



HAL
open science

Des restrictions en eau et en azote modérées et durables peuvent-elles contribuer au contrôle des infestations de pucerons en verger commercial de pêcher ?

Maroua Ben Fadhl

► To cite this version:

Maroua Ben Fadhl. Des restrictions en eau et en azote modérées et durables peuvent-elles contribuer au contrôle des infestations de pucerons en verger commercial de pêcher ?. Sciences agricoles. 2019. hal-02787354

HAL Id: hal-02787354

<https://hal.inrae.fr/hal-02787354>

Submitted on 5 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



MASTER Sciences - Technologie – Santé

Mention : Agrosociétés, Environnement,

Territoires, Paysage, Forêt

Parcours : AgroEcologie

Des restrictions en eau et en azote modérées et durables peuvent-elles contribuer au contrôle des infestations de pucerons en verger commercial de pêcher ?



BEN FADHL Maroua

Organisme d'accueil : Institut National de la Recherche Agronomique

Encadrant du stage: JORDAN Marie-Odile

Tuteur du mémoire : DUCLERCQ Jérôme



Année 2019



Table des matières

| | |
|---|----|
| Introduction..... | 1 |
| 1 Effet du stress hydrique et azoté sur la plante..... | 3 |
| 1.1 Effet du stress hydrique sur la physiologie de la plante..... | 3 |
| 1.1.1 Composition de la plante..... | 3 |
| 1.1.2 Croissance et développement..... | 4 |
| 1.1.3 Photosynthèse | 4 |
| 1.1.4 Conductance stomatique | 5 |
| 1.2 Effet du stress azoté sur la plante | 5 |
| 1.2.1 Composition de la plante..... | 6 |
| 1.2.2 Croissance et développement..... | 6 |
| 1.2.3 Photosynthèse | 7 |
| 2 Effet du fonctionnement de la plante sur les pucerons | 7 |
| 2.1 Effet de la limitation en eau sur la résistance des arbres aux pucerons | 8 |
| 2.2 Effet de la limitation en azote sur la résistance des arbres aux pucerons | 8 |
| 3 Effet de l'infestation des pucerons sur la plante | 9 |
| 4 Conclusion..... | 10 |
| 1 Site expérimental..... | 11 |
| 2 Dispositif expérimental | 11 |
| 2.1 L'environnement du verger | 12 |
| 2.2 Performances agronomiques du verger | 13 |
| 2.3 Suivi du statut hydrique des arbres | 13 |
| 2.3.1 Dendrométrie | 13 |
| 2.3.2 Potentiel hydrique | 14 |
| 2.4 Fonctionnement foliaire : échanges gazeux | 15 |
| 2.5 Suivi de la croissance et du développement | 15 |
| 2.5.1 Développement des rameaux | 15 |

| | | |
|-------|---|----|
| 2.6 | Composition des organes | 16 |
| 2.7 | Suivi des dynamiques d'infestation des pucerons | 17 |
| 3 | Analyse des résultats | 18 |
| 1 | Effet du traitement sur la croissance et sur l'infestation des pucerons | 19 |
| 1.1 | Croissance de la plante | 19 |
| 1.1.1 | Dendrométrie : croissance en diamètre des charpentières | 19 |
| 1.1.2 | Croissance des pousses | 20 |
| 1.2 | Infestation des pucerons | 22 |
| 2 | Différences entre les rameaux (ou les arbres) infestés et non infestés | 23 |
| 2.1 | Infestation et croissance | 23 |
| 2.2 | Fonctionnement foliaire : Photosynthèse et échanges gazeux..... | 24 |
| 2.3 | Composition des apex en glucides non structuraux et en azote..... | 25 |
| 2.4 | Composition des fruits en glucides non structuraux et en acides organiques | 28 |
| 2.4.1 | Cinétique de croissance des fruits | 30 |
| | Discussions..... | 33 |
| | Conclusion..... | 38 |

Liste des Figures

| | |
|--|----|
| Figure 1 : Mesure du potentiel hydrique | 14 |
| Figure 2 : Mesure de la photosynthèse au verger | 15 |
| Figure 3 : Schéma de la structure d'un rameau avec ses phytomères. | 16 |
| Figure 4 : Photographies du puceron farineux sur le pêcher (A) Dégâts du puceron Cigarier (B) | 18 |
| Figure 5 : Evolution du diamètre de charpentières au cours du temps pour les 3 traitements et courbe pluviométrique..... | 20 |
| Figure 6 : Moyenne et erreur-type (barres) du nombre de feuilles par mètre d'axe par traitement. Les différentes lettres (a, b et c) indiquent des différences entre les traitements..... | 21 |
| Figure 7 : Evolution du nombre de feuille par mètre d'axe au cours du temps en fonction des traitements pour les 2 variétés. Les barres indiquent les erreur-types (ns : non significatif)..... | 21 |
| Figure 8 : Nombre d'arbres par dates de début d'infestation des 2 variétés pour les 3 traitements en 2018..... | 23 |
| Figure 9 : Evolution du nombre de feuille par mètre d'axe au cours du temps en fonction de la sévérité des rameaux pour les 2 variétés. Les barres indiquent les erreur-types. | 23 |
| Figure 10 : Comparaison des moyennes avec les erreurs type de l'activité photosynthétique entre rameaux infestés et rameaux sains en 2018 et 2019 pour la variété Ivoire. (ns : non significatif au seuil de 5% ; *P< 0,05 ; **P< 0,01 et ***P <0,001) | 24 |
| Figure 11 : Comparaison des moyennes avec les erreurs type de l'activité photosynthétique entre rameaux infestés et rameaux sains en 2018 et 2019 pour la variété Conquise. (ns : non significatif au seuil de 5% ; *P< 0,05 ; **P< 0,01 et ***P <0,001) | 24 |
| Figure 12 : Evolution de la moyenne et de l'erreur type de la teneur en azote au cours du temps en fonction des niveaux d'infestation des rameaux. Pour chaque date, les lettres différentes indiquent que les différences entre les sévérités sont significatives. | 27 |
| Figure 13 : Evolution de la moyenne et de l'erreur type de la teneur en Sorbitol de la variété Conquise au cours du temps en fonction de la sévérité d'infestation des | |

| | |
|---|----|
| rameaux. Les lettres différentes indiquent que les différences entre les sévérités sont significatives ; ns : non significatif | 28 |
| Figure 14 : Evolution de la moyenne et de l'erreur type de la teneur en Sorbitol de la variété Ivoire au cours du temps en fonction de la sévérite d'infestation des rameaux. Les lettres différentes indiquent que les différences entre les sévérités sont significatives ; ns : non significatif | 28 |
| Figure 15 : Cinétique de croissance des fruits au cours du temps pour chaque traitement en fonction des sévérités de l'arbre (variété Ivoire). Les lettres différentes indiquent que les différences entre les sévérités sont significatives pour la date du 26 juin..... | 31 |
| Figure 16 : Cinétique de croissance des fruits au cours du temps pour chaque traitement en fonction des sévérités de l'arbre (variété Conquise). Les lettres différentes indiquent que les différences entre les sévérités sont significatives pour la date du 26 juin..... | 32 |

Liste des tableaux

| | |
|--|----|
| Tableau 1 : Dispositif expérimental au verger de pêcher. La lettre A suivie d'un chiffre correspond à la position de l'arbre sur le rang. Chaque couleur correspond au traitement effectué (Gris : Témoin ; Vert : Stress hydrique ; Orange : Stress hydrique et azoté)..... | 12 |
| Tableau 2 : Diamètres des codes calibre pour la pêche (Creno Expert) | 13 |
| Tableau 3 : Moyennes et erreur-type (la valeur entre parenthèse) du nombre de Rosettes et d'axes en fonction des traitements des 2 variétés. Les différentes lettres (a, b) indiquent des différences entre les traitements. | 22 |
| Tableau 4 : Moyennes et erreur-type (la valeur entre parenthèse) du nombre de Rosettes et d'axes en fonction des niveaux d'infestation des 2 variétés. Les différentes lettres (a, b et c) indiquent des différences entre les traitements. | 22 |
| Tableau 5 : Analyse de variance de la variété, du traitement et de la sévérité de l'arbre et du rameau sur les sucres non structuraux et l'azote (ns : non significatif au seuil de 5% ; *P< 0,05 ; **P< 0,01 et ***P <0,001) | 26 |
| Tableau 6 : Analyse de variance de la variété, du traitement, de la sévérité du rameau et de l'arbre, de l'interaction entre la sévérité du rameau et de l'arbre et de l'interaction entre la variété et le traitement sur les sucres et les acides organiques (ns : non significatif au seuil de 5% ; *P< 0,05 ; **P< 0,01 et ***P <0,001)..... | 29 |

Des restrictions en eau et en azote modérées et durables peuvent-elles contribuer au contrôle des infestations de pucerons en verger commercial de pêcher ?

Le pêcher est affecté par de nombreux insectes phytophages parmi lesquels les pucerons. Ces insectes provoquent des dégâts très importants. En raison du changement climatique, leur population augmente. Pour faire face à ces dégâts l'augmentation de l'utilisation des produits phytosanitaires ne cessent d'accroître. Des moyens alternatifs peuvent être utilisés afin de réduire l'utilisation des pesticides pour protéger l'environnement. Les pratiques culturales peuvent contribuer au contrôle des bio-agresseurs en influant la croissance de la plante. L'objectif de notre étude est d'évaluer dans quelle mesure les pratiques de fertilisation et d'irrigation peuvent être optimisées sur des critères à la fois de production et de gestion de bio-agresseurs. Pour ce faire, des suivis de croissance et de l'état hydrique des arbres et des suivis d'infestation des pucerons ont été effectués. D'après les résultats obtenus, le traitement limité en eau et en azote retarde l'infestation des pucerons. Cependant, il semblerait qu'au niveau de l'arbre les traitements n'aient pas d'impact sur le nombre de feuilles et le nombre d'axes et de rosettes de la variété Ivoire en 2018 et 2019 mais peu d'effet sur la variété Conquise en 2018. De plus, la sévérité d'infestation semble dépendre de la croissance individuelle des rameaux en 2019. L'infestation des pucerons altère la photosynthèse en 2018 et 2019 et modifie la composition biochimique de l'apex et des fruits ainsi que la taille des fruits en 2018.

Mots clés : pêcher, pucerons, stress azoté et hydrique, photosynthèse, croissance, composition biochimique.

Can moderate and sustainable water and nitrogen restrictions contribute to control aphid infestations in commercial peach orchards?

The peach tree is affected by many phytophagous insects including aphids. These insects cause very significant damage. Due to climate change, their population is increasing. To cope with this damage, the increase in the use of phytosanitary products continues to increase. Alternative means can be used to reduce the use of pesticides to protect the environment. Cultural practices can help control bio-aggressors by influencing the growth of the plant. The objective of our study is to evaluate the extent to which fertilization and irrigation practices can be optimized on the criteria of both production and management of bio-aggressors. To do this, monitoring of growth and water status of trees and monitoring of infestation of aphids were carried out. Based on the results obtained, limited treatment with water and nitrogen delays the infestation of aphids. However, it appears that at the tree level the treatments have no impact on the number of leaves and the number of axes and rosettes of the Ivory variety in 2018 and 2019 but little effect on the variety Conquered in 2018. In addition, the severity of infestation appears to be dependent on individual twig growth in 2019. Aphid infestation impairs photosynthesis in 2018 and 2019 and modifies the biochemical composition of the apex and fruits as well as the size of the fruits in 2018.

Key words: peach, aphids, nitrogen and water stress, photosynthesis, growth, biochemical composition.

Remerciement

Au terme de ce travail, je tiens à exprimer ma profonde reconnaissance et mes vifs remerciements à Madame Marie Odile Jordan ma maîtresse de stage pour m'avoir accordé la chance de travailler avec elle. Qu'elle trouve ici l'expression de ma profonde reconnaissance et mon grand respect, pour ses conseils nécessaires à la correction de mon rapport.

Mes chaleureux remerciements sont adressés à Belmys Coffe, Dario, Enrico, Hussein et Yannick pour leur aide précieuse et leur gentillesse.

Je tiens à remercier également, Madame Geneviève Prévost, Monsieur Boris Brasseur et Monsieur Jérôme Duclercq d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Ce stage a été effectué dans le cadre du projet RegPuc «Quelles stratégies d'irrigation et de fertilisation pour réguler les populations de pucerons verts en vergers de pêchers ? » dans le cadre du programme Pesticides. Ce programme est piloté par le ministère de l'Agriculture et de l'alimentation et le ministère de la Transition écologique et solidaire avec l'appui financier de l'Agence Française pour la biodiversité dans le cadre de l'APR « Résistance et Pesticides » grâce aux crédits issus de la redevance pour pollutions diffuses attribuées pour au financement du plan Ecophyto. Mes remerciements s'adressent donc aussi à l'Agence Française pour la biodiversité et au plan Ecophyto pour le financement de mon stage.

Introduction

J'ai effectué mon stage de fin d'étude de M2 au sein de l'Institut National de la Recherche Agronomique dans l'unité « Plantes et Systèmes de cultures Horticole ». Mon sujet porte sur la possibilité, en verger commercial, de diminuer la susceptibilité du pêcher aux infestations de pucerons en adaptant les pratiques d'irrigation et de fertilisation.

Les changements climatiques attendus pour la région méditerranéenne, l'utilisation intensive des produits phytosanitaires et des fertilisants présentent des contraintes pour les modes de cultures utilisés en arboriculture fruitière. Dans le sud-est de la France (sud de la vallée du Rhône), les scénarios du changement climatique conduisent à une avancée faible de la date de floraison chez les arbres fruitiers contrairement au nord de la vallée du Rhône, où l'avancée de la floraison est plus importante (Seguin, 2003). Dans la région méditerranéenne ainsi que le centre, l'est et le sud de l'Europe, les ressources en eau seront également affectées par l'augmentation de la fréquence et de la période des sécheresses (Falloon et Betts, 2010).

Les cultures fruitières sont fréquemment envahies par des bio-agresseurs, des adventices, ou encore des maladies parasitaires. Dans les vergers fruitiers le puceron est un ravageur majeur, non seulement en raison des dégâts directs (diminution de la taille, déformation et chute des fruits), mais également par sa capacité à propager des virus. Les pucerons utilisent leurs stylets pour pénétrer dans les tissus végétaux de la plante puis consommer le phloème. Cependant, pour se défendre contre les pucerons, les plantes utilisent des mécanismes de défense liées aux gènes qui mènent à une production de barrières physiques et/ou de composés toxiques chimiques. De plus, les plantes attaquées peuvent attirer les ennemis naturels des pucerons en libérant des composés volatils spécifiques (résistance indirecte). La confrontation de la plante avec ces agresseurs peut générer des pertes économiques considérables. À partir de la seconde guerre mondiale, la croissance et le développement de la chimie organique, a abouti à la mise au point de pesticides efficaces à faible dose (Bonnemain et Chollet, 2003). La plupart de ces produits mis sur le marché ont un profil toxicologique et éco-toxicologique important (Bonnemain et Chollet, 2003). Cependant depuis quelques

années des lignés de pucerons résistantes aux principaux insecticides se développent (in Jordan et *al.*, 2016). Pour cela des stratégies alternatives doivent être prises en compte.

