés sur cette variété. Un bloc par traitement (celui situé en milieu de parcelle) a ainsi été équipé (i) de deux sondes capacitives Décagon donnant les teneurs en eau du sol à 15 et 40 cm de profondeur resp., et (ii) d'un dendromètre, placé sur une des charpentières de l'arbre médian. La mesure des variations micrométriques de leurs diamètres permet en effet d'estimer l'intensité des stress hydrique subis.

Statut hydrique et échanges gazeux : Des mesures de photosynthèse (pince LI 3100, Li-Cor, Lincoln, NE, USA) ont été réalisées les 20 juin et 11 juillet 2018, les 28 mai et 13 juin 2019. Dans la mesure du possible, les mesures ont été faites, à la fois sur des feuilles saines insérées sur des rameaux sains, et sur des feuilles saines insérées sur des rameaux infestés de tous les arbres de la variété Ivoire et sur les 3 arbres des blocs situés en milieu de parcelle

pour Conquise. En 2019, ces mesures ont été complétées aux mêmes dates et pour tous les arbres, par une évaluation de la température du couvert prise 50 cm au-dessus de la frondaison (capteur IR120, Campbell Scientific permettant la mesure de la température de surface). Enfin, toujours en 2019, le potentiel minimal de tige a été caractérisé (chambre à pression mobile "pump'up" PMS) sur les 27 arbres de la variété Ivoire les 13, 18, 25 juin et le 20 juillet.

Suivi des infestations : Les notations ont été faites toutes les semaines, entre le 30 avril et le 3 juillet en 2018, et entre le 7 mai et le 26 juin en 2019, soit du début de l'infestation à la disparition des pucerons. Elles consistent à attribuer une note d'infestation, variant de S0 à S3, à chaque arbre et à chaque rameau sélectionné. Cette note est basée, soit sur la proportion de rameaux infestés (seuils : 0, 15, 50%) soit sur le nombre de pucerons présents sur les rameaux (seuils : 0, 200, 600). La sévérité d'infestation correspond à la note attribuée au pic d'infestation. Les espèces de pucerons présents sur l'arbre ont été également identifiées, et si besoin les notations ont été faites espèce par espèce.

Composition des organes : Les dates de prélèvements et les composés dosés (se référer à Jordan *et al.* 2019 pour la description détaillée des méthodes) différent selon les organes. Les rameaux sains et infestés ont été comparés pour :

- les teneurs en sucres solubles (dosage enzymatique), amidon (dosage enzymatique), azote total (dosage par analyse élémentaire), acides aminés (dosage HPLC) et polyphénols (dosage HPLC) de leurs apex. Les prélèvements ont été effectués sur tous les arbres en 2018, à l'apparition des pucerons (Ivoire : 23 avril, Conquise : 3 mai), pendant la phase d'accroissement rapide des populations (16 mai) et après leur déclin (3 juillet). En 2019 un seul prélèvement a été effectué au pic d'infestation (13 juin).

- les teneurs en sucres solubles et en acides organique (dosages HPLC) de leurs fruits. Ceux-ci ont été récoltés le 3 juillet 2018 sur trois arbres par traitement, et le 27 juin 2019 sur tous les arbres. Chaque fruit a été calibré et pesé avant analyse.

- le niveau de leurs réserves C (sucres solubles et amidon) en fin d'automne, après la chute des feuilles. La sénescence foliaire ayant été très tardive en 2018 ce prélèvement a été effectué le 26 novembre. Les 90 rameaux prélevés représentaient toutes les combinaisons possibles entre variété * traitement * sévérité d'infestation des rameaux * sévérité d'infestation des arbres.

Des dosages d'azote foliaire ont enfin été effectués à partir de prélèvements réalisés à l'échelle du bloc (3 feuilles par rameau insérées respectivement sur le tiers inférieur, médian et supérieur de la tige, 1 rameau par arbre donc 3 rameaux par bloc) les 25 avril et 28 mai 2018 et les 28 mai et 27 juin 2019.

Les déterminations sont encore en cours. Les résultats ont été consolidés pour 2018 à l'exception des polyphénols, pour lesquels quelques sorties HPLC restent à vérifier. Pour 2019, seules les feuilles prélevées le 28 mai ont été dosées.

Développement des rameaux : Les mesures ont été réalisées le 25 avril (Ivoire) ou le 3 mai (Conquise), puis le 1^{er} juin et le 25 juillet 2018 ; le 4 juin et le 11 juillet 2019. Chaque rameau a été décrit par le nombre et la position (rang de l'entre-nœud d'insertion sur le rameau père) des structures secondaires : rosettes et axes sylleptiques, et par le nombre de feuilles étalées sur la tige principale et sur chacune de ses ramifications.

Croissance des fruits : En 2018, la circonférence des fruits a été évaluée le 26 juin sur les rameaux sélectionnés (soit sur 389 fruits) et les 6, 13, 20 et 26 juin sur 5 rameaux supplémentaires (soit sur 923 fruits). En 2019, la charge en fruits des arbres étant plus importante (Cf. infra) et les rameaux sélectionnés plus nombreux, seuls ces derniers (portant au total 1343 fruits) ont été suivis les 4, 11, 13, 21 et 28 juin et le 05 juillet.

Taille et vigueur de l'arbre : La vigueur de chaque arbre a été caractérisée en début de saison (le 3 juin 2018 et le 3 mai 2019) par la circonférence de son tronc (mesurée 20 cm au-dessus du point de greffe), son nombre de charpentières et de rameaux en croissance. Les

nombre de fruits par arbre ont également été compté avant (5 et 15 juin en 2018 et 11 juin en 2019), et après la récolte (11 juillet 2018 et le 17 juin 2019).

Récoltes : Ces mesures ont été faites à l'échelle du bloc, pour limiter les désagréments imposés à l'équipe de cueilleurs. Les récoltes se sont effectuées, selon les cas en trois ou quatre passes aux dates suivantes : *en 2018 pour Ivoire* : les 26 et 29 juin, 5 et 10 juillet ; *en 2018 pour Conquise* : les 4, 9 et 10 juillet ; *en 2019 pour Ivoire* : les 3, 8 et 12 juillet ; *en 2019 pour Conquise* : les 2, 6, et 9 juillet. A chacune de ces dates, les fruits ont été regroupés par calibre, comptés et pesés. La fermeté et la matière sèche soluble (degré Brix) ont été ensuite mesurées au verger par pénétromètre et réfractométrie, sur 5 fruits du calibre dominant.

Suivi post récolte : Après chaque passe, la cinétique de pourriture a été suivie à l'échelle du bloc, sur 30 fruits du calibre dominant. Ces fruits ont d'abord été conservés, dans des cagettes alvéolées, donc sans contact direct les uns avec les autres, pendant 3 jours en chambre froide (à 5°C), puis ramenés à température ambiante. Les dynamiques d'infestation par *Monilia* et/ou *Rhyzopus* ont ensuite été suivies sur chaque fruit à pas de temps journalier.

Effet des traitements sur des marqueurs plante :

Marqueurs du stress hydrique :

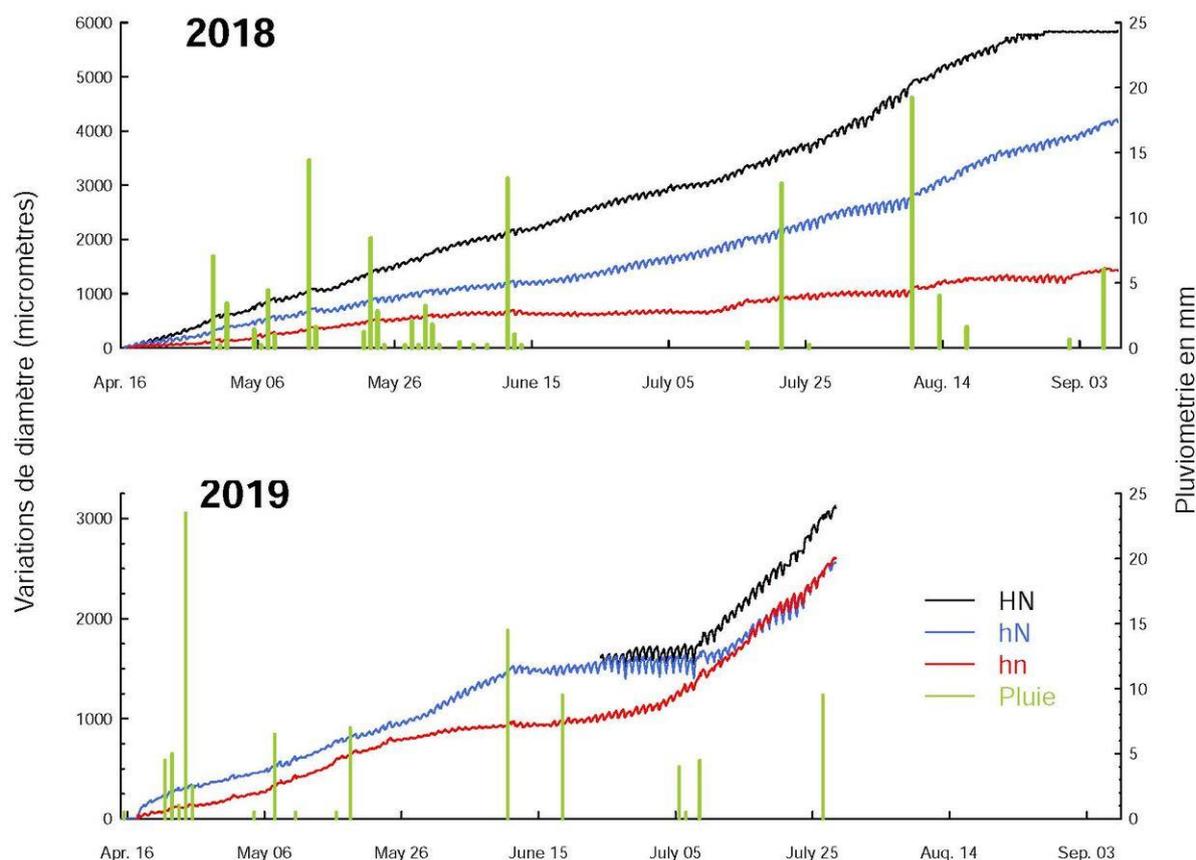


Figure 2: Evolution des diamètres (échelle en micromètres sur l'axe 2, différente selon les années) des charpentières équipées de dendromètres. En 2018, seuls les résultats obtenus pendant la phase de croissance radiale des bois sont présentés. Le dispositif a été démonté fin juillet 2019. Les mesures sont également incomplètes cette seconde année puisqu'il a fallu remplacer un des dendromètres (qui a tardé à être livré). A la reprise des mesures sur l'arbre HN, et en cohérence avec ce qui avait été observé l'année précédente, nous avons affecté une valeur initiale supérieure à celles obtenues pour les deux traitements en restriction hydrique.

Les sondes capacitives (résultats non détaillés ici) confirment que la disponibilité en eau du sol est plus élevée pour le traitement témoin que pour les deux traitements en restriction

hydrique. Ces différences apparaissent tardivement (début juin) en raison de la forte pluviométrie des printemps 2018 et 2019. En 2019, même les arbres HN ont souffert temporairement souffert du manque d'eau pendant la canicule de juin.

Sur les relevés dendrométriques (figure 2) la pente de la courbe est indicative de la croissance radiale des charpentières, et les amplitudes journalières des quantités d'eau remobilisées pendant la journée puis restockées pendant la nuit. Elles sont faibles si l'arbre est capable de couvrir instantanément ses besoins transpiratoires par l'absorption racinaire (absence de stress hydrique), ou au contraire, s'il a épuisé ses réserves et est incapable de les reconstituer par l'absorption (stress hydrique prononcé). Dans ce dernier cas, sa croissance radiale est faible voire nulle. Des amplitudes importantes attestent de l'existence d'un déficit hydrique limité aux heures les plus chaudes de la journée. Les courbes obtenues sont cohérentes avec les traitements appliqués. Pour l'arbre HN, les amplitudes de contractions étaient faibles (sauf pendant la période de canicule) et associées à une croissance radiale élevée. Les contractions les plus importantes ont été observées pour l'arbre hN, dont la croissance radiale est restée significative, quoique inférieure au témoin. Les valeurs les plus faibles ont été enregistrées sur l'arbre hn, dont la croissance, et la transpiration ont été limités, à la fois, par l'eau et par l'azote. Ces relevés, obtenus sur une seule charpentière par traitement, ne permettent qu'une analyse qualitative du comportement des arbres.

Marqueurs du traitement azoté : La plus grande partie de l'azote absorbé pendant la saison de végétation est investi dans la croissance ou stocké dans les feuilles (Jordan *et al.* 2014). Or, les teneurs en azote des feuilles sont indépendantes des traitements et de la variété sur l'ensemble de la période : *i.e.* égales en N %MS, à 3.76 (± 0.2) le 25 avril 2018, à 2.69 (± 0.1) le 28 mai 2018, à 2.53 (± 0.2) le 28 mai 2019. C'est également le cas pour les apex échantillonnés le 16 mai (3.28 N %MS ± 0.05) et le 3 juillet 2018 (2.16 N %MS ± 0.02). Aucune donnée n'est disponible pour 2019. Les teneurs en azote des feuilles et des apex sont, à l'exception des données du 3 juillet 2018 trop élevées pour affecter le développement des rameaux (Jordan *et al.* 2014) ou celui des pucerons (Sauge *et al.* 2010). De fait, les traitements de fertilisation n'ont que peu d'impact sur le développement des rameaux suivis (croissance plus faible mais différences non significatives), ce qui pourrait être lié à la procédure de sélection. Nous avons en effet choisi les premiers rameaux infestés, qui sont des rameaux vigoureux, et nous leurs avons adjoint des témoins de même vigueur. Ceux-ci ne sont pas représentatifs de l'hétérogénéité de la population composant la structure aérienne d'un arbre, qui augmente avec la limitation des ressources, mais plutôt d'une sous-population, prioritaire pour l'attribution des assimilats donc capable de réaliser son potentiel de croissance (Larson et Whitam, 1997).

