



Relations entre services écosystémiques dans un agroécosystème à base de plantes pérennes : compromis entre rendement de la vigne et régulation de l'oïdium

Nicolas Guilpart

► To cite this version:

Nicolas Guilpart. Relations entre services écosystémiques dans un agroécosystème à base de plantes pérennes : compromis entre rendement de la vigne et régulation de l'oïdium. Sciences du Vivant [q-bio]. Institut National d'Etudes Supérieures Agronomiques de Montpellier, 2014. Français. NNT : . tel-02794519

HAL Id: tel-02794519

<https://hal.inrae.fr/tel-02794519>

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.

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par Montpellier SupAgro

Préparée au sein de l'école doctorale **SIBAGHE**
Et de l'unité de recherche **UMR SYSTEM**

Spécialité: **Ecosystèmes et sciences agronomiques (ESA)**

Présentée par **Nicolas GUILPART**

**Relations entre services écosystémiques dans un
agroécosystème à base de plantes pérennes :
compromis entre rendement de la vigne
et régulation de l'oïdium**

**Relationships between ecosystem services provided by an
agroecosystem with a perennial crop : trade-off between
grapevine yield and powdery mildew regulation**

Thèse soutenue publiquement le 27 Février 2014 devant le jury composé de :

M. Jean-Noël AUBERTOT, Chargé de recherche INRA	Rapporteur
M. Cornelis VAN LEEUWEN, Professeur Bordeaux Sciences Agro	Rapporteur
M. Thierry SIMONNEAU, Directeur de recherche INRA	Examineur
Mme. Françoise LESCOURRET, Directrice de recherche INRA	Examinatrice
M. Marc RAYNAL, Ingénieur IFV	Examineur
M. Christian GARY, Directeur de recherches INRA	Directeur de thèse



Avant Propos

Cette thèse a été réalisée de Février 2011 à Février 2014 au sein de l'UMR System à l'INRA de Montpellier, dans le cadre d'une convention CIFRE entre l'INRA et l'IFV et sous l'encadrement de Christian Gary (INRA) et Thierry Coulon (IFV), et le co-encadrement d'Aurélié Metay (Montpellier SupAgro). Elle a été financée par l'IFV et l'ANRT et les projets SP3A (programme Gessol) et EcoViti. Les travaux réalisés au cours de cette thèse ont fait l'objet des publications et communications scientifiques suivantes :

Articles publiés dans des revues à comité de lecture

Metay A., Magnier J., **Guilpart N.**, Christophe A. Nitrogen supply controls vegetative growth, biomass and nitrogen allocation for *Vitis vinifera* L. cv. Shiraz grown in pots. *Functional Plant Biology*. In revision.

Guilpart N., Metay A., Gary C. 2014. Grapevine bud fertility and number of berries per bunch are determined by water and nitrogen stress around flowering in the previous year. *European Journal of Agronomy*, **54**(Mar.), 9-20.

Polge de Combret - Champart L., **Guilpart N.**, Merot A., Capillon A., Gary C. 2013. Determinants of the degradation of soil structure in vineyards with a view to conversion to organic farming. *Soil Use and Management*, **29**(4), 557-566.

Communications et posters dans des congrès

Guilpart N., Roux S., Metay A., Gary C., 2014. Experimental evidence of a trade-off between powdery mildew regulation and grape yield in vineyards. European Society for Agronomy annual meeting. University of Debrecen, Hungary, 25-29 August 2014 (abstract accepted for an oral communication).

Guilpart N., Calonnec A., Raynal M., Coulon T., Debord C., Gary C. and Metay A., 2014. Bunch closure is a relevant threshold for grapevine susceptibility to powdery mildew (*Erysiphe necator*) in field conditions. 7th International Workshop on Grapevine Downy and Powdery Mildew. (abstract accepted for an oral communication).

Guilpart N., Metay A., Gary C., 2011. Indirect estimation of the contribution of nitrogen reserves to the annual growth of grapevine. Poster at the XVIIth GiESCO symposium, Asti - Alba, Italy.

Guilpart N., Metay A., Gary C., 2013. Grapevine yield variability : contribution of grape load and effects of the previous season's growing conditions. Oral communication at the XVIIIth GiESCO symposium, Porto, Portugal.

Magnier J., Christophe A., **Guilpart N.**, Metay A. 2013. Quantitative analysis of vegetative growth in response to nitrogen stress for *Vitis Vinifera* L. cv. Syrah from pot experiments. Poster at the XVIIIth GiESCO symposium, Porto, Portugal.

Wery J., Metay A., Metral R., **Guilpart N.**, Merot A., Smits N., Gary C. 2013. Designing cropping systems with high productive performance and low use of pesticides : concepts, methods and knowledge, with illustration on vineyards. Oral communication at the Future IPM in Europe congress. 2013. Riva del Garda, Italy.

Metay A., **Guilpart N.**, Celette F., Gary C. 2010. Conceptual modeling to assess the relationships between water and nitrogen availability and vegetative development in a multispecies cropping system. Poster at the XIth ESA congress - AGRO2010 Montpellier, France.