Les moyens alternatifs les plus étudiés sont ceux qui limitent la pression des bio-agresseurs dans les cultures, soit en favorisant la présence de leurs ennemis naturels (parasites ou prédateurs) soit en limitant l'attractivité du verger (utilisation de substances répulsives comme l'argile) (Rousselin et *al.*, 2017). D'autres techniques visent à augmenter la résistance ou la tolérance de la plante à ces bio-agresseurs par la sélection de variétés résistantes ou l'adaptation des pratiques culturales. Mais l'efficacité de la sélection repose sur l'obtention de variétés présentant plusieurs gènes de résistance, plus difficile à contourner. La réorganisation des itinéraires techniques semble plus facile à mettre en œuvre. Elle repose sur le fait que les bio-agresseurs, dont les pucerons sont sensibles à certaines caractéristiques de la plante tels que la croissance et le développement, les concentrations en azote et en polyphénols (Jordan et *al.*, 2013). Il s'agit alors au travers des pratiques courantes de modifier ces caractéristiques pour rendre la plante moins attractive. Ceci a été confirmé par l'étude Rousselin et *al.* (2018) sur deux génotypes de pommier, qui a montré que la restriction en eau limite les populations de pucerons dans des conditions contrôlées au travers de la croissance des plantes. Il serait donc possible de faire face à la rareté de l'eau et aux problèmes de réduction de l'utilisation de produits phytosanitaires en réduisant l'approvisionnement en eau des vergers de pommiers (Rousselin et *al.*, 2018). Une étude similaire faite sur la pêche a montré les mêmes résultats (Rousselin et *al.*, 2016). Cependant, pour Mody et *al.*, 2008 le développement des pucerons était élevé chez des pommiers ayant subi un stress hydrique faible. La résistance des herbivores peut être aussi affectée par la fertilisation et le génotype de la plante (Mutikainen et *al.*, 2000).

Le but de ce projet est d'évaluer l'impact du stress hydrique et azoté sur la susceptibilité du pêcher à l'infestation des pucerons en verger commercial. L'idée est de caractériser l'effet de cette limitation en eau et en azote sur le fonctionnement de la plante, et notamment sur les variables du fonctionnement connues pour affecter les interactions plante-pucerons, puis sur sa résistance sur l'infestation des pucerons. On cherchera également à évaluer l'effet des pucerons sur la physiologie de la plante et les performances agronomiques du verger.

Synthèse Bibliographique

1 Effet du stress hydrique et azoté sur la plante

1.1 Effet du stress hydrique sur la physiologie de la plante

L'eau présente un élément vital pour la plante. Sa limitation induit un stress abiotique : elle limite la croissance, la production ainsi que la qualité des cultures et présente une contrainte principale au secteur agricole dans le monde entier. Le stress hydrique a également un effet sur les caractéristiques physiologiques et biochimiques de la plante.

1.1.1 Composition de la plante

Les facteurs abiotiques comme le CO₂, la lumière, l'eau... et la qualité physique et chimique du sol affectent les teneurs en métabolites primaires et secondaires des plantes. Les produits des métabolismes primaires et secondaires varient en fonction des contraintes auxquelles sont soumises les plantes. Ces composés sont classés en deux groupes : composés carbonés et composés azotés.

En conditions de stress hydrique, la plante utilise un mécanisme d'adaptation pour supporter cette limitation en eau. Cette action se présente par une élévation de la viscosité du cytoplasme des cellules, mais également par la protection des enzymes, la production d'antioxydants et la modification de la composition des membranes cellulaires (Calatayud et *al.*, 2013). Zerrad et *al.* (2008) ont montré que chez le blé, en conditions de limitation en eau, la plante accumule à l'intérieur des cellules les sucres et la proline. Selon Stewart et Lee (1974), l'accumulation de la proline augmente la pression osmotique. C'est aussi un composé de réserve azotée. La proline est capable d'améliorer le fonctionnement de certaines enzymes (Chakhchar 2015). Cependant Hanson et *al.* (1977) supposent que les fortes concentrations de proline sont dues à une pathologie de la plante.

D'après André et *al.* (2009), la limitation en eau favorise les gènes qui codent pour des activités enzymatiques comme la phénylalanine ammonia-lyase (PAL). Celle-ci est une enzyme majeure pour la biosynthèse des polyphénols. En effet Chakhchar (2015) a montré que chez l'arganier, la teneur en polyphénols est proportionnelle à l'activité enzymatique impliquée dans la biosynthèse des polyphénols. Rivero et *al.*,

(2001) ont également montré que lorsque l'activité PAL augmente, la teneur en phénols solubles dans la tomate et dans la pastèque augmente aussi. L'accumulation des phénols serait probablement liée à l'activation de cette enzyme (PAL).

1.1.2 Croissance et développement

Dans des conditions de stress hydrique, le développement des parties aériennes est plus affecté que celui du système racinaire (Ahmad et *al.*, 2018). Eziz et *al.*, (2017) ont montré que l'investissement des plantes dans la croissance des racines augmente alors que celle des pousses diminue. En effet, la plante utilise ses racines pour absorber l'eau du sol ce qui explique leur croissance accrue en condition de déficit hydrique. Quant aux parties aériennes du blé, elles peuvent diminuer de 32% par le manque d'eau (Ahmad et *al.*, 2018). Des études ont montré que chez le maïs limité en eau, seulement les racines jeunes et profondes augmentaient la capacité d'absorption d'eau (Kando et *al.*, 2000).

Chalmers (1981) a observé qu'une restriction d'irrigation régulée sur la pêche pendant la seconde phase de croissance (celle qui correspond à l'augmentation de la taille des cellules) augmente significativement la croissance des fruits, et donc la production. Cependant, la croissance végétative pourrait s'arrêter. Ces limitations en eau rapportent un gain de 25-30% d'irrigation (Mitchell et Chalmers, 1982). Toutefois, pour éviter les effets négatifs à long terme, il est conseillé d'arrêter l'application des restrictions en eau régulé au bout de 3 ans (Marsal et *al.*, 2016).

1.1.3 Photosynthèse

La photosynthèse est un processus physiologique très important pour les plantes. Selon Reddy et *al.*, (2003), la limitation de l'eau engendre une réduction de la surface des feuilles et de la conductance stomatique et par conséquent de la photosynthèse de la plante et de la production des assimilats carbonés. En effet d'après Rao et Chaitanya (2016) lorsque le stress hydrique est important, la plante limite sa transpiration en fermant les stomates. Cette fermeture modifie l'entrée du taux de CO₂ atmosphérique ce qui amène à une diminution de la concentration intracellulaire du CO₂. Selon Rao et Chaitanya (2016), la plupart des plantes vasculaires sont de type C4 (environ 85%). Elles sont incapables de stocker du CO₂ dans leurs stomates. Les 15% qui restent sont de type C3 (poursuivent leur

photosynthèse avec les stomates fermés jusqu'à épuisement du CO₂), et des CAM (Métabolisme Acide Crassulacéen) qui selon les cas fonctionnent en C3 ou en C4 (5% C3 et 10% CAM). En fonction de ces trois modes de fixation de carbone, l'aptitude des plantes à tolérer le stress hydrique change. Ghotbi-Ravandi et *al.*, (2014) ont montré que la réaction de carboxylation et des processus dépendant de la lumière peuvent être dégradée en cas d'un stress hydrique sévère. La modification du taux de CO₂ affecte à son tour la sécrétion de certaines enzymes photosynthétiques (Ex : Rubisco). Les pigments photosynthétiques sont également altérés en conditions de stress hydrique à cause de la destruction des membranes des thylakoïdes (Rao et Chaitanya, 2016).

Néanmoins, d'autres études montrent que la limitation partielle en eau au niveau des racines améliore la photosynthèse et la transpiration (Du et *al.*, 2006). Lorsque la plante est en condition de stress, la pression de vapeur des feuilles augmente entraînant une diminution du rapport entre la photosynthèse et la transpiration et donc une augmentation de l'efficacité de la transpiration.

1.1.4 Conductance stomatique

Les caractéristiques des stomates tels que ; l'ouverture et la fermeture, la densité stomatique sont influencées par le manque d'eau (Chai et *al.*, 2016). La transpiration, ainsi que l'ouverture et la fermeture des stomates sont régulées par les cellules de garde qui contrôlent ainsi la perte en eau. En cas de stress hydrique le processus de fermeture des stomates est régulé également par une hormone végétale produite dans les racines et les pousses et transportée vers les feuilles : l'acide abscissique. In fine, la réponse des stomates en cas de stress hydrique au cours du temps dépend de l'espèce végétale et de la quantité d'eau utilisable présente dans le sol (Rejeb et *al.*, 1991). Ainsi chez les agrumes, on observe une diminution de la photosynthèse et de la conductance stomatique et de la concentration intercellulaire du CO₂ mais pas de dégradation de chlorophylle (García-Sánchez et *al.*, 2007).

1.2 Effet du stress azoté sur la plante

L'azote est un des composants de la matière sèche structurale, mais aussi des structures comme les enzymes, les acides aminés et les protéines nécessaires au fonctionnement de la plante. Les agriculteurs utilisent des quantités importantes de fertilisants azotés pour augmenter la production et le rendement. Seulement 30-40%

de cette quantité est utilisé par les plantes, le reste est lessivé et contribue à la pollution des nappes phréatiques. Limiter l'utilisation des fertilisants azotés est donc devenu une nécessité.

1.2.1 Composition de la plante

La modification du métabolisme azoté affecte le métabolisme carboné, et inversement. Dans la mesure où l'azote est un constituant majeur de la Rubisco, il est indispensable à la photosynthèse (Ferrario et *al.*, 1997). En revanche, pour l'assimilation de l'azote la plante a besoin d'énergie. Chez les rosacées fruitières qui transportent l'azote sous forme d'acides aminés et non sous forme de nitrate, la réduction se fait dans les racines immédiatement après l'absorption et celle-ci est dépendante du flux de carbone arrivant aux racines (Goutouly 1995). Le coût de cette réduction a été estimé à 20,2g d'équivalent glucose par mole de nitrate (in Jordan et *al.*, 2013). Ces auteurs ont également montré qu'au débourrement, un déficit de réserves N provoque une diminution de la teneur en glucides dans la plante et liée à des taux d'absorption d'azote plus important.

Chez la tomate, la limitation en azote stimule les enzymes qui participent à la biosynthèse des polyphénols, en conséquence la concentration des polyphénols augmente de 50% (Bénard 2009). La phénylalanine ammonia-lyase, enzyme qui intervient lors de la stimulation de la voie de biosynthèse des polyphénols, permet la libération d'ammoniac qui sera utilisé par la plante dans des conditions de stress azoté (Bénard 2009).

1.2.2 Croissance et développement

Comme dans le cas d'un stress hydrique, un stress azoté favorise la croissance racinaire afin de prospecter un volume de sol plus important et modifie donc le ratio matière sèche racinaire/matière sèche aérienne. Chez le maïs, un faible stress azoté augmente l'élongation des racines axiales, réduit le nombre de racines de la couronne et diminue la densité et la longueur des racines latérales. Une teneur faible en azote favorise l'élongation des zones cellulaires dans les racines. Le diamètre cellulaire ainsi que la surface totale des vaisseaux sont réduits. Ce faible stress azoté augmente la quantité d'aérenchyme, quant au nombre de cellules dans le cortex racinaire, il reste inchangé (Gao et *al.*, 2015).

Li et *al.* (2018) ont montré que pour deux génotypes de Soja (sauvage et cultivé), la longueur de la plante et des racines, la masse fraîche et la masse sèche de la partie aérienne ainsi que celles des racines ont diminué.

1.2.3 Photosynthèse

Le stress azoté affecte plusieurs des processus physiologiques et biochimiques constitutifs de la photosynthèse. En effet Antal et *al.*, (2010) ont montré que les propriétés du complexe enzymatique PSII (photosystème II) qui intervient dans les réactions de photosynthèse dépendantes de la lumière et la distribution d'énergie d'excitation entre les photosystèmes sont modifiées, le nombre de chloroplastes par cellule foliaire diminue ainsi que la consommation des photosynthétats dans la plante. La Rubisco est la protéine clé pour la photosynthèse et contribue pour un pourcentage élevé à l'azote total des feuilles chez les plantes C₃. C'est également la forme de stockage majoritaire de l'azote pendant la saison de végétation. Cet azote de réserve migre vers les parties pérennes de l'arbre avant la chute des feuilles. Les chloroplastes sont principalement composés d'azote (environ 70 à 80%) (Makino et Osmond, 1991). La carence en azote affecte donc ces processus.

D'après Li et *al.* (2018), les paramètres photosynthétiques de deux génotypes (sauvage et cultivé) du soja sont affectés par le stress azoté. Le taux de la photosynthèse, la conductance stomatique, l'efficacité d'utilisation de l'eau ainsi que la teneur en chlorophylle diminue de manière significative. Les teneurs en pigments chlorophylliens et en caroténoïdes diminuent également. La transpiration diminue pour le génotype sauvage et augmente pour le soja cultivé. Le rapport entre les concentrations du CO₂ interne et du CO₂ atmosphérique a tendance à augmenter selon Li et *al.* (2018).

2 Effet du fonctionnement de la plante sur les pucerons

La susceptibilité des plantes au puceron vert est déterminée non seulement par les gènes impliqués dans la régulation des défenses de la plante (Sauge et *al.*, 2011), mais aussi par l'état de la plante hôte. Ainsi, la teneur en azote, la densité, la longueur, la durée de croissance des pousses (Grechi et *al.*, 2008) et la complexité architecturale des parties aériennes, notamment le nombre d'ordres de ramification et la distance entre les embranchements (Simon et *al.*, 2012) affectent la

susceptibilité des plantes aux pucerons. Ces variables sont toutes manipulables par l'irrigation et la nutrition azotée.

2.1 Effet de la limitation en eau sur la résistance des arbres aux pucerons

Huberty et Denno (2004) ont montré que lorsqu'une plante est limitée en eau, les performances des pucerons sont impactées négativement. La faible teneur en eau augmente de la viscosité du phloème (augmentation de la concentration des différents solutés) et rend plus difficile le prélèvement de sève par le puceron (Huberty et Denno 2004). Cependant cette affirmation doit être nuancée. Ainsi l'application d'un stress hydrique modéré de longue durée, limite la croissance et le fonctionnement foliaire ce qui augmente les teneurs en azote soluble des tissus sans réduire la teneur en eau de la plante, et in fine favorise l'infestation des ravageurs (Koricheva et *al.*, 1998). Enfin la réponse dépend également du génotype, comme l'a montrée Rousselin et *al.* (2018) sur le pommier. Ces différences seraient liées au fait que les génotypes étudiés diffèrent par leur façon de résister au stress hydrique. Selon Björkman (2000), un génotype susceptible en conditions normales peut devenir résistant au puceron s'il est soumis à un déficit en eau, et vice-versa. Ceci s'expliqueraient par le fait que la synthèse des composés de défense (polyphénols entre autre) serait sous la double dépendance du stress hydrique et du génotype.

2.2 Effet de la limitation en azote sur la résistance des arbres aux pucerons

En cas d'infestation la plante se défend en investissant du carbone et/ou de l'azote dans la défense. La fertilisation azotée conduit à augmenter les teneurs en composés de défense azotés (Singh et Kaith 1995) et à diminuer la teneur en composés de défense carbonés (Hoffland et *al.*, 2000). Selon Sauge et *al.*, 2010, la sensibilité à l'infestation augmente avec la fertilisation, atteint un maximum puis décroît à forte concentration. La croissance (nombre et vitesse des pousses) ainsi que la teneur en azote de la plante sont favorisées par l'augmentation de la disponibilité de l'azote (Grechi et *al.* 2010 ; Cheng et *al.* 2002). Les fortes concentrations d'azote peuvent avoir un effet inhibiteur sur les pucerons en stimulant la biosynthèse de composés de défense (Barto et *al.*, 2008) et/ou en modifiant les teneurs en acides aminés essentiels au développement des pucerons (Hale et *al.*, 2003).