	HN	hN	hn
Ivoire	4.5 \pm 0.9 ^b	2.2 \pm 0.9 ^a	4.1 \pm 0.6 ^{ab}
Conquise	3.1 \pm 0.5 ^{ab}	2.0 \pm 0.6 ^a	3.8 \pm 0.7 ^b

Tableau 1: Accroissement (moyenne et erreur standard) en cm, de la circonférence du tronc entre le 3 juin 2018 et le 3 mai 2019. Les lettres donnent les résultats des comparaisons de moyennes (test de permutation : 2500 tirages, seuil de 5%). Les différences entre deux traitements sont significatives si ceux-ci ne sont pas relié par les mêmes lettres.

Néanmoins, le traitement affecte la croissance radiale du tronc (tableau 1) représentatifs de la vigueur de l'arbre (Nesme *et al.* 2005). L'accroissement est le plus faible pour les arbres hN. Leur sensibilité accrue au stress hydrique s'explique par une croissance en début de cycle (avant la survenue du stress hydrique) plus élevée de ces arbres hN, non limités en azote, que des arbres hn (les différences non significatives à l'échelle du rameau augmentent avec le nombre de rameaux). La demande évaporative, proportionnelle à la surface foliaire, et donc la

sensibilité au stress hydrique est plus importante chez ces arbres que chez ceux doublement limités. Leur croissance estivale et automnale, concomitante avec la différenciation du bois d'été, est donc plus pénalisée. Les potentiels de tige, mesurés en 2019, confirment la sensibilité accrue de ce traitement au stress hydrique.

Les autres descripteurs de la structure sont fixés par la taille et l'éclaircissage, et sont :
 - pour le nombre de charpentières, constants et identiques pour tous les arbres : 4.07 ± 0.12 ,
 - pour les nombres de fruits (Cf. infra) et de rameaux dépendants de la variété et/ou de l'année. La taille de formation réalisée au cours de l'hiver a ainsi fait passer le nombre de rameaux de $114 (\pm 3)$ en 2018 à $215 (\pm 12)$ pour Ivoire et à $254 (\pm 13)$ pour Conquise. Cette taille, qui visait à réadapter le potentiel de production des deux variétés, a été effectuée en réponse aux fortes infestations de pucerons (farineux et verts) observées en 2018 qui auraient pu altérer la qualité des bourgeons (floraux et végétatifs).

Interactions plante-pucerons :

Relations entre infestation et traitements à l'échelle de l'arbre : En 2018, le verger a été soumis à deux infestations successives. Le puceron vert (*Myzus persicae*), est apparu fin avril, et les populations se sont développées pendant un mois environ avant de décliner. Les infestations de pucerons farineux (*Hyalopterus pruni*) ont été plus tardives, i.e. concomitantes avec la disparition progressive du puceron vert, mais massives, puisque la quasi-totalité des arbres a été touchée, dont beaucoup sur une proportion importante de la couronne. Une double limitation en eau et en azote a limité la propagation des pucerons verts en décalant l'apparition des premières colonies et en réduisant le nombre d'arbres infestés (figure 3). Elle n'a eu que peu d'effet sur le puceron farineux.

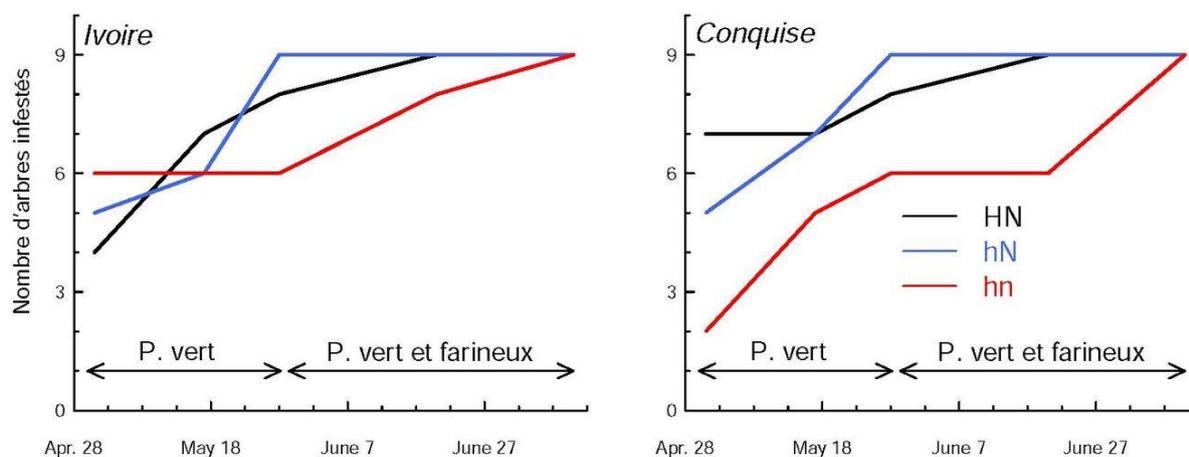


Figure 3: Nombre d'arbres infestés à une date donnée par traitement et par variété en 2018. Chaque traitement comprend 9 arbres. Jusqu'au 28 mai inclus, nous n'avons tenu compte que des pucerons verts. Les pucerons farineux ont été inclus après cette date compte tenu de leur développement massif.

Ces deux espèces étaient peu présentes en 2019 (Tableau 2), et uniquement sur les arbres HN et hN. Comme en 2018, le puceron farineux est apparu plus tard que le puceron vert (le 22 mai vs le 7 mai). L'année 2019 a été cependant marquée par une forte prévalence du puceron cigarier (*Myzus Varians*), qui s'est développé à la même période que le puceron vert (à partir du 7 mai), sur 83% des arbres, dont tous ceux du traitement hn. Pour les traitements bien pourvus en azote, les deux variétés ont eu des comportements opposés : la proportion d'arbres infestés n'était que de 55% pour les arbres hN-Ivoire et HN-Conquise, et proche de 100% pour les deux traitements restants. Bjorkman 2000 avait déjà montré (sur épicéa) que la susceptibilité au puceron de deux génotypes pouvait être affectée de manière opposée par un stress hydrique qui affecte le fonctionnement de la plante (notamment la synthèse de

polyphénols) de façon différente pour chacun des génotypes. Ces résultats seront à préciser une fois les dosages biochimiques achevés.

En 2019, se pose la question de savoir si les infestations massives de puceron cigarier n'auraient pas pu gêner le développement du puceron vert. Bien que pouvant coexister sur un même arbre, les deux espèces auraient pu être en compétition car elles colonisent le même type de rameau, sur lesquels elles sont en compétition pour l'attribution des assimilats. Une telle compétition serait à l'avantage de l'arboriculteur car les dégâts occasionnés par le puceron cigarier sont limités (enroulement des limbes foliaire parallèlement à la nervure principale, aucune destruction de bourgeons ni de méristème), et n'ont, à dire d'experts, que peu d'effet sur la production.

	Ivoire			Conquise		
	HN	hN	hn	HN	hN	hn
P. vert	2	7	0	3	1	0
P. cigarier	8	5	9	5	9	9
P farineux	1	2	0	2	1	0

Tableau 2: Nombre (sur un total de 9 par modalité) d'arbres infestés par chaque espèce de pucerons en 2019, en fonction des variétés et des traitements.

Les sévérités d'infestation (note attribuée à l'échelle de l'arbre au pic d'infestation et indicative de la proportion de rameaux colonisés par les pucerons) étaient globalement moins élevées pour Conquise que pour Ivoire (tableau 3). Elles sont, sauf pour Conquise en 2018, les plus élevées pour les arbres hN, et, sauf pour Ivoire en 2019 les plus faibles pour le traitement hn. Les différences ne sont significatives que pour Ivoire en 2019, en raison de la note élevée du traitement hn, déterminée en totalité par le puceron cigarier relativement bien toléré par sa plante hôte. Cette note n'est donc pas représentative des dégâts liés à l'infestation, qui sont plus importants chez les arbres HN et hN du fait de la présence de pucerons verts et farineux.

	Ivoire			Conquise		
	HN	hN	hn	HN	hN	hn
2018	2.11 ± 0.26	2.44 ± 0.24	1.77 ± 0.27	1.44 ± 0.24	1.22 ± 0.14	1.0 ± 0
2019	1.88 ± 0.20 ^a	2.11 ± 0.26 ^{ab}	2.66 ± 0.16 ^b	1.66 ± 0.40	2.00 ± 0.23	1.44 ± 0.29

Tableau 3: Note (moyenne et erreur standard) de sévérité d'infestation en fonction de l'année, de la variété et du traitement. Les lettres donnent les résultats des comparaisons de moyennes (test de permutation : 2500 tirages, seuil de 5%). Elles ont été ajoutées uniquement si les différences entre traitements étaient significatives.

Déterminisme des infestations à l'échelle du rameau : La susceptibilité au puceron d'un rameau particulier dépend de son architecture, de sa croissance et de sa composition (Jordan et al. 2019a). L'importance relative de ces traits en conditions de production a, dans un premier temps, été évaluée à l'aide d'analyses factorielles multiples (AFM). Ces analyses ont, pour l'instant, été appliquées uniquement aux données 2018 (quasi-complètes). Les "variables rameaux" ont pour cela été structurées en groupes selon qu'elles se rapportent (i) au développement végétatif (production de feuilles et de structures secondaires), (ii) à la production de fruits, (iii) aux concentrations en carbone non structural (amidon et sucres solubles), (iv) aux concentrations en azote total et en acides aminés, et enfin (v) aux équilibres métaboliques (ratio N/C-non-structural, ratio amidon/C-non-structural). Les nombres de feuilles, de fruits et de structures secondaires ont été exprimés par unité de longueur (*i.e.* par m de rameau père). La croissance végétative a ensuite été estimée par la production journalière de feuilles et de longueur de tiges d'axe secondaire sur un axe père, entre le début de l'infestation (*i.e.* à partir du 25 avril pour Ivoire et du 3 mai pour Conquise) et le 4 juin ou

le 11 juillet (dates des relevés de croissance). La sévérité d'infestation est prédite : considérée comme une variable supplémentaire ne participant pas à l'analyse.

Nous ne détaillerons ici qu'une des analyses : celle réalisée pour la variété Ivoire regroupant les données issues des prélèvements d'apex du 16 mai et des mesures *in situ* du 1^{er} juin. Ces données, relatives à l'état de la plante fin mai - début juin, sont représentatives de l'état du rameau au moment où le puceron vert est présent, et le puceron farineux encore peu abondant. Nous avons ajouté à ces données un indicateur de la qualité de la production, à savoir le nombre de fruits non récoltés.

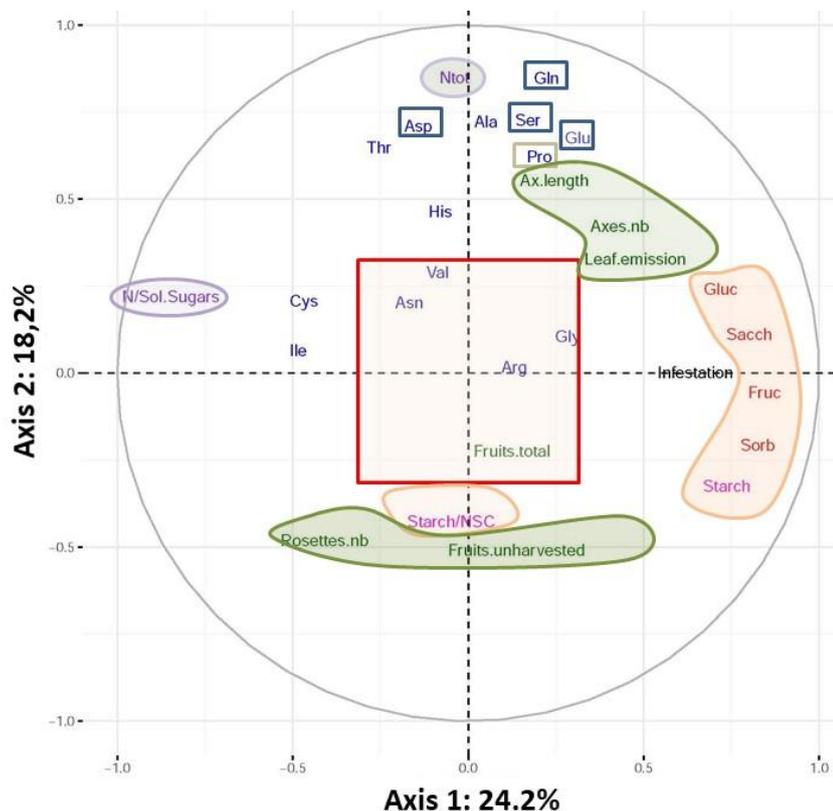


Figure 4: Cercle de corrélations donnant la représentativité de chaque variable sur les deux premiers axes de l'AFM, et les liens entre variable. La sévérité d'infestation est (notée infestation) est la variable prédite.

Le cercle de corrélation (figure 4) montre que les deux premiers axes expliquent plus de 42% de la variabilité des données. Quelques variables (celles dans le carré rouge au centre du cercle) sont peu représentées. Il s'agit d'une part, du nombre de fruits par unité de longueur de rameau, stable car fixé par l'éclaircissage, et d'autre part, de 4 acides aminés impliqués dans la gestion des réserves N (Val Asn Gly Arg), présents en quantités importantes mais bloqués dans les cellules donc inaccessibles aux pucerons. L'axe 2 de ce cercle de corrélation oppose les rameaux en fonction de leur vigueur. Ainsi, le nombre de rosettes (d'autant plus élevé que le nombre d'axes secondaires est faible), est lié au nombre de fruits non récoltés car impropres à la vente, et à l'accumulation d'amidon (observée classiquement dans les rameaux à faible croissance). Ce groupe est opposé aux rameaux dont la production d'axes secondaires, de feuilles et de tiges est élevée. Le développement accru de ces rameaux est corrélé aux concentrations en azote total et à celles des acides aminés impliqués dans le transport (donc présents dans la sève) dont les plus importants (cerclés de bleu) sont Gln Asp Ser Glu. La proline, qui fait partie de ce groupe est, à la fois, un composé de réserves et un osmoprotecteur. Sur l'axe 1, la sévérité d'infestation est liée aux teneurs en C-non-structural et opposée au ratio N/sucres solubles. Elle est donc indépendante des teneurs en azote total et en

acides aminés. Ce résultat, à l'opposé à ce qui avait été observé dans Jordan *et al* (2019), s'explique vraisemblablement par la concentration en azote des feuilles et des apex (Cf. supra). La concentration en azote total est corrélée à celle en acides aminés (Gomez *et al.* 2002), dont certains seulement contribuent au métabolisme de la plante et sont présents dans le phloème dont ils diminuent la viscosité. C'est sans doute au travers de ce mécanisme que le ratio N/C-non-structural affecte négativement la sévérité d'infestation, qui reste cependant dépendante des teneurs en C-non-structural comme cela avait été montré dans Jordan *et al* (2019). Sur ce jeu de données la relation (discuté ultérieurement) entre croissance et sévérité d'infestation est faible et non significative.