Participations à des séminaires

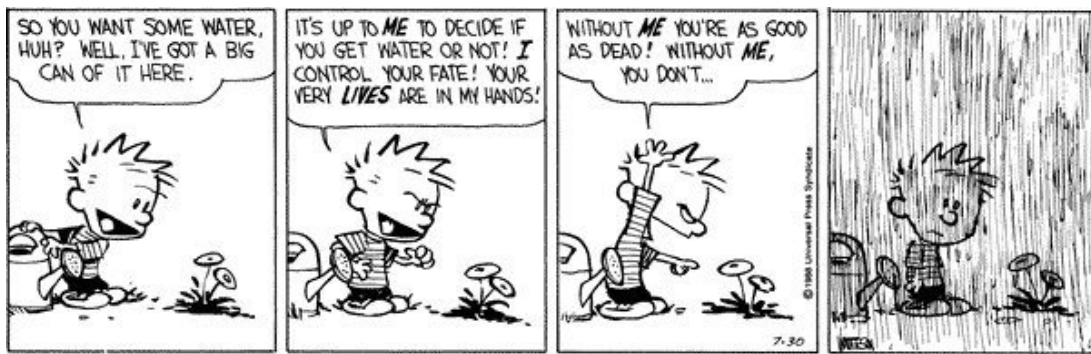
Guilpart N., Calonnec A., Gary C., Metay A., 2014. Vigueur et sensibilité aux maladies chez la vigne : quelles connaissances pour la conception de systèmes économes en produits phytosanitaires ? Séminaire EcoViti : Conception et expérimentation de systèmes viticoles innovants à bas niveau d'intrants phytopharmaceutiques. Montpellier SupAgro, Montpellier, 4 Février 2014 (oral communication).

Guilpart N., Metay A., Gary C., 2014. A quels moments se détermine le rendement de la vigne ? Quelles marges de manoeuvre pour le maîtriser ? Conférence du millésime 2013. CCI, Narbonne, 18 Février 2014 (oral communication).

Guilpart N., Metay A., Gary C., 2014. Poids et déterminants des composantes du rendement de la vigne. Entretiens sur la physiologie de la vigne. CIVB, Bordeaux, 24 janvier 2014 (oral communication)

Guilpart N., Metay A. 2012. La vigne, l'herbe, le sol et l'oïdium... mieux comprendre leurs relations pour concevoir des systèmes écologiquement intensifs. Séminaire AGROPOLIS. Communication orale dans le cadre de l'Animation scientifique Agroécologie - Intensification écologique des systèmes de culture, Montpellier.

Polge de Combret – Champart L., **Guilpart N.**, Mérot A., Gary C., Capillon A. 2012. Passage à la viticulture biologique : attention à l'état structural des sols ! Communication orale aux 5^e Journées Scientifiques de la Vigne et du Vin. IHEV. Montpellier SupAgro.



Remerciements

J'ai maintenant soutenu cette thèse il y a bientôt trois mois, et le moment est venu de passer aux remerciements. Tout d'abord, je voudrais remercier mes encadrants à l'UMR System, Christian Gary et Aurélie Metay, pour m'avoir accompagné tout au long de ces trois ans. En fait, cela fait même plus que trois ans puisque vous aviez déjà encadré mon stage de fin d'études à Montpellier SupAgro, ce qui fait six mois de plus ! J'ai vraiment beaucoup apprécié travailler avec vous, et je dois reconnaître que vous avez formé un duo d'encadrement très complémentaire. Je vous remercie de m'avoir toujours écouté, d'avoir toujours été disponibles, et de m'avoir fait confiance comme vous l'avez fait. Je n'ai jamais hésité à venir vous voir pour quoi que ce soit, parce que je savais que j'allais être bien reçu, et je pense que cela a vraiment contribué à ce que je me plaise à l'UMR System. Je vous suis également très reconnaissant d'avoir écouté mes propositions scientifiques et de m'avoir aidé à développer les idées que j'avais au sein des activités de recherches menées à l'UMR System. Je me souviendrai avec plaisir des moments où les principaux résultats sont arrivés. D'abord avec l'élaboration du rendement de la vigne et l'effet de l'année d'avant : Christian je te remercie de t'être enthousiasmé avec moi un vendredi à 18h devant ces résultats que je venais de te montrer ! Ensuite et surtout, avec l'analyse des compromis que l'on a mené avec Sébastien : Aurélie je pense que tu te souviens aussi de ce moment et de notre excitation avec Sébastien quand on a commencé à vous montrer les premiers résultats ! Je pense que pouvoir partager des moments comme ceux-là avec ses encadrants est vraiment une chance. Et puis, comme il n'y a pas que la science, Christian, je te remercie particulièrement pour toutes les discussions qu'on a pu avoir sur autre chose que le boulot (parfois pendant le boulot), parce que c'est agréable de pouvoir rigoler un coup ! Et Aurélie, je voudrais te remercier pour ta bonne humeur, ta gentillesse et ton attention à toutes épreuves : c'est vraiment super de travailler avec quelqu'un comme toi !

J'aimerais également remercier l'IFV de m'avoir donné l'opportunité de réaliser cette thèse CIFRE dans un contexte très favorable. J'aimerais ici remercier particulièrement Thierry Coulon et David Lafond pour leur encadrement à l'IFV. Il en est passé du temps depuis notre première rencontre au moment où je postulais à cette thèse ! Thierry, je voudrais te remercier pour ton soutien, ta confiance et ta persévérance. Cela n'aurait pas du tout été pareil sans ta volonté constante de "répondre aux attentes de la profession", ce pour quoi je te suis très reconnaissant. Nos échanges auront été moins fréquents que ceux que j'ai eus avec Christian et Aurélie et pourtant, malgré cette distance, tu m'as toujours soutenu au bon moment (notamment pour tout le travail réalisé sur les témoins non traités, ce qui n'était pas gagné d'avance !) et fait confiance le reste du temps. De mon point de vue, cela aura été vraiment motivant, merci !