3 Effet de l'infestation des pucerons sur la plante

Les espèces de pucerons qui nous intéressent dans cette étude établissent leurs colonies sur les jeunes pousses: jeunes feuilles en croissance, apex ou tiges non encore lignifiées. Les conséquences de ces infestations pour la plante sont de 3 types. Ils ont été bien étudiés pour le puceron vert du pêcher *Myzus persicae* Sulze qui est présent sur son hôte primaire (le pêcher) au printemps. Si les conditions, notamment de température, deviennent défavorables la reproduction de ce puceron devient sexué, ce qui lui permet de migrer vers son hôte secondaire : pomme de terre, betterave, laitue... (Barrès et Mottet, 2017). Les pucerons se nourrissent du phloème et plus rarement du xylème (Saheed et al., 2007). Lorsque le stylet pénètre dans les tissus végétaux le puceron secrète deux types de salive. Le premier type est dense et protéinique et, se gélifie autour des stylets, empêchant ainsi les réactions des plantes sur le site de l'alimentation (Felton et Eichenseer 1999). Lorsque les stylets ont atteint l'écoulement du phloème, les pucerons commencent à produire le deuxième type de salive aqueuse, qui est injectée directement dans le système vasculaire de la plante et contient des enzymes digestives. Elles sont toxiques et provoquent une chlorose autour du site d'alimentation (Miles, 1989). La salive du puceron peut influencer la production des hormones de la plante et provoque la formation des galles (Guerrieri et Digilio, 2008). Les pucerons utilisent ces galles comme abris pour se protéger de leurs prédateurs. *Aphis spiraecola* provoque une croissance anormale des feuilles d'agrumes et *Myzus varians* Davidson engendre l'enroulement des feuilles de pêcher (Guerrieri et Digilio, 2008).

Le puceron prélève la sève de manière passive, et la composition du phloème est très différente de ses besoins. Il excrète les éléments en excédent, principalement des sucres (mono-oligosaccharides et di-oligosaccharides) et quelques acides aminés sous forme de miellat. Les principaux acides aminés présents dans le miellat sont : l'asparagine et la glutamine (Leroy et al., 2011). En effet ces deux acides aminés sont majoritaires chez les rosacées fruitières. Ce sont des formes de transport et de réserve. La composition chimique de ce mélange excrété par le puceron varie selon plusieurs paramètres ; le statut trophique de la plante hôte, le stade de développement du puceron, les interactions des pucerons avec les autres insectes (parasitisme, mutualisme), la sévérité et la durée de l'infestation, la

présence des symbiontes intracellulaires (Leroy et *al.*, 2011). Les pucerons sont incapables de synthétiser tous les acides aminés qui leurs sont nécessaires (Douglas 1993). En effet, la concentration d'acides aminés essentiels pour le puceron est faible dans le phloème de la plante (Leroy et *al.*, 2011). Les symbiontes présente à l'intérieur du puceron transforment les acides aminés non essentiels présents dans le phloème de la plante en acides aminés essentiels pour le puceron (Prosser et Douglas 1991). Cette interaction entre le puceron et les symbiontes est donc essentiel pour assurer le bon développement du puceron.

Le miellat présente une contrainte pour les plantes. Les champignons saprophytes s'accumulent sur ce mélange excrété par le puceron en formant une couche. Cette couche présente une barrière pour les stomates et provoque la chute des feuilles et par conséquent une baisse des capacités de photosynthèse à l'échelle de l'arbre. Une exposition prolongée au soleil en présence de ces cristaux provoque des brûlures des tissus végétaux et dans certains cas cela présente des dangers pires que le prélèvement de la sève de la plante par le puceron.

4 Conclusion

Dans un projet précédent (APMed financé par l'Europe), il a été montré sur de jeunes pêchers cultivés en pots, qu'une restriction modérée en eau et/ou en azote permettait de limiter les infestations de pucerons verts (*Myzus persicae*), au travers de leurs effets sur les variables plantes qui déterminent sa susceptibilité aux pucerons. Il s'agit maintenant de valider ces résultats en vergers de producteurs, en évaluant l'effet de ces restrictions non seulement sur les dynamiques d'infestations de pucerons mais également sur la qualité de la production fruitière et la durabilité du verger. Ce travail est dans le cadre du projet RegPuc monté en collaboration avec une organisation de producteurs: le GR-CETA de basse Durance et il est soutenu par le plan Ecophyto.

Matériels et Méthodes

1 Site expérimental

L'essai a été conduit dans un verger de pêcher commercial biologique à Barbentane près d'Avignon, soumis depuis sa création à de fortes infestations de pucerons. Il a été implanté avec une densité est de 555 arbres/ha avec deux variétés Ivoire (variété précoce) et Conquise (variété semi-précoce). En cas d'infestation, les pucerons sont donc présents sur les arbres pendant la phase de grossissement rapide des fruits et donc en compétition directe avec eux pour l'attribution des assimilats carbonés. L'itinéraire technique est celui du producteur (hormis les traitements de nutrition sur quelques arbres) et les infestations de pucerons sont naturelles (pas d'infestation artificielle de pucerons).

2 Dispositif expérimental

Début 2018, un dispositif en blocs comprenant 3 arbres par blocs et trois blocs (soit 9 arbres) par traitement a été implanté sur les 6 premières rangées du verger. La localisation de ces blocs (Schéma 1) n'est pas régulière mais a été choisie de façon à avoir des arbres homogènes quant à leur taille et leur forme. Chacune des deux variétés (Ivoire, Conquise) est soumise à 3 traitements: La modalité témoin T0 (HN) est bien pourvue en eau et en azote. Elle a reçu en 2018 une fumure avec un engrais de formulation N/P/K : 5-6-8 correspondant a un apport par arbre de 94g N, 112g P et de 150 g K, et une irrigation non restrictive de 22L d'eau par arbre. La modalité T1 (hN) consistait à appliquer un stress hydrique modéré en limitant de 30% les apports d'eau par rapport au traitement témoin. La modalité T2 (hn) est limité en eau et en fertilisants et les apports en eau et en engrais ont été limités de 30% par rapport au témoin. Ce traitement a été poursuivi en 2019 sur les mêmes arbres.

Tableau 1 : Dispositif expérimental au verger de pêcher. La lettre A suivie d'un chiffre correspond à la position de l'arbre sur le rang. Chaque couleur correspond au traitement effectué (Gris : Témoin ; Vert : Stress hydrique ; Orange : Stress hydrique et azoté)

| IVOIRE | | | CONQUISE | | |
|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| Rang n°1 | Rang n°2 | Rang n°3 | Rang n°4 | Rang n°5 | Rang n°6 |
| A5 | A7 | A9 | A2 | A4 | A4 |
| A6 | A8 | A10 | A3 | A5 | A5 |
| A7 | A9 | A11 | A4 | A6 | A6 |
| A9 | A14 | A13 | A12 | A12 | A10 |
| A10 | A15 | A14 | A13 | A13 | A11 |
| A11 | A16 | A15 | A14 | A14 | A12 |
| A16 | A19 | A18 | A18 | A19 | A18 |
| A17 | A20 | A19 | A19 | A20 | A19 |
| A18 | A21 | A20 | A20 | A21 | A20 |

| |
|---|
| T0 --> Apport +30% N et apport +30% eau |
| T1 --> Restriction eau et apport +30% N |
| T2 --> Restriction eau et apport N selon modalité du producteur |

Le fonctionnement global du verger, en interaction avec son environnement, ainsi que les dynamiques d'infestation des pucerons ont été suivis à différentes échelles (détaillées ci-contre), verger, traitement, bloc, arbre et rameau. Les mêmes rameaux sont suivis pendant toute la saison : ils ont été identifiés les 7 et 16 mai, à l'apparition des premiers pucerons. Pour chaque arbre et sauf exception, 5 à 7 rameaux de 1 an portant des fruits ont été sélectionnés, soit 5 rameaux non infestés et si possible 2 rameaux infestés. Les rameaux témoins sont conservés même s'ils s'infestent en cours de saison. Les mesures effectuées sont globalement les mêmes qu'en 2018. Elles concernent :


2.1 L'environnement du verger

Une station météo de proximité (8 km) permet de suivre les températures et la pluviométrie, et des sondes capacitatives ont été implantées à 15 et 40 cm du sol dans les premiers blocs des trois premières rangées de la variété Ivoire (dans un bloc par traitement pour cette variété). Ces sondes sont une aide à la décision pour le déclenchement des irrigations. Enfin une analyse de sol a été réalisée en début d'expérimentation (Sol de faible profondeur).

2.2 Performances agronomiques du verger

Ces mesures doivent permettre d'évaluer les effets des traitements sur la production, indépendamment de leurs effets sur les dynamiques d'infestation. Il importe en effet que les stratégies alternatives de lutte ne pénalisent pas les performances agronomiques du verger. A chacune des 3 récoltes du producteur effectuées respectivement le 26 et 29 juin et le 5 et 10 juillet en 2018 et les 2, 6 et 9 juillet en 2019 les fruits récoltés par bloc (cumul de 3 arbres) sont classés par calibre codés AA, A, B et C (Tableau2), comptés puis pesés. Pour 5 fruits du calibre dominant la pénétration a été mesurée à l'aide d'un pénétromètre afin de mesurer la dureté et la consistance des fruits et la réfractométrie a été mesurée à l'aide d'un réfractomètre pour déterminer la matière sèche soluble dans le fruit.).

Tableau 2 : Diamètres des codes calibre pour la pêche (Creno Expert)

| Fruit | Calibre | Diamètre |
|---|---------|------------|
|  | C | 56 à 61 mm |
| | B | 61 à 67 mm |
| | A | 67 à 73 mm |
| | AA | 73 à 80 mm |
| | AAA | 80 à 90 mm |

2.3 Suivi du statut hydrique des arbres

Les effets des traitements sur le l'état hydrique a été évalué à l'échelle de l'arbre par deux méthodes complémentaires.

2.3.1 Dendrométrie

Un dendromètre a été placé sur une des charpentières de l'arbre médian des premiers blocs de la variété ivoire (ceux où ont été implantées les sondes capacitives) et relié à une centrale d'acquisition. Il permet de mesurer en continu les variations micrométriques du diamètre de ces charpentières à pas de temps courts (15mn). Ceci nous permet de suivre et la croissance (pente du graphique) et les fluctuations journalières de l'état hydrique (variations autour de cette pente) des

charpentières. En effet, l'arbre stocke de l'eau dans les vaisseaux périphérique pendant les périodes de faible transpiration (la nuit) pour les remobiliser le jour quand l'absorption racinaire est inférieure à la transpiration. Plus l'amplitude de ces variations est grande plus la remobilisation en journée des réserves internes de l'eau est importante.

2.3.2 Potentiel hydrique

Le potentiel hydrique minimal de tige renseigne sur la capacité de la plante à conduire l'eau du sol à l'atmosphère, elle fournit une information fiable et instantanée sur l'état hydrique du végétal en condition de transpiration, et semble rendre compte de manière très satisfaisante de la disponibilité en eau du sol. Il est mesuré en journée. Pour cela, on a ensaché une feuille pour chaque arbre de la variété Ivoire sur des rameaux deux heures avant la mesure dans des sachets opaques et imperméables (Fig1A) pour bloquer la transpiration. La feuille est introduite dans le sachet en prenant garde de ne pas casser le limbe et de ne pas découper le pétiole. La feuille se met donc en équilibre hydrique avec sa tige, ce qui permet de mesurer le potentiel hydrique de la tige. Le potentiel hydrique est ensuite mesuré à l'aide d'une chambre à pression (Fig1B). Au moment de la mesure, on a mis la feuille dans la chambre et on a exercé une pression. Le potentiel hydrique est noté lors de l'apparition d'une goutte d'humidité sur la section du pétiole. Cette valeur correspond à la pression de la chambre affichée par le manomètre, et a la pression nécessaire pour extraire la sève. Quatre mesure ont été faites le 13,18, 25 juin et le 20 juillet.



Figure 1 : Mesure du potentiel hydrique

2.4 Fonctionnement foliaire : échanges gazeux

On a utilisé la pince LICOR (LI 3100, Li-Cor, Lincoln, NE, USA) pour la mesure de la photosynthèse (Fig 2). La concentration en CO₂ -et l'intensité de la lumière sont fixés respectivement à 400 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$ et 1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectivement. Les mesures de photosynthèse ont été réalisées deux fois. Les mesures se sont déroulées le 28 mai et le 13 juin sur des feuilles orientés au soleil des rameaux sains et infestés (une feuille par rameau) sur certains arbres marqués (tous les arbres marqués d'Ivoire et le dernier bloc de Conquise). La transpiration, la température du couvert ainsi que la conductance stomatique sont également mesurées.



Figure 2 : Mesure de la photosynthèse au verger

2.5 Suivi de la croissance et du développement

2.5.1 Développement des rameaux

La croissance a été mesurée le 04 juin et le 11 juillet. Au préalable chacun des arbres a été décrit par sa structure (Fig 3). Le structure aérienne peut être assimilé à un réseau d'axes ligneux, chacun pouvant être décrit par leur ordre et leur position sur leur axe parent L'axe principal du greffon (ou tronc) est noté A dans la figure 3. Il donne naissance à son tour à des structures filles notées B, qui elles-mêmes vont porter des structures notées C, etc. Chaque axe est composé d'une succession d'unités de croissance comprenant d'un entre-nœud d'un nœud, d'un bourgeon axillaire et une feuille. Ces UC sont numéroté de la base à l'apex ce qui permet de positionner chaque bourgeon et de le suivre individuellement. (Ainsi dans le schéma chaque axe est noté par son ordre (lettre) et le rang de son UC parent

(chiffre). Un bourgeon axillaire peut donner naissance soit à une structure proleptique (qui se développe au débourrement à partir de bourgeons formés l'année précédente: 2018), ou à une structure sylleptique si le bourgeon se développe la même année que son axe père. Il peut donner naissance à une fleur puis un fruit, ou à une pousse végétative. Dans ce cas il se forme d'abord une rosette (si seules les feuilles préformées dans le bourgeon se développent) ou un axe (si le méristème apical de ce bourgeon axillaire devient actif et forme de nouvelles unités de croissance). Pour la première mesure de croissance on a mesuré le diamètre à la base, la longueur, le nombre et la position des rosettes et des axes de chaque rameau sélectionné. Pour chaque axe en croissance on a compté le nombre de feuilles et on a mis des bagues toutes les 5 feuilles (pour faciliter le comptage ultérieur). Pour la deuxième mesure de croissance on a recompté le nombre de feuille pour les axes en croissance.

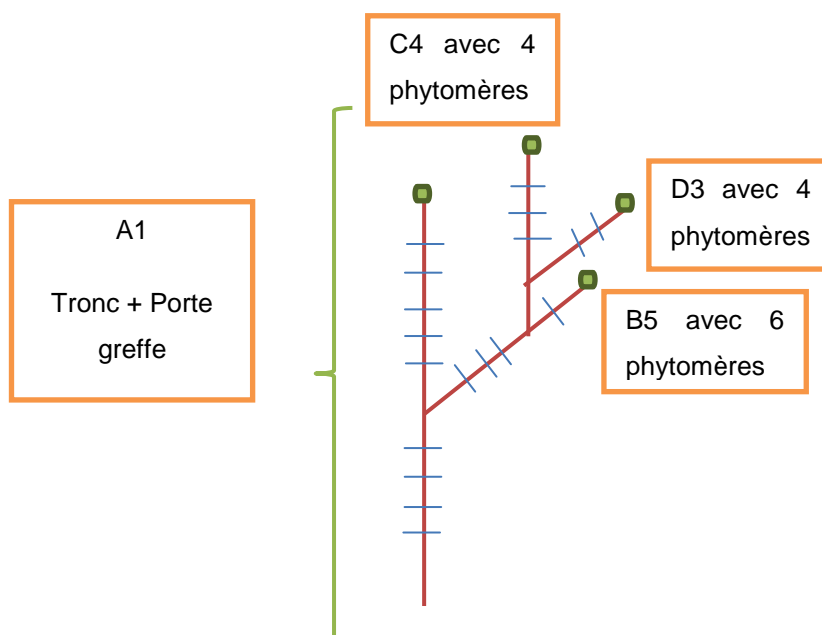


Figure 3 : Schéma de la structure d'un rameau avec ses phytomères.

2.6 Composition des organes

La composition des organes (feuilles, apex et fruits) est évaluée après des prélèvements destructifs, dont les protocoles varient en fonction des organes et des composés à doser.

Trois feuilles d'un même rameau (non infesté) par arbre ont été prélevées le 28 mai et le 27 juin pour le dosage de l'azote total. Ces échantillons sont prélevés par bloc et ensuite étuvés à 70°C puis broyées. Les dosages se font par minéralisation.