Pour Conquise, l'AFM réalisée sur les données du 16 mai (biochimie) et du 1^{er} juin (croissance et développement) aboutit aux mêmes conclusions. Mais si les analyses portent sur les données recueillies après le départ des pucerons (en juillet), la sévérité d'infestation est, pour les deux variétés, corrélée plus fortement au nombre d'axes secondaires. Les rameaux fortement infestés, produisent en effet de nouveaux axes pour compenser la destruction, par les pucerons, des méristèmes des axes préexistants (Jordan *et al.* 2019).

Infestation et développement du rameau : L'une des raisons motivant la reconduite de l'essai en 2019 était de vérifier si le poids des "variables rameaux" qui affectent la sensibilité aux pucerons était stable au cours du temps. Compte tenu des délais impartis, ce point sera évalué uniquement sur les aspects croissance et développement (les déterminations biochimiques étant encore en cours).

Rappelons d'abord, que même si le développement des rameaux sélectionnés est légèrement plus faible pour le traitement hn que pour les traitements HN et hN, les différences ne sont significatives ni en 2018 ni en 2019. En 2018, la croissance et le développement étaient indépendants de la sévérité d'infestation, d'une part, et de la variété d'autre part. Ainsi, au dernier comptage (le 25 juillet) chaque rameau sélectionné portait en moyenne 80 ± 6 feuilles étalées sur sa tige principale et ses axes longs.

Des différences significatives entre variétés et sévérités d'infestation sont apparues en 2019. Le tableau 4 donne le nombre de structures secondaires au 11 juillet (à la fin de la période d'infestation). Compte tenu du faible nombre de rameaux assignés à la classe d'infestation S3 (9 pour chacune des deux variétés, soit 5% de l'effectif total) cette classe a été groupée avec la classe S2.

	Ivoire			Conquise		
	S0	S1	S2	S0	S1	S2
rosettes	22.3 ± 1.2 ^b	20.3 ± 1.3 ^{ab}	17.9 ± 1.2 ^a	14.6 ± 0.9 ^a	17.2 ± 1.2 ^{ab}	18.3 ± 1.5 ^b
axes	5.4 ± 1.0 ^a	10.6 ± 1.0 ^b	14.5 ± 0.9 ^c	10.3 ± 0.8 ^a	9.9 ± 0.7 ^a	10.6 ± 0.8 ^a

Tableau 4: Nombres (et erreurs standard) de rosettes et d'axes secondaires par unité de longueur (m) de rameau père, pour chacune des deux variétés au 11 juillet 2019. Les lettres donnent les résultats des comparaisons de moyennes (test de permutation : 2500 tirages, seuil de 5%).

En 2019, l'infestation était d'autant plus sévère que le nombre total de structures secondaires était élevé, les différences entre S0 et S2 étant significatives pour les deux variétés. Ces différences sont liées (tableau 4), au nombre de rosettes pour Conquise, et à celui des axes longs pour Ivoire. La croissance, estimée en nombre de feuilles (figure 5), était également mieux ségréguée par la sévérité d'infestation pour Ivoire que pour Conquise, car dépendante du nombre de ramifications secondaires. Pour Ivoire, l'hétérogénéité de croissance entre rameaux, particulièrement importante en 2019, montre que ceux-ci étaient en compétition forte pour l'attribution des assimilats (Larson et Whitam, 1997). Leur nombre a en effet plus que doublé entre 2018 et 2019. Pour Conquise, la croissance est restée globalement similaire à

ce qu'elle était en 2018. Pour cette variété, caractérisée par un débourrement tardif, la canicule de juin, a pu limiter la production de structures secondaires, donc de feuilles sur les axes longs. Cette hypothèse est soutenue par le fait qu'en 2018, les différences entre les deux variétés, importantes lors du premier comptage, s'étaient ensuite estompées. Des travaux précédents (Jordan *et al.* 2017) avaient par ailleurs déjà montré que les processus de ramifications étaient sensibles à la disponibilité en eau et en azote.

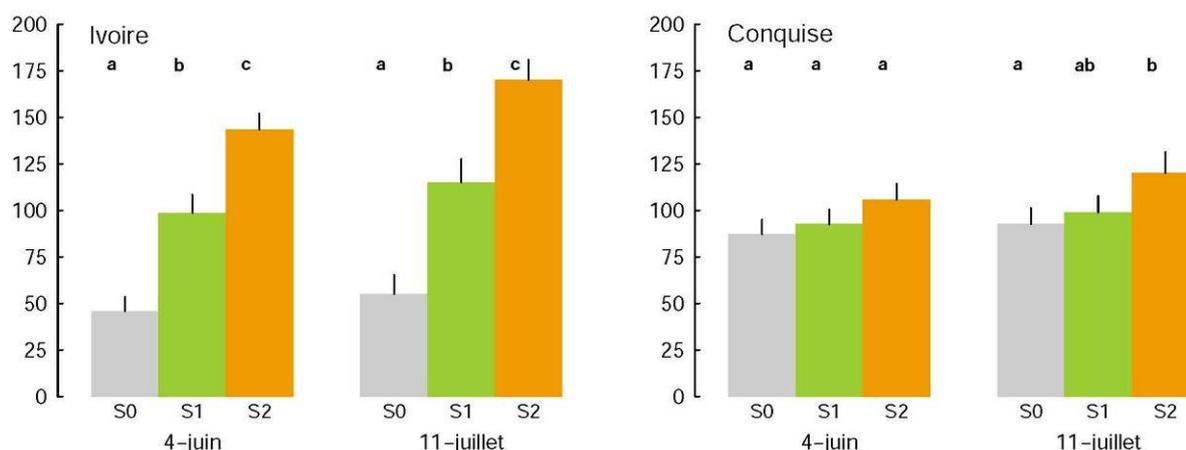


Figure 5: Nombres de feuilles (et erreurs standard) par unité de longueur (m) sur les rameaux sélectionnés et leurs axes secondaires en fonction de la sévérité d'infestation et de la variété pour chacune des deux dates de mesures. Les lettres donnent les résultats des comparaisons de moyennes (test de permutation : 2500 tirages, seuil de 5%).

Infestation et composition des fruits : En 2018, la composition des fruits en sucres solubles et en acides organiques étaient indépendantes de l'état sanitaire des rameaux porteurs récoltés sur un même arbre. Les compositions différaient cependant entre les arbres peu et très infestés (notés resp. S1 et S3). Pour Conquise, seule la modalité HN était sensible à la sévérité d'infestation.

Ivoire	Sorbitol	Glucose	Fructose	Saccharose	Ac. citrique	Ac. malique
S1	4.14 ± 0.30	8.92 ± 0.42	10.7 ± 0.49	35.1 ± 1.32 ^a	4.00 ± 0.39	0.57 ± 0.02 ^a
S3	4.72 ± 0.47	9.04 ± 0.76	10.8 ± 0.87	38.9 ± 1.00 ^b	4.50 ± 0.58	0.63 ± 0.02 ^b
<i>Conquise – HN</i>						
S1	3.11 ± 0.45 ^a	6.20 ± 0.41	7.50 ± 0.51	37.2 ± 2.03	2.05 ± 0.21 ^a	0.47 ± 0.05
S3	3.96 ± 0.30 ^b	7.02 ± 0.66	8.34 ± 0.70	37.4 ± 0.32	3.01 ± 0.03 ^b	0.48 ± 0.04

Tableau 5: Teneurs en sucres solubles et en acides organiques des fruits (en %MS : moyenne et erreur standard) récoltés respectivement sur des arbres peu et très infestés. Pour Ivoire, les trois traitements ont été groupés, et pour Conquise seule la modalité HN, pour laquelle les concentrations varient en fonction de la sévérité d'infestation est représentée. Les lettres donnent les résultats des comparaisons de moyennes (test de permutation : 2500 tirages, seuil de 5%). Elles ont été ajoutées uniquement si les différences entre fruits étaient significatives.

Les concentrations (tableau 5) étaient toujours les plus élevées dans les fruits récoltés sur les arbres peu infestés, mais les différences n'étaient significatives que dans quelques cas. Ces résultats semblent indiquer qu'une infestation sévère diminue les flux de carbone en direction des fruits sur l'ensemble de l'arbre. Cette limitation réduirait l'accumulation de solutés dans la pulpe mais de façon suffisamment faible pour ne pénaliser ni le poids, ni le calibre des fruits. Ces conclusions originales sont en cours de consolidation (Récolte 2019) sur un nombre de combinaisons "traitement * espèce de puceron * sévérité d'infestation" plus important.

Infestation et fonctionnement foliaire : Les observations précédentes suggèrent que les pucerons affectent le métabolisme du carbone. C'était effectivement le cas pour la photosynthèse, qui était réduite non seulement pour les feuilles endommagées (non évaluée), mais également pour les feuilles intactes et indemnes de dépôts (miellat, fumagine) insérées sur les rameaux infestés. Compte tenu de l'absence d'effet des traitements, les résultats des mesures ponctuelles (Figure 6) ont été regroupés par variété. La diminution des performances photosynthétiques est systématique (sauf pour la mesure du 20 juin 2018 pour Conquise) mais n'est significative que dans 3 cas sur 8. Par ailleurs, l'infestation n'affecte pas la température du couvert.

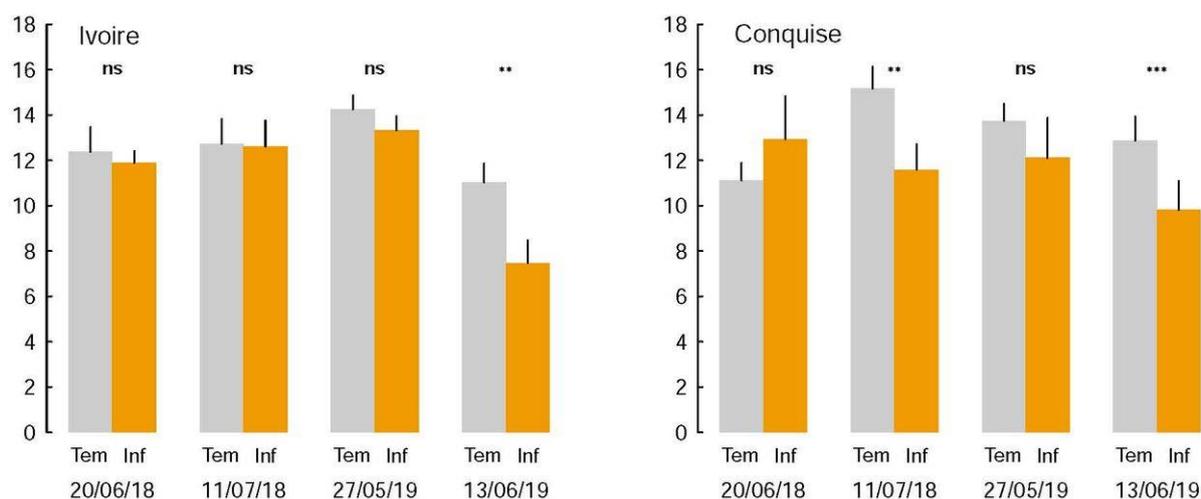


Figure 6: Photosynthèse (moyennes et erreurs standards) en $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ de feuilles adultes non abimées prélevées soit sur des rameaux T ou témoins (non infestés) soit sur des rameaux I ou infestés, pour chacune des variétés et des dates de mesures. Les mesures ont été faites à une concentration de CO_2 de $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$ et sous un éclairage de $1500 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Les résultats des comparaisons de moyennes (test de permutation : 2500 tirages) sont notés ns pour non significatif, ** et *** s'ils sont significatifs à 5 et 1% resp.

Performances agronomiques du verger :

		Nombre de fruits par calibre et par arbre				Poids des fruits par	
		AA	A	B	C	arbre (kg)	fruit (g)
2018	Ivoire	73 ± 15 ^b	104 ± 16 ^b	63 ± 16 ^a	7 ± 5 ^a	36.8 ± 4.51	149 ± 37 ^b
	Conquise	63 ± 16 ^b	91 ± 7 ^b	81 ± 9 ^a	25 ± 16 ^a	38.0 ± 2.94 ^b	146 ± 39 ^b
2019	Ivoire	10 ± 3 ^a	67 ± 15 ^a	109 ± 18 ^b	74 ± 16 ^b	31.6 ± 4.68	121 ± 44 ^a
	Conquise	7 ± 3 ^a	54 ± 13 ^a	125 ± 20 ^b	65 ± 11 ^b	30.6 ± 3.80 ^a	122 ± 40 ^a

Tableau 6: Répartition des fruits par calibre, production par arbre (kg) et poids moyen d'un fruit (g), pour chacune des deux variétés et des deux années. Les traitements ont été moyennés de fait de l'absence de différence significative. Les tests de permutation (2500 tirages, seuil de 5%) montrent l'existence d'un effet année. Les résultats (en rouge pour Ivoire, en vert pour Conquise) ne sont présentés que s'ils sont significatifs.