Je voudrais également remercier tous les membres du jury pour avoir accepté d'évaluer cette thèse et pour les échanges stimulant que nous avons eus au cours de la soutenance. J'aimerais également remercier les membres de mon comité de thèse, et particulièrement Agnès Calonnec pour son soutien précieux pour le travail réalisé sur les témoins non traités.

J'aurais donc passé les trois années de ma thèse au sein de l'UMR System et j'aimerais remercier l'ensemble des collègues de l'UMR System pour les bons moments passés ensemble. J'ai évidemment ici une pensée spéciale pour tous ceux qui ont participé aux vendanges de la Syrah du Larzat (et qui auront compté des centaines de grappes et milliers de baies avec moi) ! Sans citer tout le monde, je vais cependant remercier spécialement certaines personnes avec qui j'ai eu des échanges particuliers. L'ordre d'apparition n'a bien sûr aucune signification, ce serait trop dur ! Tout d'abord, je voudrais remercier Alain Capillon, Jacques Wery et Aurélie Metay, mes enseignants d'agronomie à SupAgro que mon cheminement m'aura amené à côtoyer comme collègues. Alain, je te remercie pour tous les moments qu'on aura passés ensemble dans les profils avec Lucie et que je ne suis pas prêt d'oublier. Je me souviendrai aussi avec plaisir de nos échanges épistémologiques, de tes histoires sur l'histoire de l'agronomie et de tes envolées

lyriques. Merci de m'avoir fait découvrir cette agronomie de terrain ancrée dans l'épistémologie! Jacques, j'aimerais te remercier pour toutes nos discussions sur le fonctionnement des plantes et pour m'avoir entraîné comme tu l'as fait sur les questions fondamentales parfois trop peu débattues en agronomie. Nos discussions à l'improviste sur des sujets cruciaux de l'agronomie me manqueront! Un grand merci aussi à Sébastien. Je ne vais pas résumer ici toutes les discussions que l'on a pu avoir accoudés à cette rambarde devant le ficus géant (comme quoi on n'avance pas toujours mieux devant un PC), ni les heures passées dans ton bureau pour cette analyse des compromis, mais en tous cas c'était le trip!

Un merci tout spécial à l'équipe technique de choc sans qui tout ça n'aurait pas été possible : Bénédicte, Clément et Yvan. Ces deux ans de manips sur la Syrah du Larzat auront été supers! Bien remplis aussi, mais j'en garde un très bon souvenir : on aura passé de très bons moments ensemble. Je ne détaillerai pas toutes les situations dans lesquelles on s'est retrouvé : compter des feuilles à n'en plus finir sous un soleil de plomb, terminer un prélèvement de sol sous la neige, se lever à 3h du matin pour faire un potentiel de base... On en aura fait! Et même si les 500 et quelques carottes de terre de 1m de profondeur qu'on a prélevées (la parcelle doit être un vrai gruyère aujourd'hui) n'apparaissent pas dans cette thèse pour des raisons de cohérence de l'ensemble et de manque de temps pour traiter les données, leur analyse est en projet! Merci à vous trois. Je tiens également à remercier Alain, Jeff, Lydie et Pierre qui sont venus nous donner les bons coups de main au bon moment pour assurer les manips qui demandaient du monde et qui ne pouvaient pas être repoussées. Heureusement que vous étiez là! Au passage, j'en profite pour dire merci à Jeff et Alain pour les maxi pic-nics et à Jeff pour les échanges de rhum arrangés. Merci également à Carole, Viviane, Sandrine et Isabelle, les assistantes de l'UMR System, qui m'auront rendu la vie bien plus facile pendant ces trois ans. Merci aussi à Nathalie Smits, Anne Mérot et Marie-Ange. J'en profite également pour remercier toute l'équipe du Domaine du Chapitre, qui a permis le bon déroulement des expérimentations, et particulièrement Christophe Clipet pour son implication et sa disponibilité. Je remercie aussi, pour leur disponibilité et leur gentillesse, l'équipe du CIRAD qui nous a accueilli pour réaliser les analyses de teneur en azote du sol et des organes aériens de la vigne (et il y en a eu beaucoup).

Je voudrais également remercier mes deux stagiaires Benjamin et Anthony (et Léo aussi). C'était la première fois que j'encadrai des stages et c'est une expérience qui vaut le coup! J'espère que vous en garderez un aussi bon souvenir que moi. Une mention spéciale pour Ben qui a commencé son stage par 3 semaines d'arrêt maladie, délai qui t'a fait commencer quand il faisait très chaud : Viviane devrait s'en souvenir! Merci aussi à tous les deux d'être venus à ma soutenance!

Je voudrais maintenant prendre le temps de remercier les compagnons avec qui j'ai partagé le même bureau pendant ces trois ans : les autres thésards. Une pensée toute spéciale pour Grégoire, Hélène, Cynthia, Aurélie, Oswaldo (et Louise même si ce fut rapide)! Ce bureau avait un côté rassurant qu'il devait sans doute au thé et au café qui coulaient à flots, à la bonne musique et au fait que c'était toujours le dernier endroit où il y avait de la lumière. Cet aspect accueillant a même réussi à se matérialiser en un magnifique *double rainbow* un beau jour de l'été 2013! C'est peut-être d'ailleurs ça et pas Oswaldo le brésilien bourguignon qui a réussi à faire pousser des plantes vertes au-dessus mon bureau et m'a permis de passer la fin de ma thèse dans une pseudo-luxuriance d'intérieur! J'en profite pour remercier aussi tous les occupants du bureau d'à côté : Céline (pour la bourgogne), Gaby (pour l'apéro manouch), Jérémy (tropicool), Manu (pour les gaufres), Quentin (pour les stats bayésiennes), Yasmine (pour l'AFAF), Vincent (pour le cassoulet), Nico (pour m'avoir soutenu quand je mangeais des pâtes chinoises le 23 décembre à midi)!