Si possible quatre apex (2 issus de rameaux infesté et deux issus de rameaux sains) ont été prélevés le 13 juin (pic d'infestation) pour le dosage des sucres solubles (dosage enzymatique), des acides aminés et des polyphénols (HPLC). Les échantillons sont mis dans l'azote liquide directement au verger pour conserver les propriétés des tissus végétaux. Ils sont ensuite stockés à -80°C puis lyophilisés avant broyage et dosage.

Le 27 juin après la première récolte, on a prélevé 2 fruits sur un rameau très infesté et un rameau peu ou pas infesté de chaque arbre pour le dosage des sucres soluble, d'amidon (dosage enzymatique) et des acides organiques (HPLC). Les fruits sont ramenés au laboratoire pour la mesure de la masse des fruits, ensuite découpés en morceaux pour le dosage. Finalement une mesure de la masse fraîche des noyaux et de morceaux de fruits a été effectuée. Après une semaine les mesures de la matière sèche ont été faites.

2.7 Suivi des dynamiques d'infestation des pucerons

Contrairement à 2018, les pucerons verts sont peu nombreux voir absents sur la majorité des arbres. Cependant, la présence du cigarier (*Myzus Varians*) dès le début de l'infestation (07 mai) est importante cette année. Les pucerons bruns du pêcher (*Brachycaudus schwartzi*) sont apparus le 16 mai et les pucerons farineux (*Hyalopterus pruni*) le 22 mai. Ces 3 pucerons ne provoquent pas les mêmes dégâts. En effet le puceron farineux vit à la face inférieure des feuilles qui ne se déforment pratiquement pas, même sous l'effet de colonies denses et populeuses (Fig 4A). Cependant sa présence provoque le jaunissement et la chute prématurée des feuilles ce qui compromet la floraison l'année suivante. Le puceron cigarier provoque le repliement des bords du limbe parallèlement à la nervure principale, en forme de cigare (Fig 4B) et le brun entraîne le rassemblement des feuilles en paquets. La fin d'infestation a été enregistrée le 18 juin pour les pucerons cigarier et brun et le 27 juin pour le puceron farineux. On a commencé les notations des sévérités le 07 mai sur les rameaux et les arbres et cela est fait toutes les semaines jusqu'au 27 juin. On a attribué un niveau d'infestation du rameau de S0 à S3 (de S0 à S4 en 2018) et un niveau d'infestation de l'arbre de AS0 à AS3 (de AS0 à AS4 en 2018). Le pic d'infestation a été observé le 13 juin. A partir du 28 mai, on a remarqué la présence de beaucoup de coccinelles et des larves de syrphes.



Figure 4 : Photographies du puceron farineux sur le pêcher (A) Dégâts du puceron Cigarier (B)

3 Analyse des résultats

Les données analysées ont porté sur la partie photosynthèse, croissance de l'arbre (nombre de feuilles, de rosettes et d'axes), analyse biochimique et cinétique de croissance des fruits. Les analyses statistiques (ANOVA, test unilatéral et test bilatéral) ont été faites à l'aide du logiciel R. Pour les données de photosynthèse, on a réalisé une ANOVA ($X = \text{Date} + \text{Var} + \text{Mod} + \text{Sar} + \text{Sram} + \text{Sram} * \text{Sar} + \text{Sram} * \text{Mod}$), ensuite on a réalisé un test unilatéral. Pour les données biochimiques (apex et fruits), une ANOVA a été réalisée selon les deux modèles suivants ($X = \text{Mod} + \text{Var} + \text{Sram} + \text{Sar}$) pour les apex et ($X = \text{Mod} + \text{Var} + \text{Sram} + \text{Sar} + \text{Sram} * \text{Sar} + \text{Var} * \text{Mod}$). Les données de la croissance et de la cinétique des fruits ne sont pas homogènes et ne suivent pas la loi normale. Pour cela on a réalisé un test bilatéral (test non paramétrique) pour la comparaison des moyennes.

Résultats

Au début de mon stage, j'ai exploité les données recueillies sur le verger en 2018. Lors de la campagne 2019, on a collecté une masse de données importante. Cette masse de données disponibles rend difficile la présentation des résultats. J'ai choisi de présenter d'abord quelques résultats présentant les effets des traitements sur le développement et les dynamiques d'infestation sensu stricto, puis de comparer les arbres (ou les rameaux) infestés et non infestés au sein de chaque traitement. Dans cette comparaison nous utiliserons la sévérité d'infestation définie soit à l'échelle des rameaux ou à celle des arbres (voir math et méthode). En ce qui concerne les mesures de croissance, j'ai choisi de présenter uniquement les résultats de 2019 que j'ai contribué à acquérir. Les résultats relatifs à la composition des apex ne sont pas analysés car elles ne sont pas encore disponibles.

1 Effet du traitement sur la croissance et sur l'infestation des pucerons

1.1 Croissance de la plante

Deux aspects de croissance sont illustrés : La croissance en diamètre des charpentières et les nombres d'axes, de rosettes et de feuilles sur les axes.

1.1.1 Dendrométrie : croissance en diamètre des charpentières

La figure 5 montre les courbes dendrométrique des 3 charpentières (une par traitement) de la variété Ivoire entre le 16 avril et le 8 septembre 2018. Elle donne également les précipitations en mm pendant la période de suivi. Pour les 3 modalités, le diamètre des charpentières augmente au cours du temps. La variation de diamètre la plus importante est enregistrée pour la modalité HN (T0) avec des oscillations journalières variables dues à la transpiration. La modalité hn (T2) présente la croissance en diamètre (pente de la droite) ainsi que des amplitudes journalières les plus faibles. La courbe hN (T1) présente des oscillations journalières plus importantes que les deux autres traitements et une croissance intermédiaire. On remarque qu'après chaque épisode pluvieux les amplitudes diminuent quel que soit le traitement. En effet, l'arbre remplit ses réservoirs internes après chaque pluie ou irrigation. Pendant un certain temps le sol reste humide et donc la plante n'a plus

besoin de mobiliser l'eau. Les amplitudes augmentent ensuite au fur et à mesure que les racines ne peuvent plus satisfaire la demande en eau.

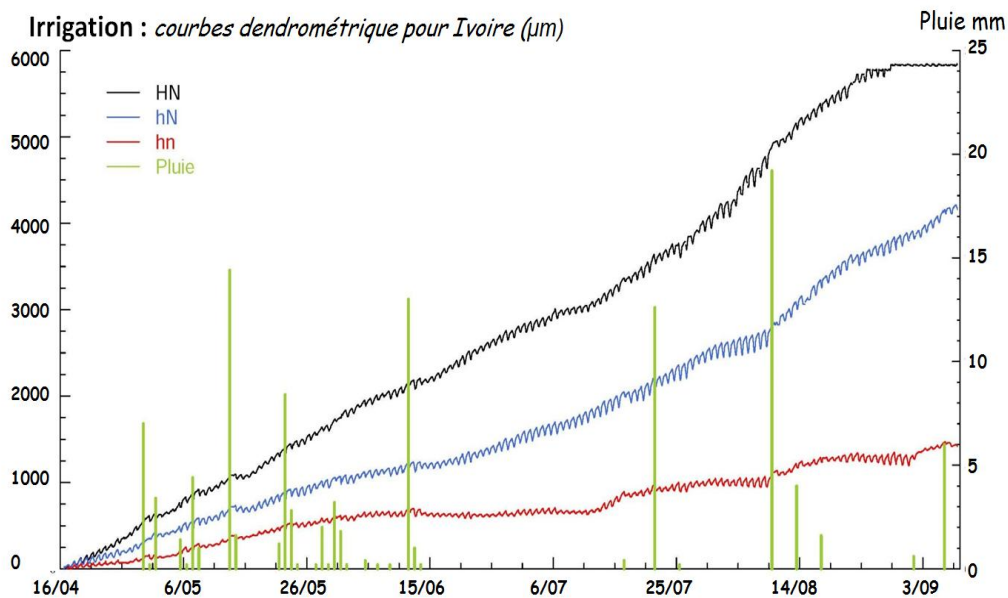


Figure 5 : Evolution du diamètre de charpentières au cours du temps pour les 3 traitements et courbe pluviométrique.

1.1.2 Croissance des pousses

➤ Nombre de feuilles

La figure 6 montre la croissance, évaluée en nombres totales des feuilles des axes de l'année qui se sont développés sur les rameaux à la dernière date de mesure (24 juillet 2018 résumant ainsi le développement pendant la période de présence de pucerons) par traitement pour les deux variétés. Ce nombre est le plus important pour la modalité HN (T0) et le plus faible pour la modalité hn (T2). Malgré des différences importantes l'effet des traitements n'est pas significatif pour Ivoire. Ceci peut s'expliquer par la variabilité importante de développement des axes des rameaux soumis au même traitement. Toutefois pour Conquise, les différences entre HN et les deux autres traitements hN et hn sont significatives avec des moyennes respectives de : 104 ; 91 ; 88 feuilles pour les traitements (HN, hN et hn). Les résultats sont identiques pour l'année 2019 sauf entre hn et hN pour Ivoire avec un nombre de feuilles plus important pour hn (Fig7). Ceci pourrait s'expliquer par la différence entre le nombre de fruits des deux traitements (8 et 6 fruits pour hN et hn respectivement). La croissance des fruits se fait aux dépens de celle des feuilles. Les différences ne sont pas significatives entre les traitements pour les deux variétés.

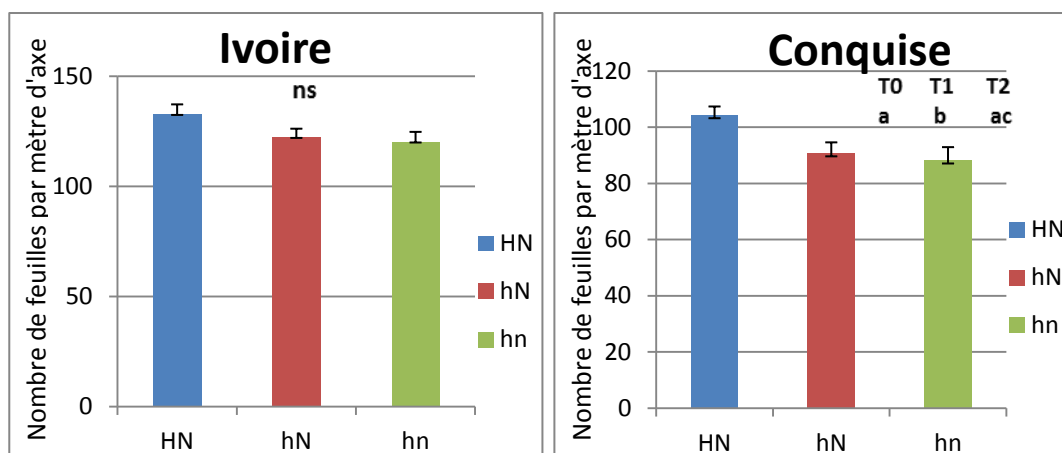


Figure 6 : Moyenne et erreur-type (barres) du nombre de feuilles par mètre d'axe par traitement. Les différentes lettres (a, b et c) indiquent des différences entre les traitements.

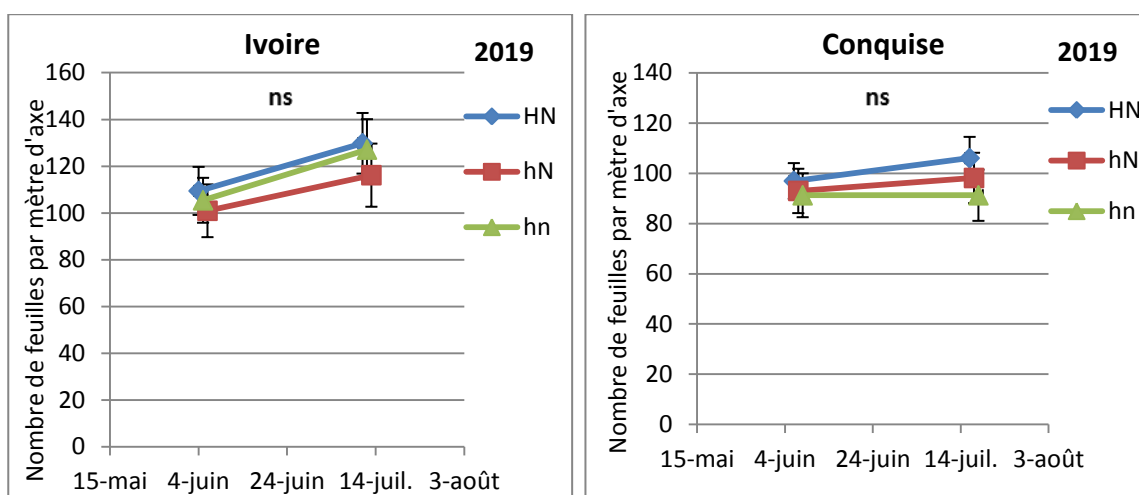


Figure 7 : Evolution du nombre de feuille par mètre d'axe au cours du temps en fonction des traitements pour les 2 variétés. Les barres indiquent les erreur-types (ns : non significatif)

➤ Nombre d'axes et de rosettes

En 2019, Le traitement n'a pas d'effet sur le nombre d'axes pour les deux variétés et sur le nombre de rosettes pour Ivoire. Il a un effet sur le nombre de rosettes pour Conquise. Une différence significative est enregistrée entre le traitement HN et hN avec des moyennes respectives 14 et 18 rosettes. A l'inverse, la sévérité d'infestation est liée au développement des rameaux. Ainsi le nombre de rosettes diminue et le nombre d'axes augmente significativement lorsque le niveau d'infestation augmente pour Ivoire. Ceci s'explique par la transformation des rosettes en axes. Pour Conquise, le nombre de rosettes augmente significativement avec le niveau d'infestation quant au nombre d'axe il reste inchangé. Cette différence

s'explique principalement par une sévérité d'infestation plus importante chez les arbres dont le débourrement est le plus important pour Conquise.

Tableau 3 : Moyennes et erreur-type (la valeur entre parenthèse) du nombre de Rosettes et d'axes en fonction des traitements des 2 variétés. Les différentes lettres (a, b) indiquent des différences entre les traitements.

| | Ivoire | | | Conquise | | |
|------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|----------------------------|
| | T0: HN | T1: hN | T2: hn | T0: HN | T1: hN | T2: hn |
| Nombre Rosettes | 17,75 (1,27) ^a | 20,8 (1,33) ^a | 20,73 (1,11) ^a | 14,5 (0,76) ^a | 18,51 (1,37) ^b | 15,79 (1,13) ^{ab} |
| Nombre Axes | 11,59 (1,16) ^a | 10,13 (1,03) ^a | 11,39 (0,93) ^a | 10,67 (0,74) ^a | 10,64 (0,88) ^a | 9,3 (0,8) ^a |

Tableau 4 : Moyennes et erreur-type (la valeur entre parenthèse) du nombre de Rosettes et d'axes en fonction des niveaux d'infestation des 2 variétés. Les différentes lettres (a, b et c) indiquent des différences entre les traitements.

| | Ivoire | | | Conquise | | |
|------------------------|--------------------------|----------------------------|---------------------------|---------------------------|----------------------------|---------------------------|
| | S0 | S1 | S2 | S0 | S1 | S2 |
| Nombre Rosettes | 22,3 (1,19) ^b | 20,26 (1,28) ^{ab} | 17,87 (1,16) ^a | 14,58 (0,88) ^a | 17,21 (1,15) ^{ab} | 18,28 (1,54) ^b |
| Nombre Axes | 5,36 (0,99) ^a | 10,56 (0,97) ^b | 14,51 (0,88) ^c | 10,26 (0,81) ^a | 9,88 (0,74) ^a | 10,58 (0,79) ^a |

1.2 Infestation des pucerons

La figure 7 présente le nombre d'arbre infestés par date pour chaque traitement en 2018 pour les deux variétés. Le nombre d'arbres infestés augmente au cours du temps pour les 3 traitements et pour les deux variétés. La variété conquise a été infesté plus tardivement (3 mai) que la variété Ivoire (28 avril). Le traitement hn (T2) présente une dynamique d'infestation retardée par rapport aux deux autres traitements sauf pour Ivoire le 28 avril. Les résultats de 2019 ne présentent pas un effet traitement clair et ne sont donc présenté qu'en annexe (Fig S1).