La production fruitière a été évaluée à l'échelle du bloc, puis moyennée par arbre. Les variables affectant la valeur commerciale : nombre et répartition des fruits par calibre, production par arbre et poids moyen d'un fruit, n'étaient pas affectées par le traitement mais par l'année (tableau 6). En 2019, du fait de la canicule et d'une charge initiale beaucoup plus élevée (272 ± 21 vs 488 ± 14 fruits par arbre), les fruits récoltés avaient un calibre et un poids plus faible. Pour Ivoire, cette baisse de poids a été compensée par un nombre plus important de fruits commercialisés, alors que pour Conquise elle s'est traduite par une baisse de production. En 2019, la forte charge a également eu pour conséquence une augmentation de la chute physiologique et du nombre de fruits non récoltés qui est passé de $33 (\pm 3)$ à $175 (\pm 16)$

fruits par arbre. La fermeté et la "sucrosité" (estimée au réfractomètre) mesurées à chacune des passes sur 5 fruits du calibre dominant étaient identiques pour tous les traitements. La sucrosité moyenne était plus élevée pour Ivoire en 2018 (10.87 ± 0.17 vs 10.37 ± 0.25 degrés Brix) et pour Conquête en 2019 (11.78 ± 0.13 vs 10.93 ± 0.14 degrés Brix). Enfin, les durées de conservation n'ont que faiblement évoluées au cours de la saison, et étaient peu différentes entre les traitements, les années et les variétés. Moins de 50% des fruits se sont conservés au-delà de 6 jours, aucun au-delà de 16 jours.

A.3: Screening "biochimique" de vergers infestés.

Quelques mots sur le protocole :

L'objectif de ce travail, non prévu au départ, était de comparer le comportement de la parcelle d'essai à d'autres vergers infestés, représentatifs de notre bassin de production. Pour cela, nous avons réalisé des mesures ponctuelles, dans 15 vergers du réseau GR-Ceta, tous soumis à des infestations sévères de pucerons verts, et situés en périphérie (*i.e.* dans un rayon de rayon de 30 km) d'Avignon ou de Romans sur Isère. Six vergers ont été suivis en 2017, 13 en 2018. Deux seulement l'ont été les deux ans. Sur chacun des vergers suivis, les apex de 5 rameaux infestés, de 5 rameaux non infestés mais appartenant à des arbres infestés et de 5 rameaux d'arbres sains ont été prélevés, puis analysés. Les prélèvements ont été effectués pendant la phase de croissance exponentielle des populations de pucerons, au plus près du pic d'infestation (à dire de producteur). Les dosages sont identiques à ceux réalisés sur la parcelle d'essai. En 2018, les rameaux échantillonnés en vergers adultes ont été choisis, non seulement en fonction de leur sévérité d'infestation mais également sur des critères de position (à hauteur d'homme, en périphérie de la couronne) et de longueur (de 50 à 75 cm). Leur développement post infestation n'a pas été caractérisé faute de temps.

Résultats :

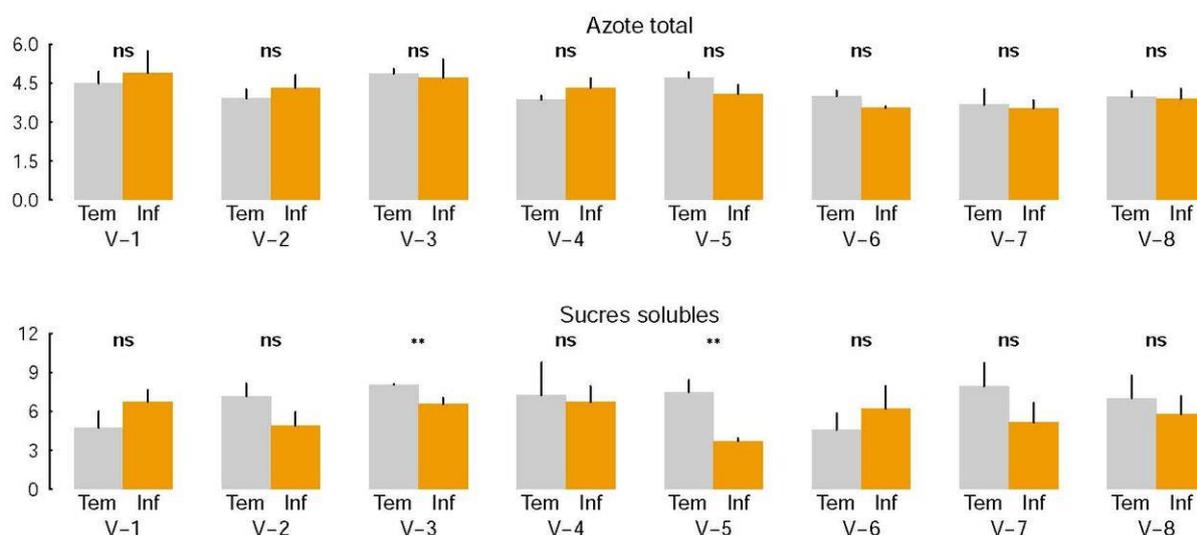


Figure 7: Concentrations en azote total et en sucres solubles (en %MS : moyennes et erreurs standards) des apex prélevés en 2018 dans 8 vergers adultes (notés V-1 à V-8) infestés par du puceron vert. Les vergers V-1 à V-5 sont voisins. Ils sont implantés par la même variété pour V-1, V-4 et V-6 (Coraline) et pour V-3 et V-5 (Convoitise). Les résultats des comparaisons de moyennes (test de permutation : 2500 tirages) sont notés ns pour non significatif, ** s'ils sont significatifs à 5 %.

Les résultats ne sont pas détaillés pour les acides aminés accumulés proportionnellement à l'azote total. Comme cela avait été observé pour les fruits, les concentrations en azote total et

en C non structural des apex prélevés sur les arbres infestés ne dépendent pas de l'état sanitaire des rameaux. Les différences entre arbres sains et infestés n'étaient significatives que dans un petit nombre de cas (figure 7). Elles ne permettent pas de dégager une tendance générale, même la comparaison est restreinte aux cas où les rameaux prélevés ont été sélectionnés pour leur homogénéité, *i.e.* aux données relatives aux vergers adultes obtenues en 2018. Les concentrations en azote total des apex étaient extrêmement élevées, *i.e.* supérieures aux seuils limitants pour la croissance (Jordan *et al.* 2011) et pour le développement des pucerons (Sauge *et al.* 2010). Elles étaient néanmoins légèrement inférieures pour les arbres infestés que pour les arbres sains dans 3 cas sur 8. Les différences étaient plus importantes pour les sucres solubles. Elles étaient, sauf dans 2 cas sur 8, plus faibles dans les rameaux infestés qui portent des feuilles abimées et dont les feuilles encore fonctionnelles ont des capacités photosynthétiques réduites.

Le panel de verger échantillonné n'a par ailleurs, pas permis de mettre en évidence un comportement qui serait spécifique à une variété ou à une année donnée (résultats non présentés), ou dépendante de l'âge du verger. Néanmoins, les vergers géographiquement proches (V1 à V5) ont des teneurs moyennes en azote et en sucres solubles plus élevées (mais non significativement différentes) que les vergers restants.

A.4: Conclusion partielle

Ces résultats montrent la nécessité d'une validation en verger des résultats obtenus en conditions contrôlées. Cette dernière questionne la possibilité d'utiliser la fertilisation N pour limiter les infestations de pucerons. Dans notre essai, la limitation en azote a été couplée à un stress hydrique pour en augmenter les effets. La performance des pucerons a été affectée dès la première année, la croissance végétative marginalement la seconde, et la production fruitière n'a pas été impactée pendant la durée de l'essai. Les arbres en verger, conduits en conditions suboptimales, se caractérisent en effet par des teneurs N élevées, et sont de ce fait capables de puiser dans leurs réserves pour maintenir leur potentiel de croissance et de production. Néanmoins une limitation N modifie les équilibres métaboliques et les flux C et N ce qui a un effet immédiat sur les pucerons. Une utilisation ponctuelle de ce levier est donc envisageable.

A l'inverse, un stress hydrique appliqué seul n'a aucun effet sur les infestations, sans doute en raison de son apparition tardive, *i.e.* postérieure au développement des premières colonies.

B: Volet modélisation

Les travaux expérimentaux ont été complétés par de la modélisation, dans le but ultime de réaliser des essais *in silico*. Ils ont été engagés dans deux directions complémentaires : le développement de "modèles simplifiés" et évolutifs décrivant les interactions plante pucerons à l'échelle du rameau, et l'intégration d'un "module azote" dans QualiTree (le modèle structure-fonction développé à PSH). Cette intégration est un préalable nécessaire au couplage de QualiTree avec un modèle puceron puisque l'azote impacte différents processus (élongation, ramification...) impliqués dans le déterminisme de la résistance d'une plante. Ces deux approches ont été menées en parallèle. La première avait pour but d'agréger nos connaissances des interactions plante-insecte, et ses acquis, publiés (Bevacqua *et al.* 2016) ou en passe de l'être (Zaffaroni *et al.* 2019b, ACL soumis mais disponible sur Bioarchives), seront résumés dans un premier temps. Nous présenterons ensuite les avancées du modèle QualiTree.

B.1: Modèles "simplifiés"

Il s'agit ici d'établir un cadre conceptuel permettant de comprendre les relations empiriques qui lient l'état d'une plante aux performances des pucerons. Deux modèles mécanistes et complémentaires ont été développés. Le premier s'appuie sur les résultats antérieurs à RegPuc et assimile la plante à une collection de rameaux homogènes. Il s'attache à décrire les effets d'une infestation de pucerons sur le fonctionnement de l'arbre. Le second utilise les résultats de l'essai présenté en début de rapport (Rousselin *et al.* 2016, Jordan *et al.* 2019a), et se focalise sur l'effet des pratiques d'irrigation et de fertilisation sur les dynamiques d'infestation (*i.e.* les abondances de pucerons). Il intègre un compartiment racinaire et la production de composés de défense.

Effets d'une infestation de pucerons sur le fonctionnement à long terme d'un arbre :

Hypothèses de base et description du modèle : Ce travail s'appuie sur les hypothèses décrites dans Gréchi *et al.* (2008 et 2012) à savoir que la susceptibilité d'un arbre aux infestations de pucerons dépend (i) de la proportion de rosettes qui se transforment en axes longs (*i.e.* de la densité d'axes longs), (ii) de la durée de croissance (donc de la longueur finale) des rameaux et (iii) de la teneur en azote foliaire de ces rameaux. Par ailleurs, la probabilité d'infestation d'un verger, *i.e.* le nombre d'adultes ailés présents et susceptibles d'infester un verger donné, dépend de son environnement : de la composition du paysage dont l'abondance d'hôtes secondaires (Guillemaud *et al.* 2003).

Ces hypothèses ont été utilisées pour évaluer le fonctionnement (production fruitière et croissance des rameaux) de vergers soumis à trois niveaux de fertilisation N couplés à trois niveaux d'infestations de pucerons. Un arbre est défini par un nombre de fruits (identique pour tous les traitements) de rosettes et d'axes longs et par une longueur moyenne de ces axes longs. Les teneurs en azote foliaire varient avec la fertilisation et déterminent la croissance des rameaux et des fruits (taux de chute et accroissement en matière sèche). Cette croissance est impactée par les dégâts causés par les pucerons (l'enroulement des feuilles est supposé limiter l'acquisition du carbone donc la croissance), supposés proportionnels au nombre d'individus présents sur l'arbre. Entre chaque saison de végétation les arbres sont taillés, *i.e.* retrouvent un nombre d'organes et une longueur de rameaux identiques, prédéfinis, et supérieurs à ceux du printemps précédent sauf si leur croissance ne le permet pas.

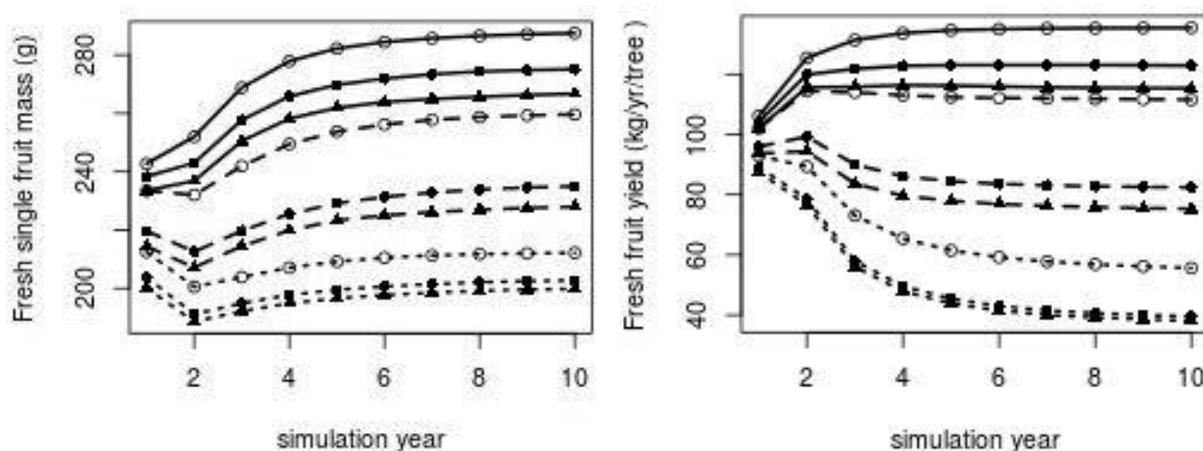


Figure 8: Cinétique d'évolution de la matière sèche d'un fruit et du rendement en matière sèche par arbre pendant dix ans. Les lignes pleines, les tiretés et les pointillés représentent respectivement le traitement bien pourvu, moyennement pourvu et limité en azote. Les ronds vides, les carrés et les triangles pleins les arbres sans pucerons, faiblement et très infestés.

Chaque verger est composé de 600 arbres dont les caractéristiques de départ oscillent aléatoirement de moins de 5% autour des valeurs prédéfinies, et la performance du verger est la moyenne de ces 600 simulations effectuées sur une période de 10 ans.

Résultats : Les résultats (figure 8) montrent que les performances d'un verger dépendent principalement de la fertilisation azotée, l'effet des pucerons est moindre mais visible dès la seconde année. Au bout de cinq à six ans les arbres trouvent un nouvel équilibre, et l'effet des traitements se stabilise. La différence des cinétiques d'évolution aux deux échelles (fruit individuel et arbre), est due au fait que la chute précoce des fruits augmente au cours du temps pour les arbres limités en azote. En début de période, ces arbres ont tendance à produire beaucoup de fruits de petit calibre, alors qu'en fin de période les fruits sont moins nombreux mais plus gros. La production moyenne annuelle du verger (figure 9) est également structurée par le traitement de fertilisation. L'effet d'une infestation est plus faible et indépendant de l'abondance de puceron.