Je voudrais également remercier les nombreux collègues de l'IFV avec qui j'ai pu avoir des échanges ou avec qui j'ai directement travaillé sur les témoins non traités : Marion Claverie, Xavier Delpuech, Marc Raynal, Sébastien Codis, Céline Berthier, Olivier Hebrard, Mélanie Percheron, Patrick Montegano, Christian Debord, Virginie Viguès, Thierry Dufourcq, Laure Gontier, David Lafond, Gilles Sentenac, Bernard Molot.

Je remercie aussi Jessica Magnier, Angélique Christophe et Eric Lebon pour le travail réalisé sur l'effet du stress azoté sur la croissance de la vigne. Venant des expérimentations au champ, les manips en pots c'est un sacré défi ! Je remercie également Elena Kazakou pour le travail réalisé ensemble.

J'en arrive maintenant à une partie un peu différente des remerciements puisque j'aimerais maintenant remercier tous ceux qui ont fait que ces trois ans ont été si agréables en dehors du boulot. Et tout d'abord les amis de Montpellier : là je ne me risquerai pas à citer tout le monde par peur d'en oublier, mais en tous cas merci à vous parce que sans les virées à la mer, dans les rivières, les randos, la musique, les soirées, les bars et tout ça, ça aurait été carrément moins fun ! Et puis je voudrais remercier ceux qui ont partagé mon quotidien de thèse d'un peu plus près. Du coup et dans le désordre : merci à Bouchon et Karim parce que c'est cool de pouvoir partager la thèse avec d'autres copains en thèse au même moment. Merci Karim pour les longues discussions (c'était qu'un début) sur l'écologie et l'agronomie (parfois au mauvais moment pour ceux qui étaient autour, mais bon...). Merci Vince pour toutes les discussions sur la viticulture et l'oenologie. Merci Lisou pour la Jean-Jean connection. Merci Romrom pour nos relations professionnelles exceptionnelles et pour la relecture de la thèse et pour les films d'horreurs. Merci à Maud pour le pois protéagineux et l'épistémo. Merci à Léo, Sév et Tiou pour le footing le midi et les repas ensemble. Merci Christelle, Karim, Raph, Tom, Gaby et Vince pour l'apéro manouch. Merci aussi Juliette et Mathieu ! Merci Karim, Bouchon et Nanou pour ce weekend *so Goudes*. Je voudrais aussi remercier tous les cocos du Coco Fanfare Club, LA fanfare, parce que ça aura été vraiment le trip pendant ces années et pour avoir joué au pot après ma soutenance de thèse (ça c'était c'était vraiment top) ! Merci aux copains de Montpellier qui n'étaient plus à Montpellier pour tous les weekends que nous avons passés ensemble : Mamoun, Jeanne D., Benjamin, Ariane, Paul, Jeanne P., Fabrice, Marion. Merci Mathilde pour Bukowsky. Merci aussi aux copains de Boissy (Julian, Seb, Yoann, Jérémy) de m'avoir encouragé à aller le plus loin possible dans les études depuis la primaire et le collège... !

J'aimerais maintenant remercier tous les membres de ma famille. Un grand merci à ceux qui ont pu venir assister à ma soutenance, ça fait chaud au coeur. Un grand merci à mes parents qui, en plus de leur soutien durant ces trois ans, auront pris le temps de relire ma thèse avant que je la finisse. A Etienne, mon petit frère, le seul à m'avoir apporté un kebab au bureau pour le repas du soir ! et à Claire, ma petite soeur, qui a plus souvent pris de mes nouvelles que moi des siennes. Je ne saurai dire aussi combien j'ai été content que mes grands-parents (Mamine, Grand-mi et Grand-Papa) soient venus m'écouter pour ma soutenance, merci beaucoup ! Merci aussi les cousins ! Enfin, j'aimerais remercier aussi Anne-Marie, Jean-Pierre, Anne-Elise qui ont fait le déplacement depuis Paris pour venir m'écouter et Anne-Charlotte pour son soutien depuis Paris. Et un grand merci à toute la famille qui s'est investie dans la préparation de mon pot de thèse, pendant que je répétais pour la 65^e fois ma soutenance, sinon je ne sais pas ce que j'aurais fait ! A ce sujet, j'ai d'ailleurs pu remarquer que le fait de faire une thèse sur la *vigne* avait tendance à amener les gens à me demander mon avis sur le *vin* ce qui m'aura valu quelques bons moments, notamment pendant les repas de famille !

Je souhaite enfin remercier Anne-Laurence, qui a été là du début à la fin de cette thèse. Sans entrer dans des détails trop personnels je dirai simplement ceci : je ne sais pas où la suite de ces trois années me mènera, mais pourvu que ce soit avec toi !

Et maintenant, bonne lecture !