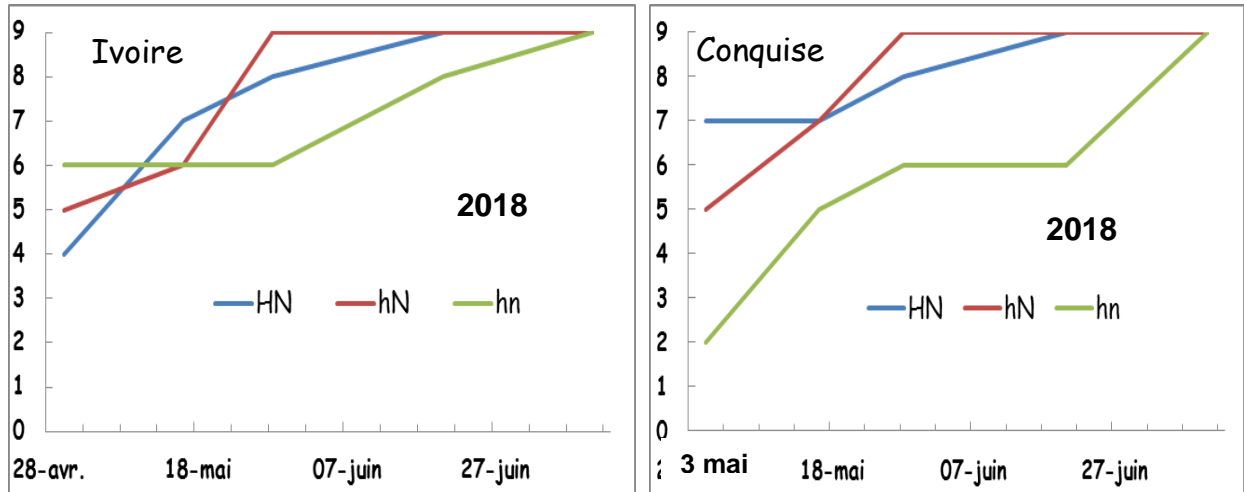


Figure 8 : Nombre d'arbres par dates de début d'infestation des 2 variétés pour les 3 traitements en 2018

2 Différences entre les rameaux (ou les arbres) infestés et non infestés

Quatre aspects sont illustrés : le nombre de feuille par mètre d'axe, la photosynthèse, la composition des apex et des fruits et le diamètre des fruits.

2.1 Infestation et croissance

Le niveau d'infestation d'autant plus élevé que le nombre de feuilles est plus important pour les deux variétés. Ainsi la variété Ivoire présente le nombre de feuille le plus élevé quel que soit le traitement (Fig 7) et le niveau d'infestation (Fig9). Ceci peut s'expliquer par la croissance précoce d'Ivoire.

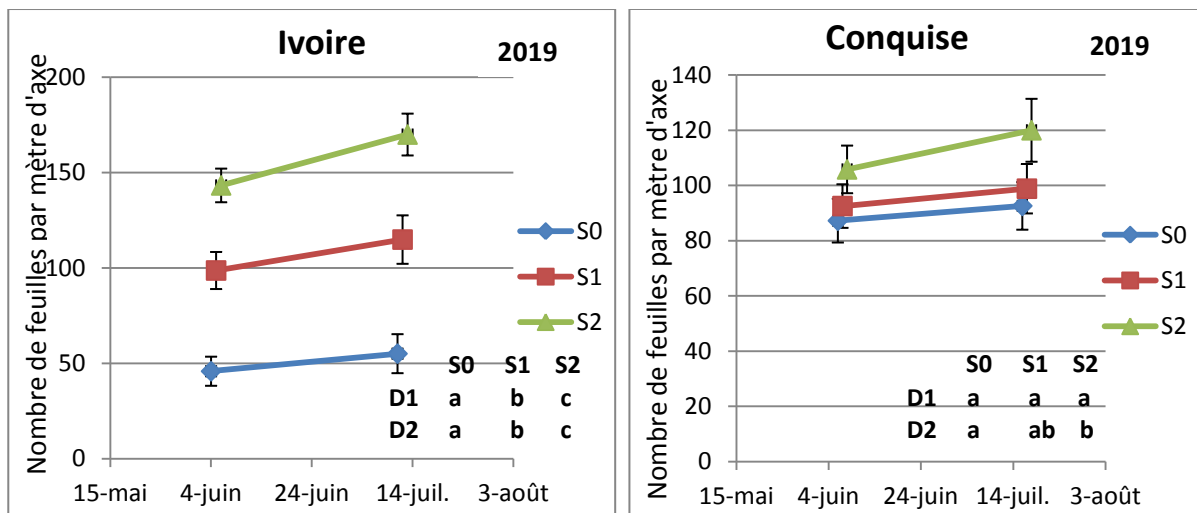


Figure 9 : Evolution du nombre de feuille par mètre d'axe au cours du temps en fonction de la sévérité des rameaux pour les 2 variétés. Les barres indiquent les erreur-types.

2.2 Fonctionnement foliaire : Photosynthèse et échanges gazeux

D'après l'analyse de variance, les traitements et la variété n'ont pas d'effet sur la photosynthèse en 2019. Les 2 figures 8 et 9 montrent cependant que l'activité photosynthétique des feuilles des rameaux sains est supérieure à celle des feuilles des rameaux infestés dans toutes les dates sauf pour Conquise le 20 juin. Les différences ne sont significatives que le 13 juin 2018 pour Ivoire et Conquise et le 11 juillet 2018 pour Conquise. La conductance stomatique et la transpiration ne sont affectés ni par la variété ni par le traitement mais uniquement par la date de mesure (Voir Annexe Fig S2).

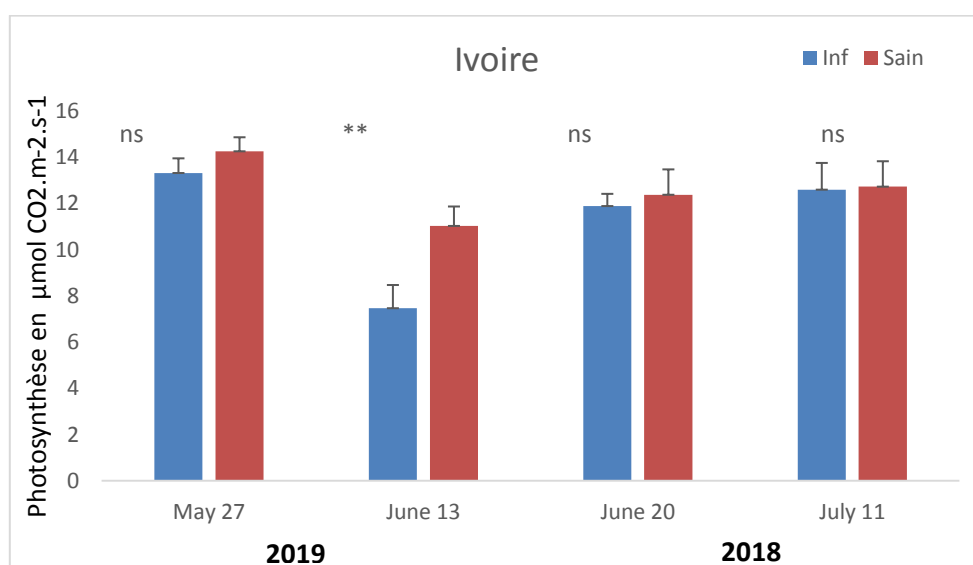


Figure 10 : Comparaison des moyennes avec les erreurs type de l'activité photosynthétique entre rameaux infestés et rameaux sains en 2018 et 2019 pour la variété Ivoire. (ns : non significatif au seuil de 5% ; *P< 0,05 ; **P< 0,01 et ***P <0,001)

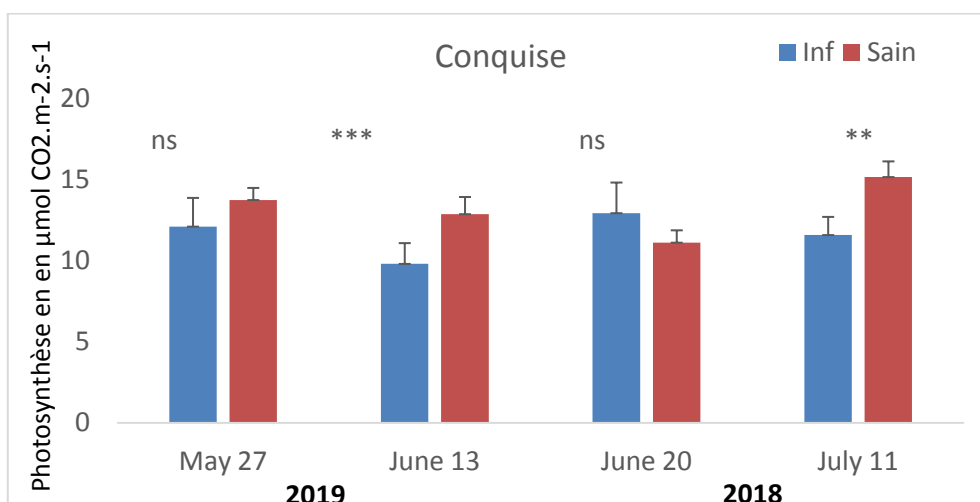


Figure 11 : Comparaison des moyennes avec les erreurs type de l'activité photosynthétique entre rameaux infestés et rameaux sains en 2018 et 2019 pour la variété Conquise. (ns : non significatif au seuil de 5% ; *P< 0,05 ; **P< 0,01 et ***P <0,001)

2.3 Composition des apex en glucides non structuraux et en azote

Les analyses ont été effectués sur les résultats (teneurs en % de matière sèche) de 2018 (les seuls disponibles) et séparément pour chacun des trois prélèvements effectués respectivement en début, au pic et après la fin de l'infestation (et des récoltes). Soit le 25 avril pour Ivoire et le 3 mai pour Conquise, le 1^{er} juin et le 25 juillet pour les deux variétés. Les résultats montrent un faible effet du traitement. Celui-ci est limité à la concentration en saccharose le 25 juillet. Un effet un peu plus important a été enregistré pour la variété. Pour l'amidon les effets sont significatifs le 25 avril pour Ivoire, et le 3 mai pour Conquise et le 25 juillet. Pour les sucres solubles les différences sont significatives que pour le fructose (à toutes les dates) et pour le saccharose (aux 1^{er} et 25 juillet). On remarque également une différence de composition entre arbres ou rameaux infestés et non infestés. Pour les arbres infestés, les teneurs sont des moyennes entre des rameaux infestés et non infestés et pour les arbres non infestés on n'a que des rameaux non infestés. Tous les composés testés sont touchés au cours de la saison. Sauf exception (glucose pour la variété et la sévérité d'infestation de l'arbre), les effets ne sont pas constants au cours du temps, et limité à une ou deux dates de prélèvement (Tableau 3). Ces résultats sont détaillés sur deux exemples : l'azote total et le sorbitol.

Tableau 5 : Analyse de variance de la variété, du traitement et de la sévérité de l'arbre et du rameau sur les sucres non structuraux et l'azote (ns : non significatif au seuil de 5% ; *P< 0,05 ; **P< 0,01 et ***P <0,001)

| Facteurs Variables | Variété | Traitement | Sévérité Arbre | Sévérité Ram |
|-----------------------|---------|------------|-------------------|-----------------|
| Azote D1 | ns | ns | ns | ns |
| Azote D2 | ns | ns | ns | *** |
| Azote D3 | ns | ns | * | ns |
| Amidon D1 | *** | ns | *** | ns |
| Amidon D2 | ns | ns | ns | * |
| Amidon D3 | * | ns | * | ns |
| Sorbitol D1 | ns | ns | ns | * |
| Sorbitol D2 | ns | ns | ns | * |
| Sorbitol D3 | *** | ns | * | ns |
| Glucose D1 | ns | ns | ns | ns |
| Glucose D2 | ns | ns | ns | ns |
| Glucose D3 | ns | ns | ns | * |
| Fructose D1 | *** | ns | *** | |
| Fructose D2 | *** | ns | * | * |
| Fructose D3 | *** | ns | *** | *** |
| Saccharose D1 | ** | ns | ns | ns |
| Saccharose D2 | ns | ns | ns | ns |
| Saccharose D3 | ** | * | * | ns |

La figure 10 montre que la teneur en azote des apex diminue au cours du temps pour toutes les sévérités d'infestation des rameaux. On remarque que lorsque la teneur en azote est élevée les arbres sont plus infestés.

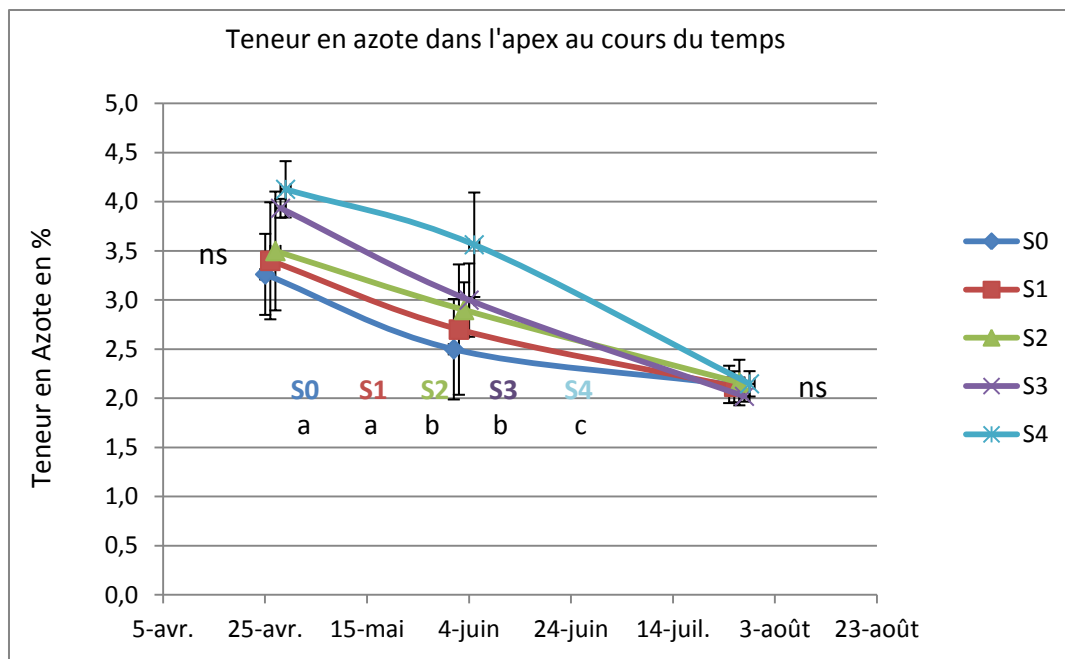


Figure 12 : Evolution de la moyenne et de l'erreur type de la teneur en azote au cours du temps en fonction des niveaux d'infestation des rameaux. Pour chaque date, les lettres différentes indiquent que les différences entre les sévérités sont significatives.

D'après les figures 11 et 12 les teneurs en sorbitol diminuent puis augmentent pour les deux variétés et pour tous les niveaux d'infestation. Pour la variété Ivoire, les teneurs en sorbitol les plus importantes sont enregistrées pour les rameaux les plus infestés. Les différences sont significatives le 25 avril et le 1 juin. Les résultats sont identiques pour Conquise sauf pour la deuxième date, à laquelle les teneurs en sorbitol sont plus importantes pour les rameaux peu infestés.