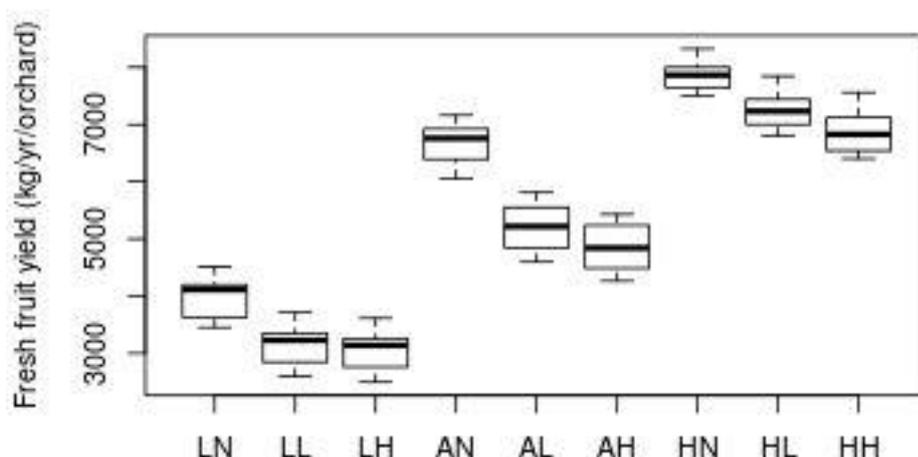


Figure 9: Rendement moyen de 10 vergers composés chacun de 60 arbres) Les traitements sont représentés par deux lettres, la première pour le traitement azoté (L A et H (*i.e.* Low, Average et High) pour des apports limités, moyens et élevés) et la seconde pour la sévérité d'infestation (N L et H (*i.e.* Nill, Low et High) pour respectivement une absence de pucerons, une infestation faible et sévère).

Effets des pratiques d'irrigation et de fertilisation sur les dynamiques d'infestation :

Hypothèses de base et description du modèle : L'objectif ici est de simuler l'effet des pratiques de fertilisation et d'irrigation sur le fonctionnement de la plante hôte d'une part, et sur les évolutions temporelles des abondances de pucerons d'autre part. Pour cela un modèle simplifié de croissance des plantes à été couplé à un modèle de dynamique des populations de pucerons. La plante est réduite à un système racinaire et à d'une population de rameaux, et chaque groupe d'organes est composé de matière sèche structurale (définie par des teneurs C et N) et de substrat C et N, métabolisable. La croissance des différents compartiments est décrite en utilisant le formalisme développé par Thornley (1998). L'évolution des populations de pucerons (fécondité, mortalité) est liée à la disponibilité et à la qualité des ressources (concentration N, rapport C/N). La plante répond à une infestation en produisant des composés de défense qui limitent les durées d'ingestion (*i.e.* les prélèvements de sève) et la reproduction du puceron. Le modèle ainsi construit (schématisé figure 10, détaillé dans Zaffaroni *et al.* 2019b) à été calibré en utilisant des données de l'essai en conditions semi contrôlées décrit en A.1 (Rousselin *et al.* 2016, Jordan *et al.* 2019a) puis utilisé pour prédire *in silico* les effets de 100 combinaisons irrigation-fertilisation différentes sur les abondances de pucerons et la croissance des rameaux.

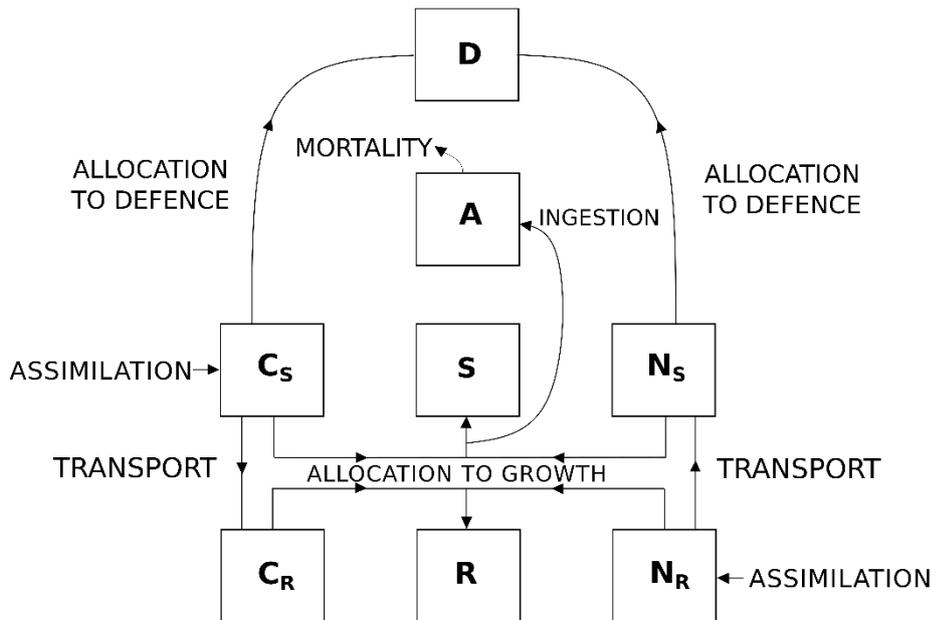


Figure 1 : Schéma simplifié du modèle. La plante est constituée par la masse structurelle sèche des rameaux (S) et des racines (R), et de carbone (C) et d'azote (N) de substrat incorporé dans les rameaux ($i = S$) et les racines ($i = R$). La population de pucerons (A) intercepte une fraction des substrats alloués aux pousses, et la plante en détourne une fraction supplémentaire (carbone et azote) pour produire des composés de défense (D).

Résultats :

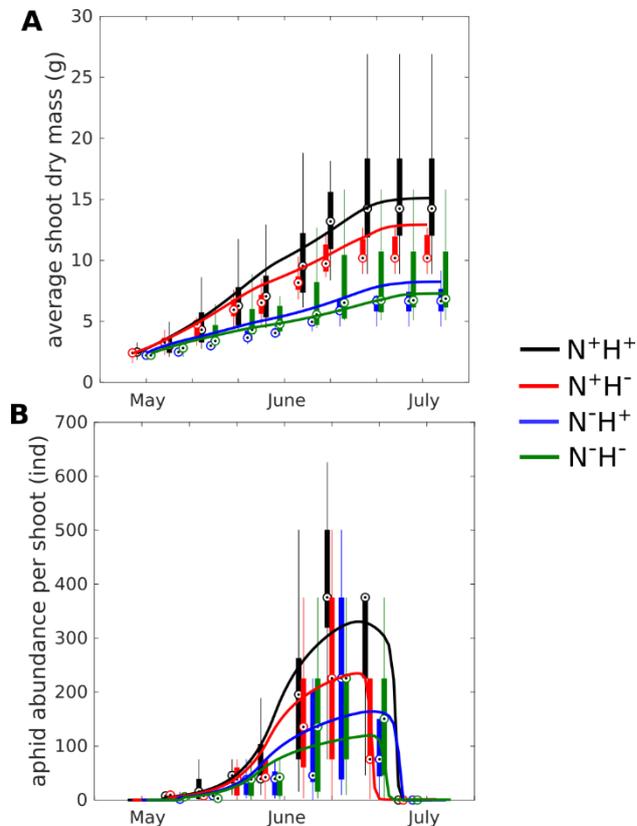


Figure 12 : Dynamiques temporelles A) des masse sèche moyenne des rameaux et B) des abondances moyennes des pucerons par rameau pour les 4 traitements. Les cercles et les barres représentent la médiane et l'intervalle de confiance à 50 % des valeurs observées. Les moustaches s'étendent jusqu'aux points de données les plus extrêmes. Les lignes continues représentent les valeurs simulées. Chaque couleur représente une modalité de traitement nommé dans la légende, ou N représente l'azote, H l'eau, les signes + et - resp. les apports pléthoriques et limitants

Le modèle s'ajuste aux données expérimentales (figure 12), à deux exceptions près : Il surestime la croissance dans le traitement bien pourvu en azote mais soumis à un stress hydrique (N^+H^-) et sous-estime l'abondance des pucerons pour le traitement non limité

(N^+H^+). Ces estimations incorrectes sont doute liées au fait que l'absorption d'azote n'est pas indépendante de la disponibilité en eau du sol. Cependant l'ajustement est globalement correct entre les données mesurées et les données simulées/ L'hypothèse du détournement d'une partie des assimilats destinés aux pousses vers les pucerons d'une part et vers la synthèse des composés de défense qui, ingérés, diminuent la fécondité des pucerons est ainsi validée.

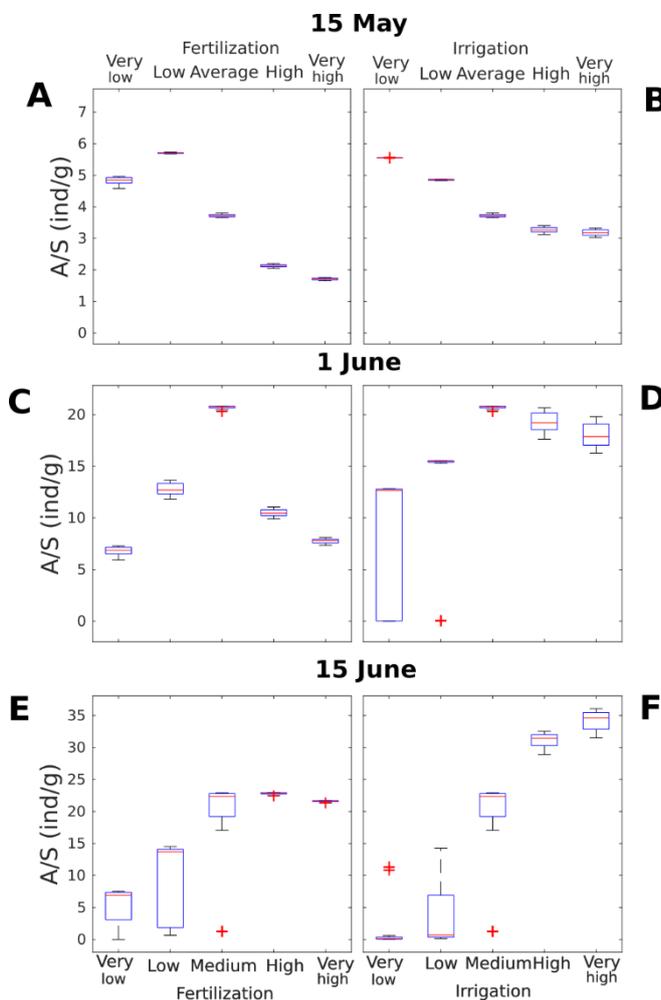


Figure 13: Simulation des effets de 5 niveaux de fertilisation (A-C-E) et d'irrigation (B-D-F) sur les abondances de pucerons aux 5 mai, 1^{er} juin et 15 juin. Les boîtes représentent les médianes, les quartiles inférieurs et supérieurs [25 % et 75 %] de 10 répétitions "virtuelles" de chaque traitement, les moustaches vont jusqu'aux valeurs les plus extrêmes et les valeurs aberrantes sont représentées individuellement en utilisant le symbole "+".

Les essais *in silico* montrent que l'on peut tirer des conclusions très différentes selon (i) les niveaux de facteurs considérés et (ii) la date des observations. Ainsi, la fertilisation diminue les niveaux d'infestation en début de saison, puis la tendance s'inverse progressivement et l'effet devient positif au 15 juin (soit autour du pic d'infestation de l'essai de référence). La sévérité d'infestation (*i.e.* l'abondance des pucerons au pic) augmente avec le niveau des apports. Les conclusions sont similaires en ce qui concerne l'irrigation.

La variabilité temporelle des résultats démontre que des tendances apparemment opposées peuvent émerger d'un même modèle. Cette variabilité est également une explication possible à l'apparente contradiction des résultats de la littérature (Cf. introduction).

B.2: Développement de "Qualitree"

Description du modèle :

Le modèle de culture, QualiTree, avait déjà été développé (Lescouret *et al.* 2011). QualiTree est un modèle mécaniste guidé par les processus physiologiques liés à l'assimilation et à la gestion du carbone (photosynthèse, mise en réserve, mobilisation, allocation, respiration,

croissance) et de l'eau (transfert, transpiration des feuilles et des fruits). Il combine des points de vue agronomiques et physiologiques. Il tient compte de l'architecture de l'arbre et des pratiques culturales et prédit la variabilité intra-arbre de la croissance végétative et reproductive et de la qualité des fruits (Mirás-Avalos *et al.* 2012). Les compartiments sont considérés avec des niveaux de détail nécessaires et suffisants pour décrire les principaux processus. Le compartiment "rameau mixte fruitier" (*Fruit Unit*) est constitué du rameau père, de ses structures secondaires, de ses feuilles et de ses fruits. L'arbre est vu comme une collection de rameaux, positionnés spatialement et ayant des liens topologiques. D'autres compartiments jouant sur l'acquisition, l'utilisation et le stockage de carbone, ainsi que sur l'acquisition de l'eau sont également pris en compte. Ce modèle ne considérait initialement que la ressource carbone et eau. Le développement des pucerons et/ou la sensibilité de la plante étant sensible à la croissance et la composition des pousses, il importe donc d'intégrer la ressource azotée dans le modèle avant de pouvoir l'utiliser pour simuler les interactions plante-insecte. En effet l'azote détermine la croissance de l'arbre (*i.e.* sa vigueur définie par le développement de ses pousses feuillées), son fonctionnement (dont la photosynthèse) et la composition de ses organes (notamment en azote). Pour introduire cette ressource dans QualiTree, 5 catégories de processus ont été considéré : (1) le cycle de l'azote dans le sol et son transfert, (2) l'absorption par les racines fines, (3) la distribution de l'azote absorbé dans les différents organes de l'arbre (en différenciant leurs pools de structure et de réserve), (4) la croissance en masse structurale des organes liées à la concentration en N de ces masses structurales, et (5) la mobilisation/reconstitution des réserves azotée.