Table des matières

Partie I	Contexte et problématique	1
Chapitre 1	Introduction générale	3
1.1	Une question d'agronomie	3
1.2	Productivité et utilisation des pesticides en viticulture	6
1.3	Définition de la problématique	10
Chapitre 2	Synthèse bibliographique	13
2.1	Présentation générale de la vigne et de l'oïdium	13
2.2	L'élaboration du rendement de la vigne : un processus qui se déroule sur deux années consécutives	17
2.3	Interactions entre le développement végétatif de la vigne et le développement de l'oïdium : une dynamique intra-annuelle	27
2.4	Questions de recherche et organisation du manuscrit	31
Partie II	Matériel et méthodes	35
Chapitre 3	Matériel et Méthodes	37
3.1	Démarche : combiner expérimentation et modélisation	37
3.2	Dispositifs expérimentaux	38
3.3	Mesures	40
Partie III	Résultats	45
Chapitre 4	Élaboration du rendement de la vigne	47
	<i>Manuscrit 1 : Grapevine bud fertility and number of berries per bunch are determined by water and nitrogen stress around flowering in the previous year</i>	<i>47</i>
Chapitre 5	Développement végétatif et régulation de l'oïdium	69
	<i>Manuscrit 2 : Combined effects of grapevine vegetative growth and epidemic earliness on powdery mildew development in non-sprayed vineyards over 7 years</i>	<i>69</i>
Chapitre 6	Compromis rendement - régulation de l'oïdium	87
	<i>Manuscrit 3 : Inter-annual instability of the trade-off between two ecosystem services provided by an agroecosystem with a perennial crop</i>	<i>87</i>

Partie IV	Discussion générale	107
Chapitre 7	Discussion générale	109
	Synthèse des principaux résultats et organisation de la discussion générale	109
7.1	Relations entre services écosystémiques liées à la dynamique inter et intra-annuelle du rapport feuilles - fruits	110
7.2	Contrôle de la croissance de la vigne par la régulation de l'activité des puits . .	116
7.3	Un cadre d'analyse de l'élaboration du rendement orienté vers le pilotage du système de culture	119
7.4	L'analyse des compromis entre services écosystémiques comme outil de diagnostic des performances des systèmes de culture	123
7.5	Implications pour la conception de systèmes de culture conciliant productivité et réduction de l'usage des pesticides	125
7.6	Perspectives	127
Partie V	Références bibliographiques	133
Partie VI	Annexes	155
Chapitre A	Annexes du Chapitre 2	157
Chapitre B	Annexes du Chapitre 4	159
Chapitre C	Annexes du Chapitre 5	163
Chapitre D	Annexes du Chapitre 6	167

Table des figures

Chapitre 2 Synthèse bibliographique	13
FIGURE 2.1 Cycle annuel de développement de la vigne	14
FIGURE 2.2 Anatomie du cep et du rameau de vigne	16
FIGURE 2.3 Cycle de l'oïdium	18
FIGURE 2.4 Décomposition du rendement de la vigne	19
FIGURE 2.5 Étapes et facteurs limitants de l'élaboration du rendement de la vigne	20
FIGURE 2.6 Période de formation des inflorescences dans les bourgeons latents à l'année $n-1$	21
FIGURE 2.7 Anatomie des inflorescences, des fleurs et des baies de la vigne	22
FIGURE 2.8 Schéma de la croissance des baies de la vigne	25
FIGURE 2.9 Évolution de la sensibilité de la vigne à l'oïdium au cours d'un cycle de développement en relation avec différentes dates de début d'épidémies	30
FIGURE 2.10 Modèle conceptuel de l'étude des relations entre deux services écosystémiques fournis par la vigne : un service d'approvisionnement (le rendement en raisins) et un service de régulation (la régulation de l'oïdium)	32
Chapitre 3 Matériel et méthodes	37
FIGURE 3.1 Expérimentation au champ : localisation géographique et disposition des cinq traitements	39
FIGURE 3.2 Localisation géographique des témoins non traités	40
FIGURE 3.3 Présentation de la démarche : complémentarité des approches expérimentales et de modélisation pour l'étude des relations entre deux services écosystémiques fournis par la vigne : un service d'approvisionnement (le rendement de la vigne) et un service de régulation (la régulation de l'oïdium)	43
Chapitre 4 Élaboration du rendement de la vigne	47
FIGURE 4.1 Analysis of possible critical periods of sensitivity of bud fertility and number of berries per bunch to water deficit (FTSW) in experiment 1, and details of the most significant time period for bud fertility and number of berries per bunch	57
FIGURE 4.2 Relationships between bud fertility and berry number per bunch at harvest in season 2 and predawn leaf water potential ($\Psi_{predawn}$), leaf nitrogen content (LNC) at flowering in season 1 and at flowering in season 2 for Shiraz and Aranel.	58

FIGURE 4.3	Effects of grapevine water and nitrogen status at flowering in season 1 on bud fertility and berry number per bunch at harvest in season 2 for Shiraz and Aranel	59
FIGURE 4.4	Quality of yield simulation for Shiraz and Aranel	60
FIGURE 4.5	Berry number per bunch at harvest in season 2 as a function of bud fertility at harvest in season 2	63
FIGURE 4.6	Relationships between fraction of transpirable soil water (FTSW) and various crop processes	64
Chapitre 5 Développement végétatif et régulation de l'oïdium		69
FIGURE 5.1	Description of vine growth and powdery mildew in the network of non-sprayed vineyard plots	75
FIGURE 5.2	Effect of the phenological stage when first symptoms of powdery mildew on leaves were detected on the incidence on leaves and the severity on berries at veraison	76
FIGURE 5.3	ROC curves	77
FIGURE 5.4	Relationship between the latent variables (inner model) of the PLS-PM for "mid epidemics"	79
FIGURE 5.5	Effect of vine growth on powdery mildew development	80
FIGURE 5.6	Distribution of epidemic earliness according to the phenological stage of detection of first symptoms of powdery mildew on leaves	84
FIGURE 5.7	Relationships between variables of grapevine vegetative growth	86
Chapitre 6 Compromis rendement - régulation de l'oïdium		87
FIGURE 6.1	Conceptual framework of the trade-off analysis	90
FIGURE 6.2	Relationship between leaf number and leaf biomass at flowering	92
FIGURE 6.3	Relationship between two ecosystem services to and from vineyards : grape yield and powdery mildew regulation	93
FIGURE 6.4	Effect of water stress at flowering on yield components and leaf biomass at flowering	95
FIGURE 6.5	Time-course of the predawn leaf water potential at flowering from 2010 to 2012	96
FIGURE 6.6	Assessment of the model's ability to reproduce observed relationships between grapevine yield and powdery mildew regulation	97
FIGURE 6.7	Win-win scenarios cannot be reached two consecutive years	99
FIGURE 6.8	Inter-annual stability of the trade-off between yield and powdery mildew regulation	101
FIGURE 6.9	Normalized distance in the trade-off space between <i>year 1</i> and <i>year 2</i> according to differences in water stress at flowering between <i>year 0</i> and <i>year 1</i> , and <i>year 1</i> and <i>year 2</i>	102
Chapitre 7 Discussion générale		109