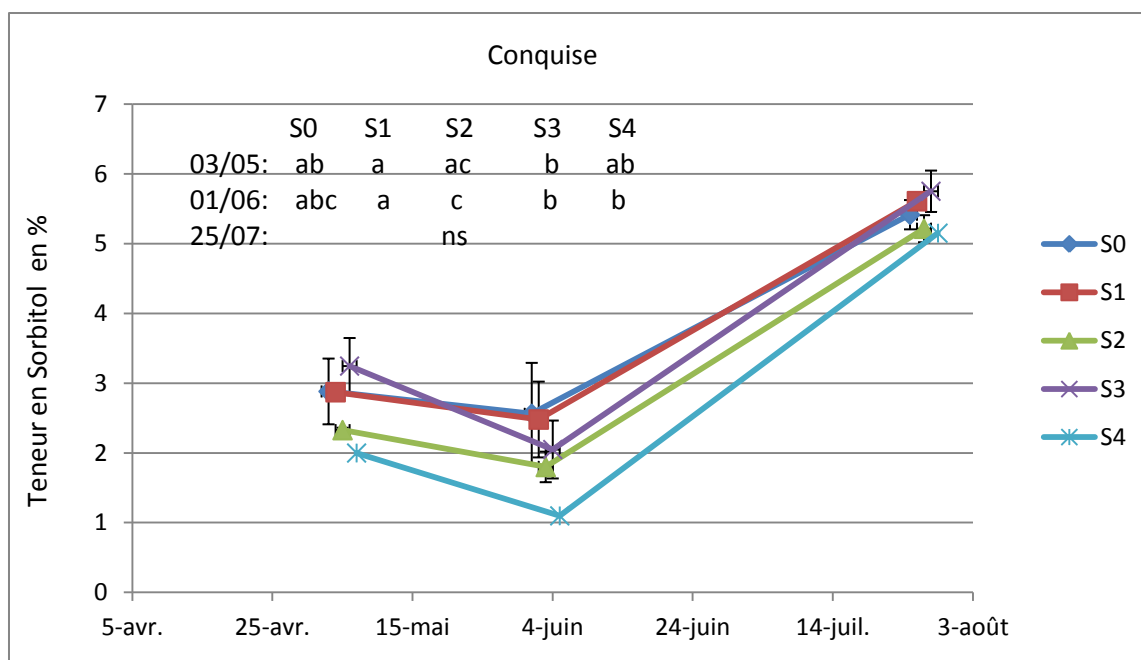


Figure 13 : Evolution de la moyenne et de l'erreur type de la teneur en Sorbitol de la variété Conquise au cours du temps en fonction de la sévérite d'infestation des rameaux. Les lettres différentes indiquent que les différences entre les sévérites sont significatives ; ns : non significatif

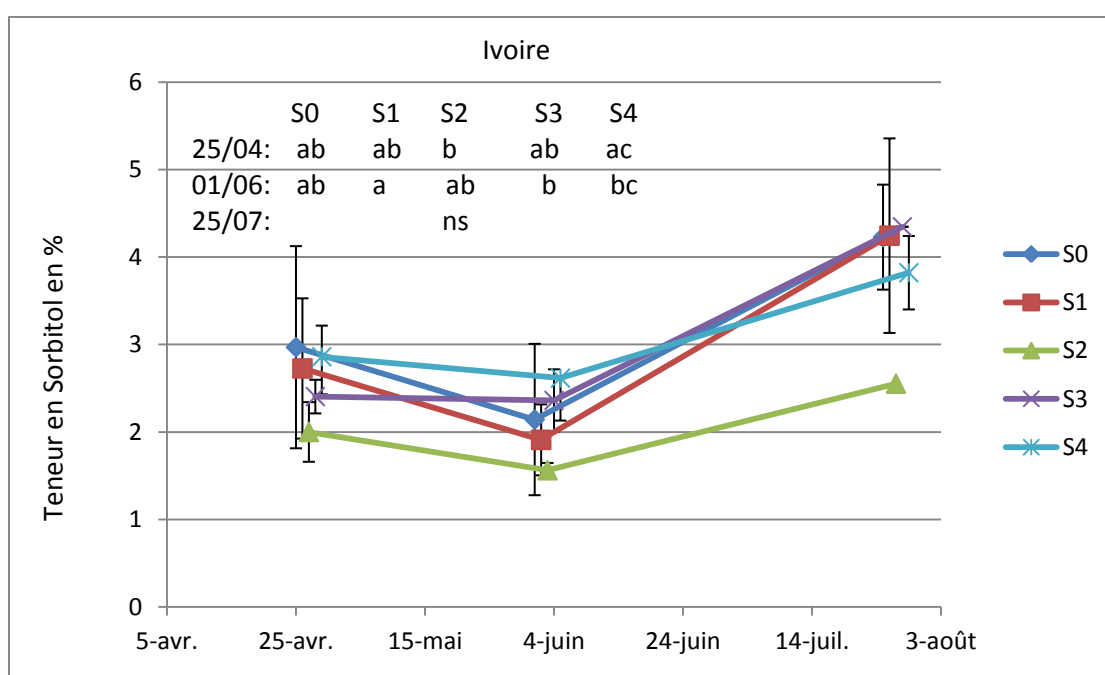


Figure 14 : Evolution de la moyenne et de l'erreur type de la teneur en Sorbitol de la variété Ivoire au cours du temps en fonction de la sévérite d'infestation des rameaux. Les lettres différentes indiquent que les différences entre les sévérites sont significatives ; ns : non significatif

2.4 Composition des fruits en glucides non structuraux et en acides organiques

Les analyses ont été effectuées sur les résultats de 2018. Un seul prélèvement a été effectué le 3 juillet. Les résultats montrent un effet important de la variété sur les

sucres solubles et l'acide malique. Le traitement a également un effet important sur les sucres solubles (sauf le saccharose) et les acides organiques. On remarque également que les concentrations en fructose et saccharose sont affectés par le statut de l'arbre et du rameau (sain ou infesté). Dans cette partie on s'intéresse uniquement à l'effet du statut de l'arbre et du rameau sur le fructose et le glucose. Les teneurs moyennes en fructose et en glucose (en% de la matière sèche) des fruits sur les rameaux sains (15,82 ; 13,68) sont supérieures à celles des fruits sur les rameaux infestés (9,73 ; 8,14). Ces différences sont significatives à 5% avec $p=0,0364$ pour le fructose et $p=0,326$ pour le glucose. Les teneurs moyennes en fructose et en glucose (en%) des fruits sur les arbres sains (11,62 ; 12,46) sont supérieures à celles des fruits sur les arbres infestés (7,8 ; 9,55) avec $p=0,0336$ pour le fructose et $p=0,045$ pour le glucose.

Tableau 6 : Analyse de variance de la variété, du traitement, de la sévérité du rameau et de l'arbre, de l'interaction entre la sévérité du rameau et de l'arbre et de l'interaction entre la variété et le traitement sur les sucres et les acides organiques (ns : non significatif au seuil de 5% ; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$ et *** $P < 0,001$)

| | Variété | Traitement | Statut arbre (Sain vs Inf) | Statut rameau (Sain vs Inf) | Arbre * Rameau | Variété * Traitement |
|--------------|---------|------------|-------------------------------|--------------------------------|-------------------|-------------------------|
| Fructose | *** | *** | * | * | ns | ns |
| Saccharose | * | ns | ns | ns | ns | ns |
| Glucose | *** | *** | * | * | ns | ns |
| Sorbitol | ** | *** | ns | ns | ns | * |
| Amidon | ns | ** | ns | ns | ns | ns |
| Ac. malique | * | ** | ns | ns | ns | ns |
| Ac. citrique | ns | *** | ns | ns | ns | ns |

2.4.1 Cinétique de croissance des fruits

D'après les figures 15 et 16 la circonférence des fruits augmente au cours du temps pour les deux variétés, pour toutes les modalités et pour tous les niveaux d'infestation sauf le 06 juin 2018 pour la modalité hn (T2) de la variété Ivoire. Ceci peut s'expliquer soit par une chute de diamètre soit une histoire de récolte (la première récolte a été faite très tôt et c'est les fruits les plus gros qui ont été récoltés). En 2018, les suivis de croissance des fruits, ne se sont pas fait sur les rameaux dont on a suivi l'infestation. Les rameaux choisis pour ce suivi ne devaient à l'origine n'être utilisé que pour évaluer la performance agronomique du verger (étude de l'effet traitement seul). Les résultats ont été réinterprétés à posteriori en ajoutant un facteur de variation supplémentaire : la sévérité d'infestation de l'arbre. Toutes les sévérités d'infestation ne sont pas présentes dans tous les traitements. Pour les 3 modalités, les arbres les moins infestés possèdent en fin de saison les fruits les plus gros. Cette tendance est générale mais les différences ne sont significatives que pour le diamètre final entre AS3 et AS4 du traitement HN ; AS1 et AS4, AS1 et AS2 du traitement T1 ; AS0 et AS3 pour le traitement T2 (Variété Ivoire). Pour Conquise, les différences ne sont pas significatives pour le traitement T0. Elles sont significatives entre AS1 et AS4, AS2 et AS4, AS1 et AS3 pour le traitement T1; AS1 et AS2 pour le traitement T2.

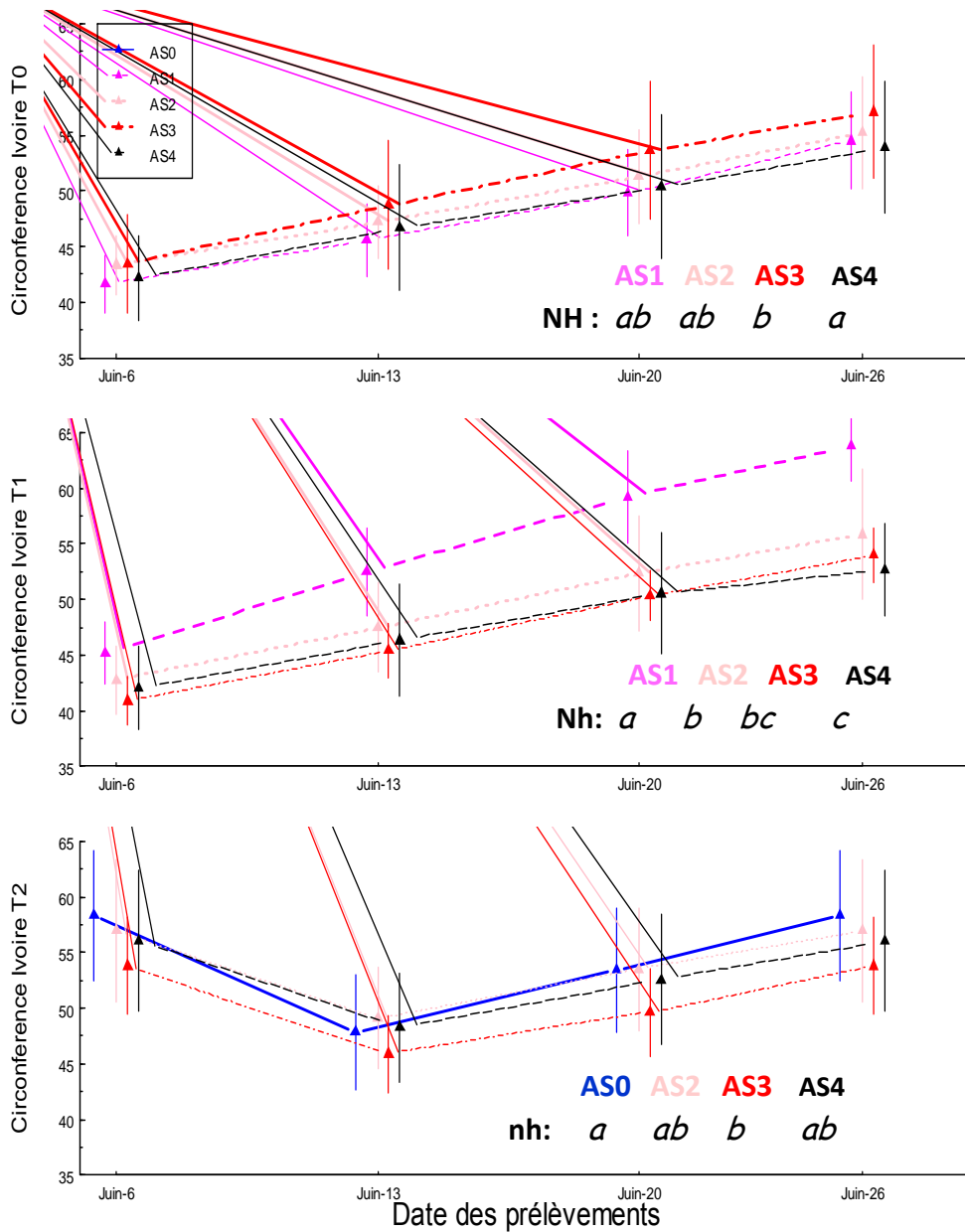


Figure 15 : Cinétique de croissance des fruits au cours du temps pour chaque traitement en fonction des sévérités de l'arbre (variété Ivoire). Les lettres différentes indiquent que les différences entre les sévérités sont significatives pour la date du 26 juin.

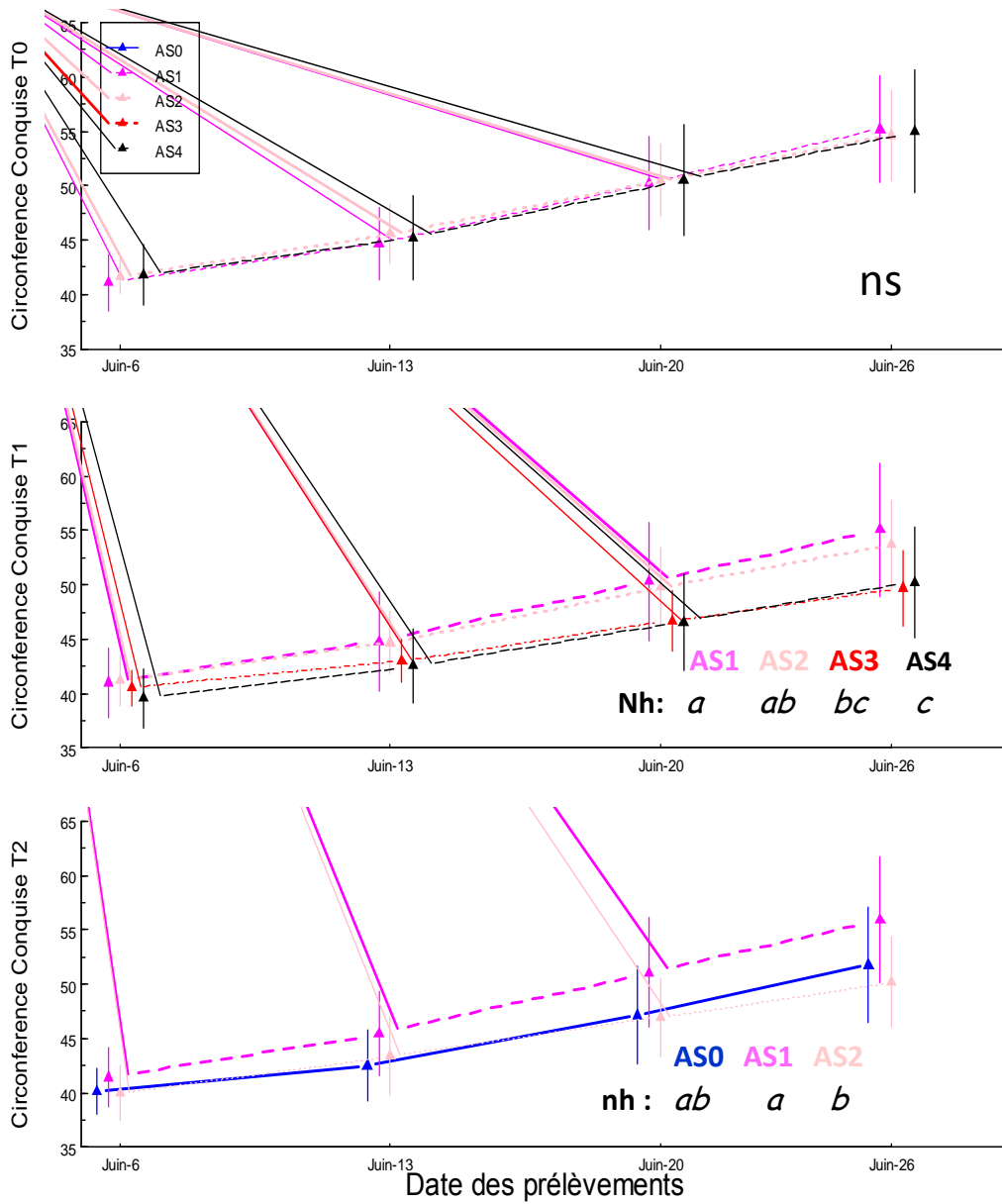


Figure 16 : Cinétique de croissance des fruits au cours du temps pour chaque traitement en fonction des sévérités de l'arbre (variété Conquise). Les lettres différentes indiquent que les différences entre les sévérités sont significatives pour la date du 26 juin.