L'azote dans le sol

Dans QualiTree les conditions aux limites sont renseignées au niveau du collet (c'est en particulier le cas du potentiel hydrique). Il est donc apparu important de coupler QualiTree avec un modèle sol permettant de rendre compte des transferts d'eau et d'azote, et de la disponibilité pour ces éléments dans les différents horizons.

Les principaux processus du cycle de l'azote pris en compte sont (i) la minéralisation de la matière organique, (ii) la nitrification, (iii) la dénitrification et (iv) la lixiviation des nitrates. Dans le processus de minéralisation, la matière organique est transformée par les microorganismes en ammonium. Comme il s'agit d'un processus biologique, les taux de minéralisation varient avec la température du sol, de l'humidité et de la quantité d'oxygène dans le sol (aération). La nitrification est la transformation de l'ammonium en nitrate. La dénitrification se produit lorsque l'azote est perdu par transformation du nitrate en formes gazeuses d'azote, telles que N_2O et N_2 . C'est le cas lorsque le sol est saturé et que les bactéries utilisent le nitrate comme source d'oxygène. Enfin, le nitrate est transporté par les flux d'eau dans le sol. Le nitrate subit des pertes par lessivage, plus ou moins importantes selon les teneurs en NO_3 du sol, le drainage, les précipitations, et l'absorption par la culture. Les formalismes utilisés sont repris en partie de ceux développés dans le cadre du modèle STICS (Brisson *et al.* 2009).

Absorption de l'azote par la plante

Le modèle de Cardenas-Navarro *et al.* (1999), développé et paramétré sur les jeunes plants de tomates, a été modifié pour simuler l'assimilation du nitrate par les plantes sur des pas de temps longs. La généralisation de la théorie de Michaelis-Menten, incluant l'activité d'un inhibiteur totalement non compétitif conduit à la réduction de la vitesse d'absorption d'un facteur $1+CI/KI$ (Thornley & Johnson, 1990), où CI est la concentration de l'inhibiteur et KI est la constante d'équilibre pour la formation d'un complexe transporteur-inhibiteur. L'équation généralisée de Michaelis-Menten pour l'inhibition totalement non compétitive a la forme suivante si elle intègre l'inhibition par la teneur interne en azote des racines :

$$I_{up} = I_{max} \cdot \frac{[N]_{soil}}{(K_m + [N]_{soil}) \cdot \left(1 + \frac{[N_{ns}]_{root}}{K_n}\right)} \quad (1)$$

où I_{up} et I_{max} sont resp. les taux d'absorption et d'absorption maximale du nitrate [$\text{mol N h}^{-1} \text{g}^{-1}$ racine fine], $[N]_{soil}$ est la concentration de nitrate dans la solution [mol L^{-1}], $[N_{ns}]_{Root}$ la concentration en azote non structural des racines [mol L^{-1}], K_m l'affinité pour l'absorption de l'azote [mol L^{-1}] et K_n la constante d'équilibre du feed-back négatif de la disponibilité en azote dans la plante. La constante de Michaelis K_n étant une caractéristique intrinsèque des systèmes de transport racinaires n'a pas de raison d'évoluer.

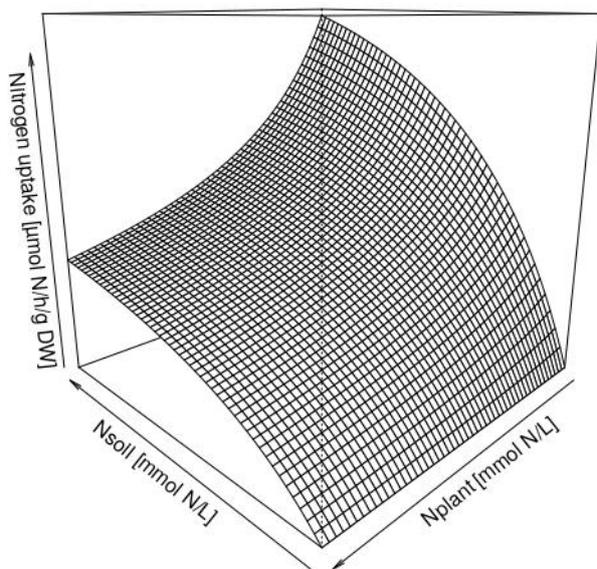


Figure 14: Absorption d'azote par la plante en fonction de la concentration en nitrate dans la solution du sol et en fonction de la concentration en N non structural dans le compartiment racinaire de la plante.

Distribution de l'azote dans la plante et croissance des organes

L'approche générale est du type offre-demande, similaire à celle développée pour l'allocation du carbone (Lescourret *et al.* 2011). La demande N est calculée localement, à l'échelle de l'organe. Une séquence de priorité pour les processus est utilisée à la fois pour l'allocation biochimique (croissance puis mise en réserve) et topologique, *i.e.* entre groupes d'organes (p. ex. croissance des pousses feuillées prioritaire sur celle des fruits). Dans le processus de répartition, les réserves sont considérées comme des zones tampons (Cannell et Dewar, 1994).

Le modèle QualiTree s'appuie sur la "théorie de la coordination" (Reynolds et Chen 1996 ; Chen et Reynolds 1997) basée sur le principe de l'équilibre fonctionnel racine-feuille noté Mb (Charles-Edwards 1976 ; Reynolds et Thornley 1982). Son principe central est que la croissance relative des racines et de la partie aérienne résulte de la répartition relative des ressources entre ces organes comme résultat de l'acquisition, du transport et de l'utilisation du substrat. Le déséquilibre entre pousses feuillées et racines fines (par rapport à un rapport équilibré) modifie alors les demandes respectives des pousses feuillées et des racines fines. Cet équilibre repose sur le ratio des masses de l'appareil aérien et racinaire SR_{ratio} et sur la notion de ratio à l'équilibre SR_{eq} :

$$SR_{ratio} = \frac{\sum_i DW_{ls_i}}{DW_{nr}} \quad (2) \qquad Mb = \frac{SR_{ratio}}{SR_{eq}} \quad (3)$$

avec la masse sèche des différents compartiments notée DW_{ls} pour les pousses feuillées et DW_{nr} pour les racines jeunes, et SR_{eq} représentant le rapport à l'équilibre.

Cet équilibre, basé sur les masses des structures impliquées dans l'acquisition des ressources, peut être étendu à un équilibre fonctionnel basé sur les fonctions d'acquisition

(Reynolds et Thornley 1982). La fonction d'absorption hydrominérale est assurée par l'appareil racinaire et la fonction d'acquisition du carbone assuré par l'appareil aérien. Dans des conditions de limitation ou de privation en azote, on observe alors une augmentation de la fraction racinaire. A contrario, une limitation de la photosynthèse (ombrage, taille ...) a pour conséquence une augmentation de la fraction aérienne (Génard *et al.* 1998). Le ratio, ou coefficient de proportionnalité, peut alors être interprété comme la quantité d'azote nécessaire pour la croissance en matière sèche par unité de carbone. Ce ratio est valable pour la partie structurale des ressources, *i.e.* ne tient pas compte des réserves.

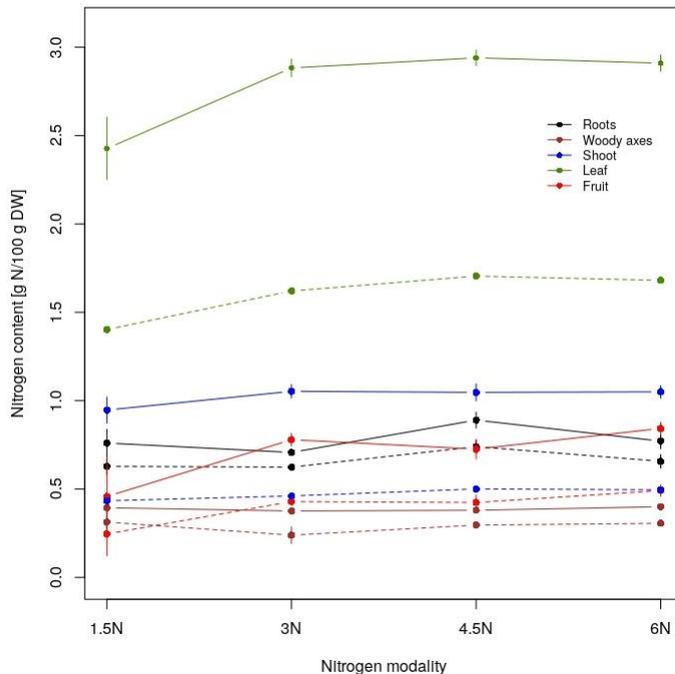


Figure 15: Teneur en N total pour les différents organes et pour des modalités de fertilisation croissantes. Les lignes pleines représentent la teneur totale en azote, et les lignes tiretées correspondent à la teneur en azote minimale.

En arboriculture, et en particulier pour le pêcher, la fraction minérale de l'azote est très faible vis-à-vis de l'azote total, la réduction étant très rapide et ayant lieu dans le système racinaire (Titus et Kang 1982). Sur le plan anatomique, on considère que les réserves azotées sont surtout localisées dans le système racinaire des arbres fruitiers, et dans une moindre mesure dans les écorces des autres parties pérennes de l'arbre (Tromp 1983). Les réserves azotées sont soit solubles (principalement des acides aminés) soit insolubles (principalement les protéines). Pour chaque type d'organe (feuille, pousse, bois, racine), on peut définir d'après la littérature des teneurs minimales en $[N_i]_{min}$. (Jordan *et al.* 2012) correspondant au rapport C/N des structures. Cette teneur minimale correspond à l'azote structural. Au-delà de cette teneur minimale, l'azote est supposé disponible pour la croissance et/ou mis en réserve.

[g N/100 g DW]	Feuille	Tige de l'année	Branche	Racine	Fruit
$[N]_{min}$	1.40 +/- 0.03	0.43 +/- 0.01	0.31 +/- 0.01	0.63 +/- 0.04	0.46 +/- 0.03
$[N]_{max}$	2.91 +/- 0.05	1.06 +/- 0.03	0.40 +/- 0.01	0.77 +/- 0.05	0.84 +/- 0.04

Tableau 7: teneurs en azote minimale et maximale pour les différents organes.

Il est alors possible de calculer un ratio fonctionnel et de formaliser un ratio à l'équilibre :

$$SR_{func} = \frac{\sum_i Photosynthesis_{ts_i}}{N uptake} \quad (4)$$

$$SR_{func eq} = \frac{QC_{min}}{QN_{min}} = \sum_i DW_i \left[\frac{C}{N} \right]_{i structural} \quad (5)$$

$$Mb_{func} = SR_{func} \text{ eq } \frac{QN_{min}}{QC_{min}} = SR_{func} \quad (6)$$

De façon équivalente au formalisme développé pour le carbone, la demande en azote de chaque organe, DN_{ls} et DN_{nr} pour les pousses feuillées et les racines jeunes resp. est calculée sur la base de sa croissance potentielle et de la teneur en azote critique :

$$DN_{ls} = \frac{1}{Mb_{func}} \cdot NC_{ls} \cdot \Delta dd \cdot RGR_{ini} \cdot DW_{ls} \cdot \left(1 - \frac{DW_{ls}}{DW_{lsmax}} Mb_{func}\right) \cdot f(dd) \cdot f(\Psi) \quad (7)$$

$$DN_{nr} = Mb_{func} \cdot NC_{nr} \cdot \Delta dd \cdot RGR_{ini} \cdot DW_{nr} \cdot \left(1 - \frac{DW_{nr}}{DW_{nrmax}} \frac{1}{Mb_{func}}\right) \cdot f(dd) \quad (8)$$

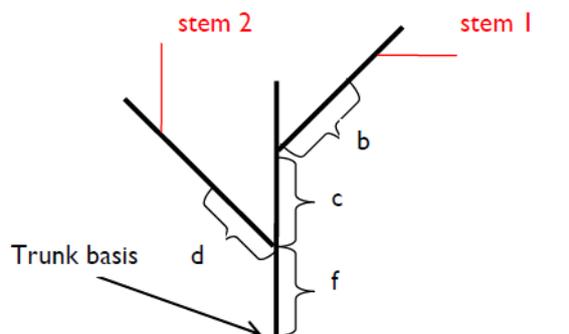
avec la masse sèche des différents compartiments (DW_{ls} pour les pousses feuillées et DW_{nr} pour les racines jeunes), leurs croissances potentielles (DW_{lsmax} et DW_{nrmax}), leurs teneurs en azote structural (NC_{ls} et NC_{nr}), et avec Δdd : l'accroissement en temps thermique entre 2 pas de temps, $f(dd)$: un frein temporel et $f(\Psi)$: une fonction de réduction de la croissance des pousses feuillées associée au déficit hydrique.

Si l'absorption en azote de l'arbre est suffisante, c'est-à-dire si elle est supérieure à la somme des besoins nécessaire à la croissance potentielle de tous les organes, cette croissance potentielle est réalisée. Au-delà, le surplus d'azote absorbé est alloué en proportion de la demande. Si l'efficacité d'interception de la ressource azotée est supérieure à l'efficacité d'acquisition du carbone par la partie aérienne, le ratio d'efficacité va alors favoriser la croissance de la partie aérienne. La croissance peut alors être accélérée. Dans le même temps, l'accumulation d'azote de réserve dans la partie racinaire va entraîner une réduction progressive de l'absorption avec le feed-back associé aux réserves azotées.

Si l'absorption d'azote est insuffisante, l'azote de réserve, *i.e.* l'azote non-structural, est mobilisé localement, si la teneur en azote est supérieure à la teneur en azote minimale, ou à plus longue distance. Pour le transport entre les différents organes, le formalisme utilisé est identique à celui développé pour le carbone :

$$F_{ij} = \frac{SUPPLY_i \times D_j}{\sum_{k=1}^n D_k} \times d_{ij}^{-\alpha} \quad (9)$$

ou F_{ij} est le flux d'azote entre les organes i et j , d_{ij} , la distance entre ces organes, et α un coefficient de transport.



1. Distance between stem 1 and stem 2 = $b+c+d$
2. Distance between stem 1 and old wood = $(b+c+f)/2$
3. Locating the old wood:

Figure 16: calcul des distances topologiques entre les différents organes pour l'échange d'azote.