FIGURE 7.1	Services écosystémiques (ES) fournis par la vigne dont les relations sont déterminées par le rapport feuilles - fruits à différents moment du cycle	111
FIGURE 7.2	La variabilité inter-annuelle du stress hydrique à floraison détermine les variations du rapport feuilles - fruits de la vigne	113
FIGURE 7.3	Relation entre le potentiel hydrique foliaire de base à la floraison et la masse des bois de taille	113
FIGURE 7.4	Les variations du rapport feuilles - fruits sont principalement déterminées par les variations du rendement	115
FIGURE 7.5	Effet du stress hydrique à la floraison sur les composantes du rendement et le développement végétatif de la vigne	117
FIGURE 7.6	L'élaboration d'une composante du rendement se déroule en deux phases : la détermination du maximum et l'évolution du maximum vers la valeur finale	120
FIGURE 7.7	Du rendement potentiel au rendement final : l'évolution du maximum comme un indicateur de pilotage du rendement de la vigne	121
FIGURE 7.8	La variabilité du potentiel de base à la floraison détermine la fréquence d'occurrence de compromis favorables et défavorables entre rendement de la vigne et régulation de l'oïdium	129
FIGURE 7.9	Des trajectoires théoriques permettent d'atteindre les zones de compromis favorables entre le rendement de la vigne et la régulation de l'oïdium tout en évitant les zones de compromis défavorables	130
Annexes		157
FIGURE A.1	Cycle annuel de développement de la vigne	158

Liste des tableaux

Chapitre 2 Synthèse bibliographique	13
TABLEAU 2.1 Effet de différents facteurs sur l’organogénèse du rameau de vigne	28
Chapitre 3 Matériel et méthodes	37
TABLEAU 3.1 Synthèse et description des variables mesurées dans l’expérimentation au champ et le réseau de témoins non traités	42
Chapitre 4 Élaboration du rendement de la vigne	47
TABLEAU 4.1 Climate and phenology	53
TABLEAU 4.2 Indicators of Shiraz grapevine (Experiment 1) water and nitrogen status over the three years of experiment	54
TABLEAU 4.3 Yield and yield components of Shiraz grapevine (Experiment 1) over the three years of experiment	55
Chapitre 5 Développement végétatif et régulation de l’oïdium	69
TABLEAU 5.1 Description of variables	71
TABLEAU 5.2 Descriptive statistics of variables describing vine growth and powdery mildew for mid epidemics and the two groups identified in PLS-PM with the REBUS-PLS algorithm	78
TABLEAU 5.3 Outer models description of the PLS-PM analyses performed for the two groups	82
TABLEAU 5.4 Description of the 3 types of powdery mildew epidemics and their consequences for powdery mildew development at veraison	83
Chapitre 6 Compromis rendement - régulation de l’oïdium	87
TABLEAU 6.1 Selection of a model to predict grapevine yield in year 2 from water stress at flowering in <i>year 1</i> and water stress at flowering in <i>year 2</i>	98
TABLEAU 6.2 Direction of the displacement in the trade-off space between <i>year 1</i> and <i>year 2</i> according to the relative values of water stress at flowering in <i>years 0, 1</i> and <i>2</i>	100
Annexes	157
TABLEAU B.1 Parameters of the simulations performed with the WaLIS model for Experiment 1	160

TABLEAU B.2	Goodness-of-fit indicators of the simulations performed with the Wa- LIS model for Experiment 1	162
TABLEAU C.1	Unidimensionality of indicators used in the PLS-PM analysis	163
TABLEAU C.2	Cross-loadings of the PLS-PM analyses performed for the two groups	164
TABLEAU C.3	Group comparison on path coefficients between latent variables . . .	165

Liste des sigles et abréviations

ANCOVA	Analysis Of Covariance
ANOVA	Analysis Of Variance
AOC	Appellation d'Origine Contrôlée
AOP	Appellation d'Origine Protégée
ASW	Available soil water
BSV	Bulletin de Santé du Végétal
ES	Ecosystem service
FTSW	Fraction of transpirable soil water
IFT	Indice de Fréquence de Traitement
IFV	Institut Français de la Vigne et du Vin
IGP	Indication Géographique Protégée
LDM	Leaf Dry Matter
LER	Leaf Emergence Rate
LNC	Leaf Nitrogen Content
MSF	Matière Sèche des Feuilles
NBB	Nombre de baies
NBF	Nombre de Feuilles
NBG	Nombre de grappes
NBR	Nombre de rameaux
OFF	Fréquence d'attaque de l'Oïdium sur Feuilles
OIF	Intensité d'attaque de l'Oïdium sur Feuilles
OFG	Fréquence d'attaque de l'Oïdium sur Grappes
OIG	Intensité d'attaque de l'Oïdium sur Grappes
P	Précipitations
PB	Masse moyenne d'une baie
PBT	Masse des Bois de Taille
PLS-PM	Partial Least Square Path Modelling
POD	Processus Opérationnel de Décision
REBUS-PLS	Response Based Unit Segmentation in Partial Least Squares
RDT	Rendement
ROC	Receiver Operating Characteristics
T	Température
TNT	Témoins Non Traités
TTSW	Total transpirable soil water
YAN	Yeast Assimilable Nitrogen
Ψ	Potentiel foliaire de base
$^{\circ}\text{Cj}$	Degrés-jours