Discussions

Dans cette étude, nous avons cherché à voir si un stress hydrique et azoté de la plante permettait de diminuer les infestations de pucerons. Pour cela nous avons appliqué un traitement à trois modalités afin de modifier le fonctionnement de la plante et donc sa sensibilité aux infestations de pucerons. L'analyse des effets des traitements sur le comportement des pucerons a été complétée par une analyse de l'effet des pucerons sur la plante. Les résultats présentés ici sont partiels compte tenu de l'importance du jeu de données acquis et montrent des résultats de 2018 et quelques résultats de 2019 (qui ne sont pas traités en détails par manque de temps).

Effet du traitement sur la croissance de la plante et l'infestation des pucerons

A: diamètre

Les mesures des variations des diamètres des charpentières ont été faites seulement sur un arbre de chaque premier bloc sur les 3 premières rangées. Ces résultats n'ont donc une valeur indicative. Nous avons observé que lorsque la plante est en stress à la fois hydrique et azoté, l'augmentation de diamètre de la charpentière est la plus faible. La variation de la circonférence des charpentières lorsque la plante est en stress hydrique seulement est moins importante que celle lorsque la plante est en conditions normales. Ces résultats sont en cohérence avec les traitements.

Les variations journalières, correspondent à la capacité de la plante à stocker de l'eau la nuit pour la remobiliser en journées lorsque la transpiration et les températures augmentent. Ces amplitudes sont les plus faibles pour le traitement hn en situation de stress hydrique et azoté. Le stockage et la remobilisation d'eau est faible ce qui pénalise la croissance. Elles sont intermédiaires pour HN qui du fait de l'alimentation pléthorique en eau ne mobilise pas beaucoup ses réserves en journée. Elles sont les plus élevées pour les arbres hN pour lesquels la croissance est moins pénalisée que pour hn et qui restent capable de reconstituer et mobiliser d'importants stocks d'azote peut être en raison d'une forte croissance racinaire permise par la disponibilité N. La plus forte concentration de composés azotés dans la sève permet

d'augmenter la concentration de soluté à l'intérieur des cellules et donc abaisser le potentiel osmotique (Léger-Beaulieu 2018).

B: Croissance et pucerons

D'après nos observations sur le terrain cette année, le niveau d'infestation des pucerons des arbres et des rameaux est moins important que l'année dernière. L'infestation de la variété Conquête par les pucerons est plus tardive que la variété Ivoire pour les 2 années. Ceci peut être expliqué par une précocité plus importante de la variété Ivoire. En 2018, les dynamiques d'infestation étaient les plus lentes pour le traitement hn (stress hydrique et azoté) sauf pour Ivoire le 28 avril. Les dynamiques sont plus rapides et peu différentes pour les traitements hN et HN. Ces résultats confirment les études de Rousselin et *al.*, (2016) et de Huberty et Denno (2004) qui ont montré que l'abondance des pucerons est affectée négativement à la fois par le stress hydrique et par un déficit en azote. Ces effets cumulés seraient liés à une plus faible croissance de ces arbres et une augmentation des potentiels hydriques de tige ainsi qu'à une augmentation des concentrations en solutés à l'intérieur des cellules, qui rend plus difficile le prélèvement de la sève par les pucerons. Les arbres hN ne semblent que peu limités par le stress hydrique et présentent une croissance et un développement suffisamment important pour ne pas pénaliser les pucerons. Les résultats de 2019 sont différents avec les arbres du traitement hn infestés plus sévèrement et plus précocement. Ceci peut s'expliquer soit par le fait qu'on n'a pas eu les mêmes pucerons que l'année dernière en supposant que les pucerons n'ont pas les mêmes affinités. Il se peut aussi que les arbres très infestés l'année dernière en subissent encore les effets en 2019. Ainsi, aient mis en place des mécanismes de défense persistant dans le temps (synthèse de composés chimiques comme les polyphénols par ex.) ou qu'ils soient plus réactifs à mobiliser leur défense en cas de nouvelle infestation que les arbres qui n'avaient été que peu infestés.

Le traitement a peu d'effet sur le nombre d'axes et de rosettes (2019). En revanche, pour la variété Ivoire lorsque le niveau d'infestation augmente le nombre d'axe augmente et le nombre de rosettes diminue et Inversement pour Conquête avec un nombre d'axes inchangé. En effet, les pucerons se développent mieux sur les rameaux en forte croissance.

Différences entre les rameaux (ou les arbres) infestés et non infestés en interaction avec le traitement

➤ Photosynthèse

Les résultats ont montré que l'activité photosynthétique des feuilles des rameaux infestés est inférieure à celle des feuilles sur des rameaux sains de ces mêmes arbres pour les deux années (2018 et 2019). En effet, lorsque le puceron prélève la sève des tissus végétaux, il excrète les éléments en excès (sucres et quelques acides aminés) sous forme de miellat. Des champignons pathogènes s'accumulent sur ce mélange et forme une couche qui présente une barrière pour les stomates, bloquant ainsi la photosynthèse (Leroy et *al.*, 2011). Nos résultats ne peuvent pas être liés à ça puisqu'on a choisi des feuilles peu ou pas infestés sur des rameaux infestés. D'autres auteurs ont également montré que les plantes infestées par les pucerons voient, leur capacité photosynthétique diminuer (Flynn et *al.*, 2006) ce qui confirme nos résultats. Fouche et *al.*, 1984 suggèrent que le puceron russe du blé peut sécréter des toxines qui dégradent les chloroplastes provoquant ainsi la diminution des teneurs en chlorophylle et la diminution de l'activité photosynthétique.

➤ Composition de l'apex

D'après les résultats obtenus sur les analyses biochimiques de l'apex de 2018, la teneur en azote et le niveau d'infestation des pucerons sont liés. On a observé que plus la teneur est importante plus l'infestation est importante. Ponder et *al.*, (2000) suggèrent que chez le blé une augmentation des teneurs en azote augmenterait la concentration des acides aminés présents dans le phloème et par conséquent les performances alimentaires des pucerons. De plus, la concentration de certains acides aminés (arginine, glutamine et aspartate) est proportionnelle à l'abondance des pucerons (Ryan et *al.*, 2014). Ceci supporte nos résultats.

Dans notre étude, la concentration en sorbitol était plus importante pour les rameaux les plus infestés (Même résultats que dans la publication en cours de Jordan et *al.*) sauf pour Conquête à la date du 1^{er} juin. On peut supposer que cela n'est pas du uniquement à la teneur en sorbitol mais aussi à la teneur en acides aminés. Toutefois les teneurs en sorbitol dans l'apex diminuent au tour du 1^{er} juin (grossissement rapide des fruits). Le sorbitol est le principal produit photosynthétique

exporté par les feuilles de pêche adultes vers les puits en croissance (Moing et al. 1992). Dans ce cas le sorbitol va préférentiellement dans le fruit qui est en phase de grossissement rapide et donc reçoit la plus grande partie du carbone assimilé. Après la récolte (le 25 juillet), la teneur en sorbitol augmente dans l'apex. Ces résultats sont confirmés avec l'étude de Nii (1997). Ceci s'explique par l'enlèvement des fruits. Après la récolte, le sorbitol repart pour la croissance des organes végétatifs (dont l'apex qui n'est pas autosuffisant en carbone) et à l'absorption de l'azote.

Les résultats des polyphénols ne sont pas encore disponibles pour les 2 années. D'après Mutikainen et al. (2000), les teneurs en polyphénol et en azote des plantes varient de manière opposée en raison de la compétition entre la synthèse protéique et phénolique. Pour ces auteurs, la synthèse phénolique est favorisée lorsque la croissance est limitée par un faible apport en N, augmentant ainsi les quantités de C pouvant être mobilisées dans le métabolisme de la défense. On suppose ainsi qu'on aura peut-être des teneurs en polyphénols plus élevées dans les rameaux moins infestés que dans ceux plus infestés.

Les résultats des dosages de polyphénols et des acides aminés auraient pu être intéressants pour obtenir un maximum d'information sur la qualité de la sève afin de pouvoir comprendre mieux la dynamique des pucerons, mais les dosages sont encore en cours.

➤ Composition et taille des fruits

Le diamètre des fruits diminue si le niveau d'infestation de l'arbre augmente. Ceci pourrait être interprété comme un effet négatif des pucerons sur la taille du fruit. L'augmentation de la taille des fruits est liée au développement des tissus du péricarpe qui présente 2/3 du poids du fruit (Ho 1996). En effet, la production de nouvelles cellules et l'expansion cellulaire sont à l'origine de l'augmentation de la taille du fruit. Ceci nécessite du carbone. En effet, dans un arbre la répartition du carbone partagée entre les organes dépend à la fois de la quantité de carbone disponible (assimilé par la photosynthèse) et de la capacité du puits à attirer et à utiliser ces assimilats (Wareing et Patrick 1976). Lorsque la feuille finit sa croissance, elle exporte le carbone en excès soit pour les fruits, soit pour les feuilles voisines, soit pour les racines...Cependant le carbone présent dans la source (feuille) peut être limité par l'alimentation des pucerons car le puceron s'alimente de

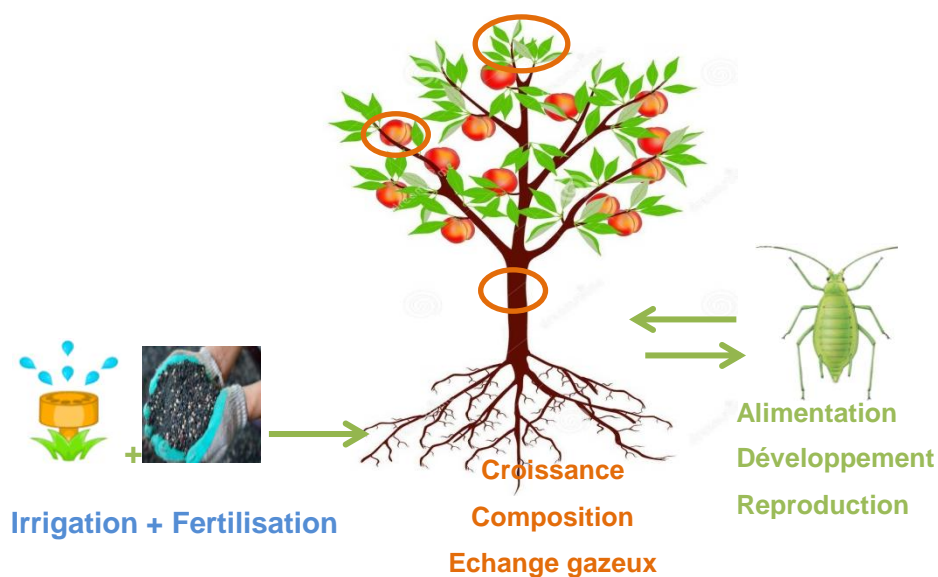
la sève phloémienne (responsable du transfert des composés de défenses et nutritifs) (Turgeon et Wolf 2009). Les teneurs en glucose et en fructose dans la pêche présentent 25% de la teneur totale en sucres du fruit (Génard et Souty 1996). La diminution des apports en sucres peut donc engendrer la diminution et l'expansion cellulaire et par conséquent la taille des fruits.

Conclusion et perspectives

Dans notre étude les restrictions hydriques et azotées peuvent permettre de réduire la performance aux pucerons en modifiant la croissance de la plante. D'après les résultats obtenus, le stress hydrique et azoté peut retarder l'infestation des pucerons. En effet, au niveau de l'arbre le traitement a peu d'effet sur la croissance (nombre de feuilles, d'axes et de rosettes) de la variété Conquête seulement en 2018. Cependant le niveau d'infestation semble être lié à la croissance des rameaux (nombre de feuilles, d'axes et de rosettes). De plus, La différence de croissance entre les deux variétés est due à la précocité de la variété Ivoire.

Cette étude met aussi en évidence que la photosynthèse, la composition de l'apex et des fruits et la taille des fruits sont affectés par la sévérité d'infestation.

Il serait intéressant de regarder l'analyse de la composition biochimique des tissus végétaux en acides aminés et en polyphénols afin d'obtenir une meilleure compréhension des mécanismes qui dirigent l'interaction plante-puceron. Cette étude pourrait être complétée par des expériences sur les voies de biosynthèse des hormones de défense afin d'évaluer la résistance de la plante. D'autres expériences pourraient être faites pour évaluer la virulence des pucerons dans l'interaction avec la pêche.



Références Bibliographique

Ahmad, Z., Anjum, S., Waraich, E. A., Ayub, M. A., Ahmad, T., Tariq, R. M. S., & Iqbal, M. A. (2018). Growth, physiology, and biochemical activities of plant responses with foliar potassium application under drought stress—a review. *Journal of plant nutrition*, 41(13), 1734-1743.

André, C.M., Schafleitner, R., Legay, S., Lefèvre, I., Aliaga, C.A.A., Nomberto, G., Hoffmann, L., Hausman, J.F., Larondelle, Y. & Evers, D. (2009). Gene expression changes related to the production of phenolic compounds in potato tubers grown under drought stress. *Phytochemistry*. 70:1107-1116.

Antal, T., Mattila, H., Hakala-Yatkin, M., Tyystjärvi, T., & Tyystjärvi, E. (2010). Acclimation of photosynthesis to nitrogen deficiency in *Phaseolus vulgaris*. *Planta*, 232(4), 887-898.

Barrès, B., & Mottet, C. (2017). La résistance aux néonicotinoïdes chez le puceron vert du pêcher. *Les cahiers de la Recherche. Santé, Environnement, Travail*, (10), 29-31.

Bénard, C. (2009). Etude de l'impact de la nutrition azotée et des conditions de culture sur le contenu en polyphénols chez la tomate (Doctoral dissertation, Institut National Polytechnique de Lorraine).

Björkman (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.

Bonnemain, J. L., & Chollet, J. F. (2003). L'arsenal phytosanitaire face aux ennemis des plantes. Considérations générales. *Comptes Rendus Biologies*, 326(1), 1-7.

Brzozowska, J., Hanower, P., & Tanguy, J. (1973). Polyphenols des feuilles de cotonniers et influence sur leur composition d'un choc hydrique ou nutritionnel. *Phytochemistry*, 12(10), 2353-2357.

Calatayud, P. A., Desneux, N., & Le Gall, P. (2013). Caractéristiques chimiques des plantes. *Interactions insectes-plantes*, 217-228.

CHAKHCHAR, A. (2015). Mécanismes physiologiques et biochimiques de la tolérance de l'arganier au stress hydrique (Doctoral dissertation, Université Cadi Ayyad, Marrakech).

Chalmers, D. J. (1981). Control of peach tree growth and productivity by regulated water supply, tree density, and summer pruning. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 106, 307-312.

Chai, Q., Gan, Y., Zhao, C., Xu, H. L., Waskom, R. M., Niu, Y., & Siddique, K. H. (2016). Regulated deficit irrigation for crop production under drought stress. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 36(1), 3.

Eziz, A., Yan, Z., Tian, D., Han, W., Tang, Z., & Fang, J. (2017). Drought effect on plant biomass allocation: A meta-analysis. *Ecology and evolution*, 7(24), 11002-11010.