Si l'efficacité d'acquisition de la ressource azotée est inférieure à l'efficacité d'acquisition du carbone, la croissance du système racinaire est favorisée au détriment de celle des parties aériennes, et l'inhibition de l'absorption de l'azote par les réserves internes est également progressivement levée.

Azote et photosynthèse foliaire

De nombreuses études ont mis en évidence la corrélation entre le taux maximal de photosynthèse foliaire et la teneur N des feuilles. Dans l'étude de Sinclair et Horie (1989), l'influence de la teneur en azote sur la photosynthèse des feuilles est décrite par le modèle :

$$P_{\max} = P_x * \left(\frac{2}{1 + \exp(-AS * (nt - nt_0))} - 1 \right) \quad (10)$$

où P_x est la valeur maximale de P_{\max} [$\text{mol C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$]; AS la pente initiale et nt_0 la teneur en azote lorsque P_{\max} est égal à 0; ns est la teneur en azote de la plante [$\text{mol N mol}^{-1} \text{ C}$].

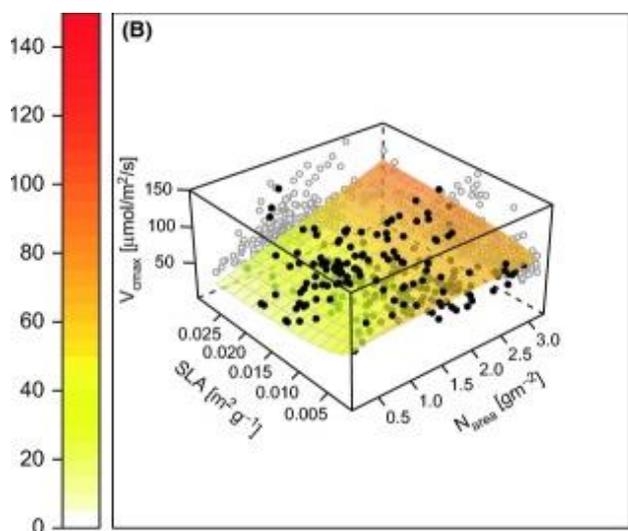


Figure 17: Relation entre $V_{c\max}$ et la teneur en azote des feuilles, relation modifiée par le Specific Leaf Area (SLA). D'après Walker et al. (2014)

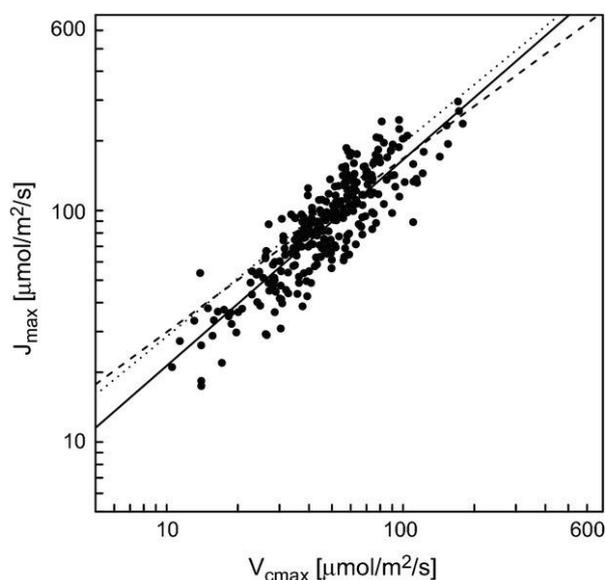


Figure 18: Variation de J_{\max} en fonction de $V_{c\max}$. Les points issus de Walker et al. (2014), la ligne pointillée est issue de Kattge et al. (2009) et la ligne tiretée de Wullschlegel (1993). Les échelles sont logarithmiques.

De façon plus approfondie, l'introduction dans le modèle QualiTree d'un module plus réaliste pour la photosynthèse, basé sur les travaux de Farquhar est une piste intéressante. La photosynthèse serait alors modélisée au travers d'une cinétique enzymatique avec des paramètres dépendant du statut nutritionnel. Typiquement, le taux maximum de carboxylation ($V_{c\max}$) et la vitesse maximale de transport des électrons (J_{\max}), sont fortement corrélés à la teneur en azote des feuilles.

Estimation des paramètres et validation du modèle

Une expérimentation précédente, réalisée en condition d'hydroponie stricte, a permis d'acquérir des mesures concernant à la fois l'absorption de l'azote, la croissance des organes ainsi que leur composition. L'acquisition de l'azote a été mesurée à un pas de temps horaire et pour une saison entière de végétation. Le développement des organes a été suivi *in situ* pour

chaque axe, précisément localisé dans la structure aérienne pour lequel les dynamiques de ramification et de de croissance ont été évaluées toutes les semaines. Parallèlement des prélèvements réguliers de plantes entières ont permis de caractériser la composition des organes et leurs évolutions, en fonction de la croissance des organes et des disponibilités exogènes en azote. Ces données permettront d'estimer les paramètres du modèle, et ensuite de le tester et de le valider. Le modèle azote a pour l'instant été développé sous R. Il doit maintenant être traduit en langage java et couplé à QualiTree. Une fois ce travail réalisé, l'estimation des paramètres pourra être réalisée et le modèle testé. Ensuite, différentes conditions de disponibilité en azote et leurs effets à la fois sur la croissance et la composition des organes pourront être simulées.

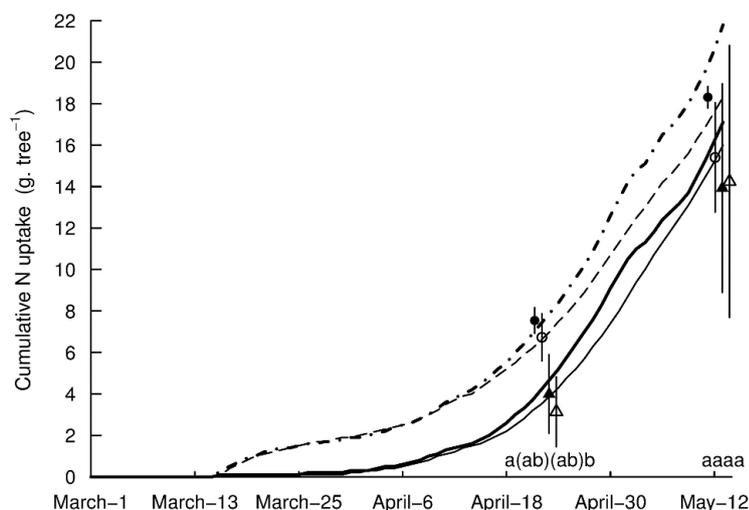


Figure 19: Absorption cumulée de l'azote au cours d'une saison de végétation pour 4 modalités de traitement azoté, correspondant à des disponibilités faibles/fortes à l'automne et faibles/fortes au printemps (Jordan *et al.* 2014)..

B.3: Conclusion partielle

Cet axe a permis de formaliser les principaux processus impliqués dans les interactions plante insecte et les modèles sont validés par les simulations cohérentes avec les données utilisées pour le paramétrage. Pour l'un des modèles, celles-ci sont issues d'un essai réalisé sur de jeunes plants infestés artificiellement et conduits en conditions semi-contrôlées, pour lesquels les dynamiques d'infestation en début de cycle diffèrent de celle établies en verger (pour lesquels les infestations primaires, liées au nombre de fondatrices sont d'intensité variable selon les arbres). Néanmoins, ce travail nous permet d'ores et déjà, moyennant quelques ajustements (dont un paramétrage avec les données de terrain acquises dans RegPuc plus réaliste des conditions de production) de disposer d'un "module puceron" fonctionnel, utilisable en l'état ou pouvant être adjoint à QualiTree.

Le développement de QualiTree s'est poursuivi, par la paramétrisation du module QualiTree. Le formalisme développé doit maintenant être formellement intégré au modèle, ce qui permettra à terme, et une fois complété par un module puceron de simuler sur le long terme un ensemble de pratiques culturales et de conditions climatiques. Ces simulations seront non seulement plus réalistes que celle réalisées avec les modèles simplifiés mais permettront de prendre en compte un nombre plus important de pratiques, dont la taille.

Conclusion générale

RegPuc est un projet qui n'a impliqué que deux partenaires et un petit nombre de personnes. Le partenaire INRA a, de plus, perdu $\frac{1}{4}$ des ETP chercheurs et $\frac{1}{3}$ des ETP techniciens (soit

l'ensemble de ses compétences en entomologie) avant même que les expérimentations ne démarrent. Ce projet a néanmoins bénéficié d'appuis internes à PSH : une thèse et un séjour postdoctoral y ont été partiellement consacrés, et extérieurs (GAFL, Réseau BAPOA).

Par ailleurs, l'acquisition des données de terrain a été retardée de deux ans du fait de problèmes méthodologiques, et les résultats 2019 doivent encore être complétés (absence de données biochimiques). Leur synthèse, d'autant plus longue que le jeu de données est riche et complexe, est donc forcément incomplète, et leur intégration dans les modèles plante et/ou pucerons encore très partielle.

Néanmoins, les résultats mêmes partiels répondent à nos objectifs de départ. Ils confirment que les pratiques de fertilisation et d'irrigation peuvent être adaptées à un double objectif : la maximisation de la production et le contrôle des pucerons, moyennant un pilotage précis et adapté aux conditions spécifiques de chaque verger. Leur qualité est attestée par le nombre de publications et de communications auxquels ils ont déjà donné lieu.

Ces résultats confirment également la nécessité de valider, en conditions de verger, les résultats obtenus en conditions semi-contrôlées. Travailler sur de jeunes plants permet de décrypter et de formaliser les processus et les mécanismes, mais la paramétrisation des modèles nécessite des données obtenues en conditions de production. Les arbres adultes diffèrent des arbres jeunes par leur inertie qui limitent les effets d'une limitation N sur leur développement, du moins pendant la première année. C'est cette caractéristique, liée au fait que les arbres en verger sont conduits en conditions suboptimales, qui permet d'utiliser la fertilisation comme un levier pour limiter les infestations de puceron.

Des études complémentaires sont cependant nécessaires pour évaluer les conséquences à long terme (> à 2 ans) de ces traitements sur la durabilité et la productivité des vergers. Ceux-ci ne présentent qu'une efficacité partielle et doivent donc être combinées avec d'autres pratiques (haies, sélection de plantes couvre-sol, taille) pour remplacer efficacement l'usage des pesticides. De ce fait, les producteurs devraient avoir à leur disposition un ensemble de méthodes à implémenter en fonction de la spécificité de chaque verger. Les effets de ces combinaisons de méthodes n'ont encore été que peu étudiés.

Bibliographie

- Bass C. Puinean A. Zimmer C. Denholm I. Field L. Foster S. et al. (2014)** The evolution of insecticide resistance in the peach potato aphid, *Myzus persicae*. *Insect Biochem. Mol Biol* 51: 41-51
- Bevacqua D. Grechi I. Génard M. Lescourret F. (2016)** The consequences of aphid infestation on fruit production become evident in a multi-year perspective: Insights from a virtual experiment. *Ecological Modelling* 338:11-16
- Bjorkman C. (2000)** Interactive effects of host resistance and drought stress on the performance of a gall-making aphid living on Norway spruce. *Oecologia* 123: 223-231
- Charles-Edwards DA (1976) Shoot and root activities during steady-state plant growth. *Ann Bot* 40(168):767-772.
- Brisson N. Launay M. Mary B., Beaudoin N. (2009)** Conceptual basis, formalisations and parametrization of the STICS crop model. *Edition Quae*, 298p.
- Cannell M. Dewar R. (1994)** Carbon allocation in trees: a review of concepts for modelling. *London, Academic Press*, 125p.
- Cárdenas-Navarro R. Adamowicz S. Gojon A. Robin P. (1999)** Modelling nitrate influx in young tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants. *J. exp. Bot.* 50:625-635.
- Chapin F. Walter C. Clarkson D. (1988)** Growth response of barley and tomato to nitrogen stress and its control by abscisic acid, water relations and photosynthesis. *Planta*, 173:352-366.
- Cole RA (1997)** The relative importance of glucosinolates and amino acids to the development of two aphid pests *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* on wild and cultivated brassica species. *Entomol Exp Appl* 85:121-133