Première partie

Contexte et problématique

Introduction générale : concilier productivité et réduction de l'utilisation des pesticides

1.1 Une question d'agronomie

1.1.1 L'agronomie : entre théorie et pratique

L'agronomie est une science ayant pour principal objet d'étude l'agriculture et la production de denrées alimentaires. Elle a donc besoin, d'une part, des développements théoriques nécessaires à l'évolution des sciences, et d'autre part, de répondre aux attentes de la société et des agriculteurs concernant la production agricole. Ces caractéristiques font de l'agronomie une science appliquée (Hénin, 1944). D'un point de vue historique, cela a eu pour conséquence de placer la résolution de problèmes posés par la société ou rencontrés par les agriculteurs comme cadre privilégié de production de connaissances, parfois au détriment des progrès théoriques et des débats entre théories apportant eux-mêmes leur propres questionnements. Cette situation, analysée en détail par Sebillotte (1974), implique pour l'agronome de mener de front deux tâches distinctes : (i) contribuer au développement de l'agronomie en tant que science, c'est-à-dire à l'évolution des objets, méthodes, concepts et théories qui constituent la science agronomique, et (ii) agir au niveau de la pratique agricole, c'est-à-dire contribuer à résoudre les problèmes.

Au cours de son histoire, l'agronomie a évolué en lien avec les problèmes rencontrés par la société et les agriculteurs. Cette évolution a été marquée par trois principales ruptures épistémologiques (Jouve, 2004) : (i) le champ cultivé est considéré comme un système dans lequel les interactions entre les composants sont l'objet d'étude, (ii) les déterminants des pratiques des agriculteurs ne sont pas qu'agronomiques, (ils peuvent être sociaux, économiques, historiques etc.), (iii) l'agriculture peut avoir d'autres objectifs que celui de produire des denrées alimentaires, des fibres ou de l'énergie. Ce dernier point se traduit par les concepts de "multifonctionnalité de l'agriculture" (Renting et al., 2009) et de "services écosystémiques" rendus par les agroécosystèmes (de Groot et al., 2002; Swinton et al., 2007; Zhang et al., 2007).

1.1.2 Piloter les relations entre services écosystémiques

Les services écosystémiques sont habituellement regroupés en quatre grandes classes¹ : les services d’approvisionnement (rendement des cultures, provision d’eau), les services de régulation (régulation du climat, des maladies), les services culturels (agrément, spiritualité) et les services d’auto-entretien nécessaires à l’octroi de tous les autres services fournis par les écosystèmes (constitution des sols, biodiversité, production primaire). Il est également courant de distinguer les services (désirables) des dis-services (indésirables) (Zhang et al., 2007), ces derniers incluant par exemple les différentes formes de pollution des milieux naturels (émission de gaz à effet de serre, pollution des sols et des nappes phréatiques par les pesticides).

Maximiser les services tout en minimisant les dis-services rendus par les agroécosystèmes, constitue aujourd’hui un objectif majeur de l’agronomie. La conception de systèmes de culture répondant à cet objectif doit tenir compte du fonctionnement bio-physique du champ cultivé ainsi que des possibilités de pilotage dont disposent les agriculteurs. En effet, compte-tenu des interactions entre les composants du champ cultivé et du fait que les déterminants des pratiques des agriculteurs ne sont pas qu’agronomiques, certains services ne peuvent être maximisés en même temps. Une situation de compromis entre deux services est atteinte lorsque l’augmentation de la fourniture d’un des deux services entraîne la diminution de l’autre. La situation inverse, lorsqu’une augmentation de l’un entraîne une augmentation de l’autre, est appelée synergie. Deux services peuvent également être indépendants l’un de l’autre (Power, 2010). Identifier les relations de synergie, compromis et d’indépendance entre services et dis-services est donc un prérequis indispensable à une meilleure gestion des agroécosystèmes (Power, 2010; Kremen, 2005).

1.1.3 Productivité agricole et pesticides : un problème mondial

Aujourd’hui, l’agronomie doit résoudre un nouveau problème : celui de concilier la productivité de l’agriculture (service d’approvisionnement) avec la réduction des effets néfastes des pesticides sur l’environnement et la santé humaine (dis-services). D’une part, plusieurs études prévoient qu’une augmentation de la production agricole mondiale de 30 à 80 % sera nécessaire à l’horizon 2050². Deux raisons sont avancées pour expliquer cette augmentation. La première est la demande croissante en denrées alimentaires due à l’augmentation de la population mondiale et à l’élévation du niveau de vie moyen (PIB/hab³) (Tilman et al., 2011). La seconde est la croissance des usages non alimentaires (notamment énergétiques et chimiques) de la biomasse agricole (Guillou et al., 2013). D’autre part, les effets indésirables sur l’environnement et la santé humaine de l’utilisation excessive de pesticides font l’objet d’un constat unanimement partagé. La contamination des milieux naturels par les pesticides est avérée, que ce soit pour l’eau (Trégouët et al., 2011), les sols (Imfeld and Vuilleumier, 2012; Köhler and Triebkorn, 2013) ou l’air (Halsall et al., 1998; Jaward et al., 2004; Sarigiannis et al., 2013) et les effets néfastes de ces contaminations sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Potts et al., 2010; Hole et al., 2005; Geiger et al., 2010; Köhler and Triebkorn, 2013) ainsi que sur

1. Millenium Ecosystem Assessment (<http://www.maweb.org>)

2. INRA-CIRAD (2009), prospective Agrimonde; FAO (2009), l’Agriculture mondiale à l’horizon 2050

3. Produit Intérieur Brut par habitant

la santé humaine⁴ sont reconnus.