Ding, L., Wang, K. J., Jiang, G. M., Biswas, D. K., Xu, H., Li, L. F., & Li, Y. H. (2005). Effects of nitrogen deficiency on photosynthetic traits of maize hybrids released in different years. *Annals of botany*, 96(5), 925-930.

Douglas, A. E. (1993). The nutritional quality of phloem sap utilized by natural aphid populations. *Ecological Entomology*, 18(1), 31-38.

Falloon, P., & Betts, R. (2010). Climate impacts on European agriculture and water management in the context of adaptation and mitigation—the importance of an integrated approach. *Science of the total environment*, 408(23), 5667-5687.

Favati, F., Lovelli, S., Galgano, F., Miccolis, V., Di Tommaso, T., & Candido, V. (2009). Processing tomato quality as affected by irrigation scheduling. *Scientia Horticulturae*, 122(4), 562-571.

Felton GW, Eichenseer H. 1999. Herbivore saliva and its effects on plant defense against herbivores and pathogens. In: Agrawal AA, Tuzun S, Bent E, editors. *Induced plant defenses against pathogens and herbivores. Biochemistry, ecology, and agriculture*. St Paul USA: APS Press. p. 19_36.

Ferrario S, Foyer C H, Morot-Gaudry J F, (1997). Coordination entre métabolismes azoté, photosynthétique et respiratoire. Assimilation de l'azote chez les plantes. Morot-Gaudry, J F, INRA, Paris: 235-259.

Fouche, A., Verhoeven, R. L., Hewitt, P. H., Walters, M. C., Friel, C. F., & De Jager, J. (1984). Russian aphid (*Diuraphis noxia*) feeding damage on wheat, related cereals and a *Bromus* grass species. Technical communication-South Africa, Department of Agriculture.

Flynn, D. F., Sudderth, E. A., & Bazzaz, F. A. (2006). Effects of aphid herbivory on biomass and leaf-level physiology of *Solanum dulcamara* under elevated temperature and CO₂. *Environmental and Experimental Botany*, 56(1), 10-18.

GAO, Kun, CHEN, Fanjun, YUAN, Lixing, et al. A comprehensive analysis of root morphological changes and nitrogen allocation in maize in response to low nitrogen stress. *Plant, cell & environment*, 2015, vol. 38, no 4, p. 740-750.

GARCÍA-SÁNCHEZ, Francisco, SYVERTSEN, James P., GIMENO, Vicente, et al. Responses to flooding and drought stress by two citrus rootstock seedlings with different water-use efficiency. *Physiologia Plantarum*, 2007, vol. 130, no 4, p. 532-542.

Génard, M., & Souty, M. (1996). Modeling the peach sugar contents in relation to fruit growth. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 121(6), 1122-1131.

Ghotbi-Ravandi, A. A., Shahbazi, M., Shariati, M., & Mulo, P. (2014). Effects of mild and severe drought stress on photosynthetic efficiency in tolerant and susceptible barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes. *Journal of agronomy and crop science*, 200(6), 403-415.

Girona, J., Behboudian, M. H., Mata, M., Del Campo, J., & Marsal, J. (2010). Exploring six reduced irrigation options under water shortage for 'Golden Smoothie' apple: responses of yield components over three years. *Agricultural Water Management*, 98(2), 370-375.

Goutouly, J. P. (1995). Régulation de l'absorption de NO₃-chez le pêcher: étude en solution nutritive (Doctoral dissertation, Institut National Polytechnique de Lorraine).

GRECHI, Isabelle, SAUGE, Marie-Hélène, SAUPHANOR, Benoît, et al. How does winter pruning affect peach tree–*Myzus persicae* interactions?. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2008, vol. 128, no 3, p. 369-379.

Guerrieri, E., & Digilio, M. C. (2008). Aphid-plant interactions: a review. *Journal of Plant Interactions*, 3(4), 223-232.

Kondo M, Murty MVR, Aragones DV (2000) Characteristics of root growth and water uptake from soil in upland rice and maize under water stress. *Soil Sci Plant Nutr* 46:721–732.

Hanson, A.D., Nelson, C.E. and Everson, E.H. 1977. Evaluation of free proline accumulation as an index of drought resistance using two contrasting barley cultivars. *Crop. Sci.*,17: 720-726.

Heuvelink, E. (Ed.). (2018). *Tomatoes* (Vol. 27). CABI

Ho, L. C. (1996). The mechanism of assimilate partitioning and carbohydrate compartmentation in fruit in relation to the quality and yield of tomato. *Journal of Experimental Botany*, 1239-1243.

Huberty, A. F., & Denno, R. F. (2004). Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology*, 85(5), 1383-1398.

Jordan, M. O., Vercambre, G., Gomez, L., & Pagès, L. (2013). The early spring N uptake of young peach trees (*Prunus persica*) is affected by past and current fertilizations and levels of C and N stores. *Tree physiology*, 34(1), 61-72.

Jordan, M. O., Rousselin, A., Vercambre, G., & Sauge, M. H. (2016, September). Combining irrigation, fertilisation and pruning techniques help control aphid populations in apple and peach orchards.

Koricheva J, Larsson S, Haukioja E(1998) Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis. *Annu. Rev. Entomol.*, 43, 195–216.

Leroy, P. D., Wathelet, B., Sabri, A., Francis, F., Verheggen, F. J., Capella, Q., ... & Haubruge, E. (2011). Aphid-host plant interactions: does aphid honeydew exactly reflect the host plant amino acid composition?. *Arthropod-Plant Interactions*, 5(3), 193-199.

Léger-Beaulieu, C. (2018). Réponses morphologiques et physiologiques des semis de trois espèces de conifères à un gradient de déficit hydrique en serre.

LI, Mingxia, XU, Jingshu, WANG, Xiaoxia, et al. Photosynthetic characteristics and metabolic analyses of two soybean genotypes revealed adaptive strategies to low-nitrogen stress. *Journal of plant physiology*, 2018, vol. 229, p. 132-141.

Marsal, J., Casadesus, J., Lopez, G., Mata, M., Bellvert, J., & Girona, J. (2016). Sustainability of regulated deficit irrigation in a mid-maturing peach cultivar. *Irrigation science*, 34(3), 201-208.

Mercier, V., Bussi, C., Plenet, D., & Lescourret, F. (2008). Effects of limiting irrigation and of manual pruning on brown rot incidence in peach. *Crop Protection*, 27(3-5), 678-688.

Miles PW. 1989. Specific responses and damage caused by Aphidoidea: principles. In: Minks AK, Harrewijn P, editors. *Aphids: their biology, natural enemies and control*. New York: Elsevier. p. 2347.

Mitchell, P. D., & Chalmers, D. J. (1982). The effect of reduced water supply on peach tree growth and yields [Irrigation levels]. *Journal American Society for Horticultural Science*.

Mody, K., Eichenberger, D., & Dorn, S. (2009). Stress magnitude matters: different intensities of pulsed water stress produce non-monotonic resistance responses of host plants to insect herbivores. *Ecological Entomology*, 34(1), 133-143.

Moing, A., F. Carbonne, M.H. Rashad and J.P. Gaudillere. 1992. Carbon fluxes in mature peach leaves. *Plant Physiol*. 100: 1878-1884

Mutikainen, P., Walls, M., Ovaska, J., Keinänen, M., Julkunen-Tiitto, R., & Vapaavuori, E. (2000). Herbivore resistance in *Betula pendula*: effect of fertilization, defoliation, and plant genotype. *Ecology*, 81(1), 49-65.

Nii, N. (1997). Changes of starch and sorbitol in leaves before and after removal of fruits from peach trees. *Annals of Botany*, 79(2), 139-144.

Plénet, D., Simon, S., Vercambre, G., & Lescourret, F. (2010). Systèmes de culture en arboriculture fruitière et qualité des fruits. *Innovations Agronomiques*, 9, 85-105.

Ponder, K. L., Pritchard, J., Harrington, R., & Bale, J. S. (2000). Difficulties in location and acceptance of phloem sap combined with reduced concentration of phloem amino acids explain lowered performance of the aphid *Rhopalosiphum padi* on nitrogen deficient barley (*Hordeum vulgare*) seedlings. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97(2), 203-210.

Prosser, W. A., & Douglas, A. E. (1991). The aposymbiotic aphid: an analysis of chlortetracycline-treated pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Journal of Insect Physiology*, 37(10), 713-719.

Rao, D. E., & Chaitanya, K. V. (2016). Photosynthesis and antioxidative defense mechanisms in deciphering drought stress tolerance of crop plants. *Biologia Plantarum*, 60(2), 201-218.

Reddy, T. Y., Reddy, V. R., & Anbumozhi, V. (2003). Physiological responses of groundnut (*Arachis hypogea* L.) to drought stress and its amelioration: a critical review. *Plant growth regulation*, 41(1), 75-88.

Rejeb, M. N., Laffray, D., & Louguet, P. (1991). Modification de la conductance stomatique de diverses origines tunisiennes de caroubier (*Ceratonia siliqua* L.) soumises à une contrainte hydrique prolongée. L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides. France: John Libbey Eurotext, 149-158.

Rivero, R.M., Ruiz, J.M., García, P.C., López-Lefebvre, L.R., Sánchez, E. & Romero, L. (2001). Resistance to cold and heat stress: accumulation of phenolic compounds in tomato and watermelon plants. *Plant Sci.* 160: 315-321.

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. *Agricultural and forest entomology*, 18(4), 367-375.

Rousselin, A., Bevacqua, D., Vercambre, G., Sauge, M. H., Lescourret, F., & Jordan, M. O. (2018). Rosy apple aphid abundance on apple is shaped by vegetative growth and water status. *Crop Protection*, 105, 1-9.

Ryan, G. D., Shukla, K., Rasmussen, S., Shelp, B. J., & Newman, J. A. (2014). Phloem phytochemistry and aphid responses to elevated CO₂, nitrogen fertilization and endophyte infection. *Agricultural and forest entomology*, 16(3), 273-283.

Saheed, S. A., Botha, C. E. J., Liu, L., & Jonsson, L. (2007). Comparison of structural damage caused by Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) and Bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) in a susceptible barley cultivar, *Hordeum vulgare* cv. Clipper. *Physiologia Plantarum*, 129(2), 429-435.

SAUGE, Marie-Hélène, POËSSEL, Jean-Luc, GUILLEMAUD, Thomas, et al. Resistance induction and herbivore virulence in the interaction between *Myzus persicae* (Sulzer) and a major aphid resistance gene (*Rm2*) from peach. *Arthropod-Plant Interactions*, 2011, vol. 5, no 4, p. 369-377.

Saurin, N., Tisseyre, B., & Lebon, E. (2014). Comment mesurer la contrainte hydrique de la vigne, de la plante au vignoble. *Innovations Agronomiques* (38), 143-158.(2014).

Seguin, B. (2003). Adaptation des systèmes de production agricole au changement climatique. *Comptes Rendus Geoscience*, 335(6-7), 569-575.

Simon, S., Morel, K., Durand, E., Brevalle, G., Girard, T., & Lauri, P. É. (2012). Aphids at crossroads: when branch architecture alters aphid infestation patterns in the apple tree. *Trees*, 26(1), 273-282.

Stewart, G.R. and Lee, J. 1974. The role of proline accumulation in halophytes. *Planta.*, 12: 279-289.

SUN, Ji-ying, GAO, Ju-lin, WANG, Zhi-gang, et al. Effects of Covering Film on Physiological Indexes and Water Use Efficiency (WUE) of Soybean in Dryland [J]. *Soybean Science*, 2008, vol. 2.

Wareing PF, Patrick J (1976) Source-sink relationship and the partitioning of assimilates in the plant. In: Cooper JP (ed) *Photosynthesis and Productivity in Different Environments*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 481–499

Zerrad, W., Maataoui, B. S., Hilali, S., El Antri, S., & Hmyene, A. (2008). Etude comparative des mecanismes biochimiques de resistance au stress hydrique de deux variétés de blé dur. *Lebanese Science Journal*, 9(2), 27-36.

Turgeon R, Wolf S. 2009. Phloem transport: cellular pathways and molecular trafficking. *Annual Review of Plant Biology* 60: 207– 221.

Annexes

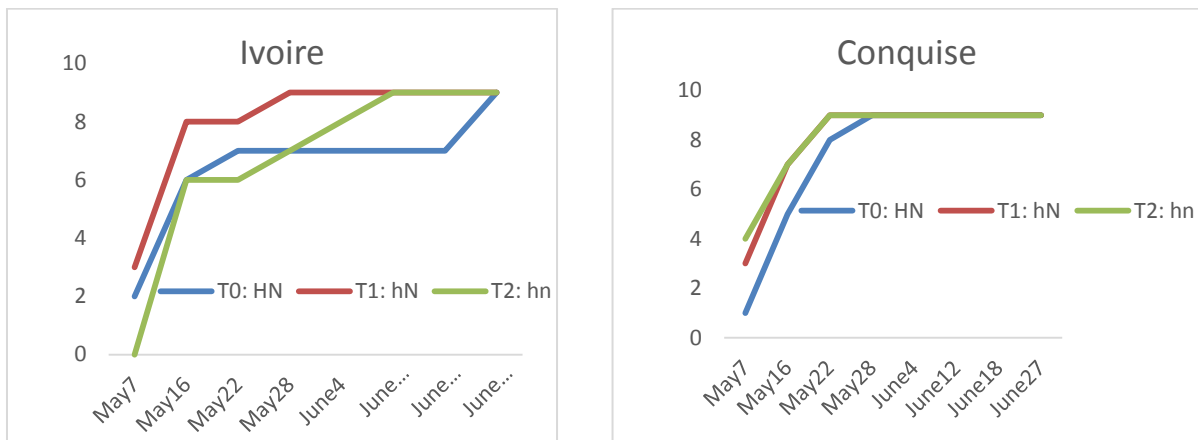


Figure S1 : Nombre d'arbres par dates de début d'infestation des 2 variétés pour les 3 traitements en 2019

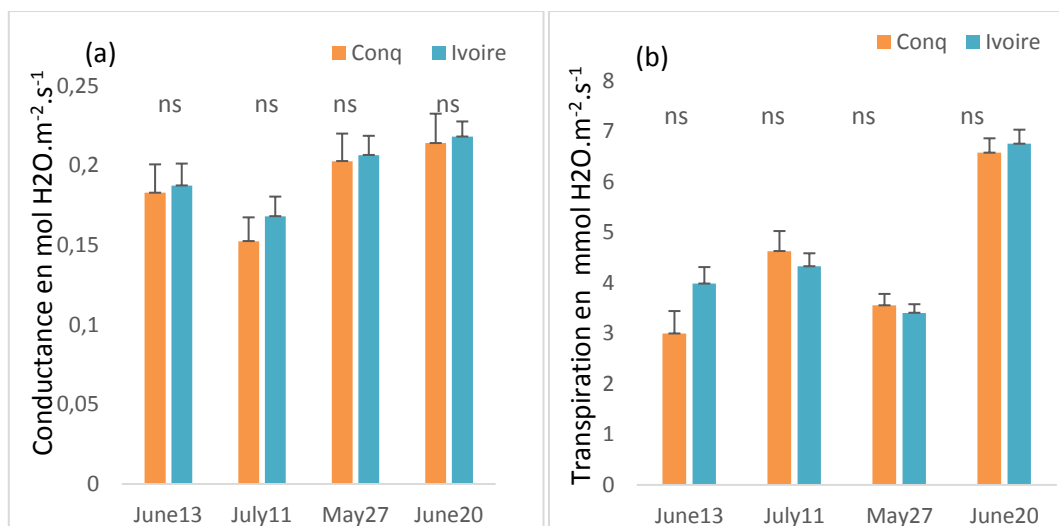


Figure S2 : (a) Comparaison des moyennes avec les erreurs type de la conductance entre la variété Ivoire et Conquise. (b) Comparaison des moyennes avec les erreurs type de la transpiration entre la variété Ivoire et Conquise.