- Dardouri T. Gautier H. Ben Issa R. Costagliola G. Gomez L. (2018)** Repellence of *Myzus persicae* (Sulzer): evidence of two modes of action of volatiles from selected living aromatic plants. *Pest Manag Sci* 75: 1571-1584.
- Génard M. Pagès L. Kervella J. (1998)** A carbon balance model of peach tree growth and development for studying the pruning response. *Tree Physiol.* 18:351–362.
- Gomez L. Faurobert M. (2002)** Contribution of vegetative storage proteins to seasonal nitrogen variations in the young shoots of peach tree (*Prunus persica* L. Batsch). *J Exp Bot* 53 : 2431-2439
- Greenwood D., Lemaire G., Gosse G., Cruz P., Draycott A., Neeteson J. (1990) Decline in percentage N of C3 and C4 crops with increasing plant mass. *Annals of Botany* 66:425-436
- Grechi I. Sauge MH. Sauphanor B. Hilgert N. Senoussi R. Lescourret F. (2008)** How does winter pruning affect peach tree - *Myzus persicae* interactions? *Entomol Exp Appl* 128:369-379.
- Grechi I. Ould-Sidi M. Hilgert N. Senoussi R. Sauphanor B. Lescourret F. (2012)** Designing integrated management scenarios using simulation-based and multi-objective optimization: application to the peach tree–*Myzus persicae* aphid system. *Ecol. Modell* 246:47–59.
- Guillemaud T. Mieuzet L. Simon J. (2003)** Spatial and temporal genetic variability in French populations of the peach-potato aphid, *Myzus persicae*. *Heredity (Edinb.)* 91:143–152.
- Jordan M-O. Vercambre G. Le Bot J. Adamowicz S. Gomez L. Pages L. (2011)** Autumnal nutrition affects C and N storage and architecture of young peach trees. *Trees: structure and function.* 25: 333-344
- Jordan M-O. Vercambre G. Gomez L. Pagès L. (2014)** The early spring N uptake of young peach trees (*Prunus persicae*) is affected by past and current fertilisations and levels of C and N stores. *Tree Physiol.* 34: 61-72
- Jordan M-O. Rousselin A. Vercambre G. Sauge M-H. (2017)** Combining irrigation, fertilisation and pruning techniques helps control aphid populations in apple and peach orchards. In: (p. 79-85). *Integrated Protection of Fruit Crops, 123*. Presented at 9th international conference on integrated fruit production, Thessaloniki, GRC (2016-09-04 - 2016-09-08)
- Jordan M-O. Sauge M-H. Vercambre G. (2019 a)** Chemical and growth traits of the peach tree may induce higher infestation rates of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sultzer). *Pest Manag Sci*, doi.org/10.1002/ps.5583 (Early View before inclusion in a issue)
- Jordan M-O. Drevet Giraud A. Vercambre G. Hucbourg B. (2019b)**. Limiting irrigation and fertilisation enables to limit the aphid populations in commercial apple (*Malus domestica*) and peach (*Prunus persica*) orchards. *14th International Symposium « Ecology of Aphidophaga », 16-20/09/2019, Montreal (Canada)*
- Kattge J. Knorr W. Raddatz T. Wirth C. (2009)** Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models. *Glob. Change Biol.* 15:976–991.
- Larson K.C. Whitham T.G. (1997)** Competition between gall aphids and natural plant sinks: Plant architecture affects resistance to galling. - *Oecologia* 109: 575-582
- Lescourret, F., Moitrier, N., Valsesia, P., Génard, M., (2011) QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. I. Model development. *Trees*, 25, 3, pp 519–530.
- Miras-Avalos J. Alcobendas R. Alarcon J. Pedrero F. Valsesia P. Lescourret F. Nicolas E. (2012)** Combined effects of water stress and fruit thinning on fruit and vegetative growth of a very early-maturing peach cultivar: Assessment by means of a fruit tree model, QualiTree. *Irrig. Sci.* 31:1039-1051
- Nesme T. Plenet D. Hucbourg B. Fandos G. Lauri P.E. (2005)** A set of vegetative morphological variables to objectively estimate apple (*Malus x domestica*) tree orchard vigour. *Scientia Hort.* 106: 76-90
- Reynolds J. Thornley J.(1982)** A shoot:root partitioning model. *Ann Bot.* 49:585–597
- Rousselin A. Sauge M-H. Jordan M-O. Vercambre G. Lescourret F. Bevacqua D. (2016)**. Nitrogen and water supplies affect peach tree–green peach aphid interactions: the key role played by vegetative growth. *Agric Forest Entomol*, 18 (4), 367-375.
- Rousselin A. Bevacqua D. Sauge M-H. Lescourret F. Moody K. Jordan M-O. (2017)**. Harnessing the aphid lifecycle to reduce insecticide reliance in apple and peach orchards: A review. *Agron Sustain Dev* 38: 1-17

- Rufat J. DeJong T. (2001)** Estimating seasonal nitrogen dynamics in peach trees in response to nitrogen availability. *Tree Physiol.* 21:1133–1140.
- Sauge M-H. Grechi I. Poëssel J.L. (2010)** Nitrogen fertilization effects on *Myzus persicae* aphid dynamics on peach: vegetative growth allocation or chemical defence? *Entomol Exp Appl* 136:123-133
- Sinclair T. Horie T. (1989)** Leaf Nitrogen, Photosynthesis, and Crop Radiation Use Efficiency: A Review. *Crop Sci.* 29:90-98.
- Tagliavini M. Quartieri M. Millard P. (1997)** Remobilised nitrogen and root uptake of nitrate for spring leaf growth, flowers and developing fruits of pear (*Pyrus communis* L.) trees. *Plant Soil*, 195:137–142.
- Tagliavini M. Millard P. Quartieri M. Marangoni B. (1999)** Timing of nitrogen uptake affects winter storage and spring remobilisation of nitrogen in nectarine (*Prunus persica* var. nectarina) trees. *Plant Soil*, 211:149–153.
- Thornley J. (1998)** Modelling Shoot: Root Relations , the Only Way Forward ? *Annals of Botany*, 81:165–171
- Thornley J. Johnson I. (1990)** Plant and crop modelling--A mathematical approach to plant and crop physiology: *Clarendon Press, Oxford, 1990*, 660 pp.
- Titus J. Kang S. (1982)** Nitrogen metabolism, translocation, and recycling in apple trees. *Hortic. Rev.* 4:204-246.
- Tromp J. (1983)** Nutrient reserves in roots of fruit trees, in particular carbohydrates and nitrogen. *Plant Soil* 71:401-4133.
- Walker, A. Beckerman A. Gu L. Kattge J. Cernusak L. Domingues T. Woodward F. (2014)** The relationship of leaf photosynthetic traits – V_{cmax} and J_{max} – to leaf nitrogen, leaf phosphorus, and specific leaf area: a meta-analysis and modeling study. *Ecology and Evolution*, 4:3218–3235
- Will T. Hewer A. van Bel A. (2008)** A novel perfusion system shows that aphid feeding behaviour is altered by decrease of sieve-tube pressure. *Entomol Exp Appl* 127:237-245
- Woodward F. (2014).** The relationship of leaf photosynthetic traits – V_{cmax} and J_{max} – to leaf nitrogen, leaf phosphorus and specific leaf area: a meta-analysis and modeling study. *Ecology and Evolution*, 4:3218–3235. <http://doi.org/10.1002/ece3.1173>
- Wullschleger S. (1993)** Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants - a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *J. Exp. Bot.* 44:907–920.
- Zaffaroni M. Cunniffe N. Bevacqua D. (2019a)** A general eco-physiological framework to model the interactions between phloem feeder pests and plants. *10th International Conference on Dynamical Systems Applied to Biology and Natural Sciences (DSABNS)*, 3-6/02/2019, Napoli (Italy).
- Zaffaroni M. Bevacqua D. (2019b)** An agro-ecological model coupling plant growth and pest population: highlights on the role of fertilization and irrigation. *The International Society for Ecological Modelling Global Conference (ISEM)*, 1-5/10/2019; Salzburg (Austria)
- Zaffaroni M. Cunniffe N. Bevacqua D. (2019b).** An eco-physiological model coupling plant growth and aphid population dynamics. *BioRxive* <https://doi.org/10.1101/807941>

ANNEXE : TEXTES DES PUBLICATIONS

Les noms des fichiers joints qui correspondent à chaque livrables sont en bleu.

Les rapports de stage doivent rester confidentiels. D'une part, parce que du fait des difficultés rencontrées en début de contrat les résultats n'évoquent qu'à la marge (bibliographie, et explicitation des causes de l'absence d'infestation) le sujet du projet. D'autre part, les résultats expérimentaux obtenus en 2018 et 2019 n'ont encore pas encore été complètement analysés et encore moins publiés et nous tenons à nous réserver la primeur de leur divulgation.

Les articles à comité de lecture sont soumis à des copyrights, et les tirés à part ne peuvent donc pas être mis en ligne. Si besoin, nous pouvons fournir des copies des versions acceptées mais non encore mis en forme par la revue.

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES PARUES

Articles a comité de lecture

Bevacqua D. Grechi I. Génard M. Lescourret F. (2016) The consequences of aphid infestation on fruit production become evident in a multi-year perspective: Insights from a virtual experiment. *Ecological Modelling* 338:11-16

PDF : [2016 Bevacqua_et_alEcoMod.pdf](#)

Rousselin A. Bevacqua D. Sauge M-H. Lescourret F. Moody K. Jordan M-O. (2017). Harnessing the aphid lifecycle to reduce insecticide reliance in apple and peach orchards: A review. *Agronomy for Sustainable Development* (38), 1-17.

PDF : [2017_Rousselin_ASD.pdf](#)

Jordan M-O., Sauge M-H., Vercambre G. (2019) Chemical and growth traits of the peach tree may induce higher infestation rates of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sultzer). *Pest Management Science*, doi.org/10.1002/ps.5583 (Early View before inclusion in a issue)

PDF : [2019_Jordan_et_al-PMS on line.pdf](#)

Communications et congrès

Bevacqua D. Grechi I. Genard M. Lescourret F. (2016) Consequences of aphid infestation over fruit trees production: the peach tree-green aphid case. *International Crop Modelling Symposium: Crop Modelling for Agriculture and Food Security under Global Change*. 15-17/03/2016, Berlin (Germany)

PDF : [2016 Bevacqua et al BERLIN.pdf](#)

Jordan M-O. Rousselin A. Vercambre G. Sauge M-H. (2016) Combining irrigation, fertilisation and pruning techniques helps control aphid populations in apple and peach orchards. *IOBC WPRS Bulletin*, 123: 79-85. Presented at 9.international conference on integrated protection of fruit crops, 4-8/09/2016, Tessaloniki (Greece)

PDF : [2016 Jordan et al presentation oilb.pdf](#)

PDF : [2017 Jordan et al IOBC-WPRS Bulletin.pdf](#)

Lescourret F. Gibert C. Grechi I. Génard M. Bevacqua D. (2016) Modelling fruit plant-pest interactions, their control by cultivation practices and their link to fruit quality. *III International Symposium on Horticulture in Europe – SHE2016*. 17-20/10/2016, Chania (Greece).

PDF : [2016 FLescourret_SHE2016.pdf](#)

Jordan M-O. Rousselin A. Sauge M-H. (2017) Variables écophysiologicals (croissance, architecture, composition biochimique) affectant l'attractivité du pêcher pour le puceron vert. *Journées du réseau BAPOA "Biologie Adaptative des Pucerons et Organismes Associés"*, 19-20/10/2017, Colmar (France)

PDF : [2017 Jordan et al presentation Bapoa](#)

Zaffaroni M., Bevacqua D. (2019) A general eco-physiological framework to model the interactions between phloem feeder pests and plants. 10th International Conference on Dynamical Systems Applied to Biology and Natural Sciences (DSABNS), 3-6/02/2019, Napoli (Italy).

[PDF : 2019 Zaffaroni et al presentation Napoli.pdf](#)

Bevacqua D., Zaffaroni M. (2019) An eco-physiological model coupling plant growth and aphid population dynamics. XXIX Congresso SItE. 10-12/09/2019, Ferrara (Italy).

[PDF : 2019 Bevacqua et al presentation Ferrara.pdf](#)

Jordan M-O., Drevet Giraud A., Vercambre G., Hucbourg B. (2019). Limiting irrigation and fertilisation enables to limit the aphid populations in commercial apple (*Malus domestica*) and peach (*Prunus persica*) orchards. *14th International Symposium « Ecology of Aphidophaga »*, 16-20/09/2019, Montreal (Canada)

[PDF : 2019 Jordan et al presentation Aphidophaga.pdf](#)

Zaffaroni M., Cunniffe N., Bevacqua D. (2019) An agro-ecological model coupling plant growth and pest population: highlights on the role of fertilization and irrigation. *The International Society for Ecological Modelling Global Conference (ISEM)*, 1-5/10/2019; Salzburg (Austria)

[PDF : 2019 Zaffaroni et al presentation Salzburg.pdf](#)

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES A PARAITRE

Zaffaroni M., Cunniffe N. J., Bevacqua D. An eco-physiological model coupling plant growth and aphid population dynamics. (*soumise et en ligne sur bioarchives*)

[PDF : 2019 Zaffaroni et al ACL Bioarchives.pdf](#)

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES PREVUES

AUTRES LIVRABLES

ANNEXE : PARTIE CONFIDENTIELLE

Le nom du fichier joint est en bleu.

Lettre envoyée le 9 mars 2017 portant sur les problèmes rencontrés la première année du projet et la refonte subséquente de ses volets 1 et 2.

[PDF : 2017 Lettre confidentielle réorientation](#)

Rapports de stage

Beguin E. rapport de stage IUT (2016) Compétition trophique chez les interactions plante-puceron - Effet de la charge en fruits, de la disponibilité en eau et en azote chez le couple pêcheur-puceron vert. *Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse. Département génie biologique option agronomie.* 33p

[PDF : 2016 Rapport Estelle Beguin.pdf](#)

Chombart M. Rapport de stage d'assistant ingénieur (2017) Suivi d'une expérimentation : stratégie d'irrigation et de fertilisation dans la régulation de pucerons vert en verger de pêches. *ISA (Institut Supérieur d'Agriculture) Lille.*, 63p.

[PDF : 2017 Rapport Marine Chombard.pdf](#)

Gouverneur C. Licence professionnelle AB (2016) La régulation de Myzus persicae par la gestion hydrique et minérale. *Université Blaise Pascal, Clermont Ferrand.* 38p.

[PDF : 2016 Rapport Constance Gouverneur GRCETA.pdf](#)

Noret J. rapport de stage de césure (2016) Compétition trophique chez les interactions plante-puceron - Effet de la charge en fruits, de la disponibilité en eau et en azote chez le couple pêcheur-puceron vert. *ENSAIA (Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires) Nancy,* 44p.

[PDF : 2016 Rapport Jordan Noret.pdf](#)

Vaz R. rapport de stage M1 (2016) Compétition trophique chez les interactions plante-puceron - Effet de la charge en fruits, de la disponibilité en eau et en azote chez le couple pêcheur-puceron vert. *Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse. Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse.* 29p.

[PDF : 2016 Rapport Remy Vaz.pdf](#)

Ben Fadhl M., rapport de stage M2 (2019). Des restrictions en eau et en azote modérées et durables contribuent au contrôle des infestations de pucerons en verger commercial de pêcheur ? *Master 2 : AETPF Master Agrosociétés, Environnement, Territoires, Paysage, Forêt de Université de Picardie Jules Verne (Amiens.)* 50p **Prise en charge des indemnités de stage par le projet uniquement en partie**

[PDF : 2019 Rapport Maroua Ben Fadhl.pdf](#)

Sene J-M., rapport de stage M1 (2019) Gestion de la dynamique de la population des pucerons verts en verger de pêcheur en Agriculture Biologique *Master 1 : Gestion de la qualité des productions Végétales de l'Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse (Avignon)*

[PDF : 2019 Rapport Jean-Marie Sene.pdf](#)

Valorisation

Drevet Giraud A. (2017) Pêcheur : quelles stratégies d'irrigation et de fertilisation pour réguler les populations de Myzus persicae. *Info CETA N°5 mai 2017.*

[PDF : 2017 MAI Aurore fruit.pdf](#)