Cependant, l'utilisation des pesticides fait partie intégrante de la plupart des stratégies de protection des cultures, sans lesquelles les pertes de rendement dues à l'augmentation des dégâts causés par les bioagresseurs (maladies, mauvaises herbes et ravageurs) pourraient atteindre 50 à 80% à l'échelle mondiale (Oerke, 2006). Il s'agit donc de réduire les effets néfastes de l'utilisation des pesticides sans compromettre la productivité de l'agriculture.

1.1.4 L'utilisation de pesticides : un facteur de réduction des risques

L'agriculture est une activité dans laquelle les sources d'incertitude sont nombreuses (Moschini and Hennessy, 2001) : incertitude de la production (la qualité et la quantité qui sont produites dépendent d'éléments non ou partiellement maîtrisables comme le climat et les maladies), incertitude des prix (la variabilité du prix des denrées alimentaires est une réalité, notamment sur le marché mondial, et les décisions de production doivent être prises bien avant de connaître le prix définitif de vente de la production), incertitude des politiques (des changements de fiscalité, de taux d'intérêt ou de taux de change peuvent générer des coûts non prévus). L'exposition d'une exploitation agricole à un lot d'incertitudes pouvant entraîner des conséquences économiques défavorables est définie comme un risque (Hardaker et al., 2004). La perception du risque et l'attitude face au risque perçu sont des déterminants importants des pratiques des agriculteurs car ils jouent un rôle essentiel dans les processus de prise de décision (McRoberts et al., 2011; Gardebroek, 2006; Menapace et al., 2012; Wang et al., 2012).

La gestion des risques est particulièrement importante dans le cas des décisions liées à la protection des cultures et plus spécifiquement à l'application de pesticides (Mumford and Norton, 1984; Gent et al., 2011). De nombreuses études portant sur l'analyse économique de différentes stratégies de traitement (Fabre et al., 2007; Mumford and Norton, 1984), ou sur l'adoption d'outils d'aide à la décision (Gent et al., 2013) ont mis en évidence une attitude de forte aversion au risque des agriculteurs. Cette attitude les conduit à préférer les stratégies limitant le risque de chute du revenu (*i.e.* chute de la production) aux stratégies le maximisant. Cette situation est d'autant plus marquée que le prix de vente de la production est élevé, ce qui concerne donc notamment les cultures à forte valeur ajoutée (Gent et al., 2013).

L'utilisation de pesticides permet de limiter les risques de pertes de récolte liées aux maladies et aux ravageurs des cultures et stabilise donc la production. De ce fait, et compte-tenu de l'attitude des agriculteurs face au risque, leur niveau d'utilisation par les agriculteurs est, de manière générale, considéré comme conforme à la rationalité économique (Aubertot et al., 2005). La stabilité temporelle des services rendus par les agroécosystèmes est donc un critère important qui doit être pris en compte dans la recherche de solutions pour concilier productivité et réduction des effets indésirables de l'usage des pesticides.

1.1.5 Comment réduire les effets indésirables des pesticides ?

Des options techniques permettant de réduire les effets indésirables des pesticides peuvent être envisagées à plusieurs niveaux. Le premier niveau est celui du système de culture. A cette échelle, trois catégories d'actions peuvent être distinguées (Aubertot et al., 2005) :

4. Inserm (2013), Pesticides : effets sur la santé, Expertise collective

1. *Limiter les transferts de pesticides vers l'environnement.* Cette catégorie d'action comprend principalement l'adaptation des usages des produits phytosanitaires aux conditions de milieu, la limitation de la dispersion pendant ou après l'application de produits et le piégeage des fuites éventuelles au-delà de la parcelle traitée. L'amélioration des équipements d'application des produits phytosanitaires, les pulvérisateurs (Escolà et al., 2013; Gil et al., 2013), rentre dans cette catégorie.
2. *Réduire la consommation de pesticides par un raisonnement accru de leur utilisation.* Cette catégorie regroupe l'appréciation de la pertinence du traitement ou du programme de traitement, le choix du produit le plus adapté, l'amélioration de l'efficacité du traitement, la gestion des risques d'apparition de résistances chez les bioagresseurs visés, la connaissance et l'évaluation des pratiques et des conseils (Gent et al., 2013).
3. *Réduire la consommation de pesticides par des système de culture limitant les risques phytosanitaires* (Meynard, 2003; Médiène et al., 2011). Cette catégorie comprend par exemple le choix de variétés moins sensibles aux bioagresseurs, une gestion de l'architecture du couvert cultivé défavorable aux bioagresseurs (Tivoli et al., 2013; Calonnec et al., 2013), la lutte biologique, la gestion des inter-cultures, le raisonnement des successions et des associations culturales, l'effet du paysage sur les dynamiques de bioagresseurs. Cette catégorie correspond à un changement de système et non à un ajustement du système existant (Keating et al., 2010).

La réduction des effets indésirables de l'utilisation des pesticides peut également être envisagée à d'autres niveaux que celui du système de culture. C'est le cas des mesures économiques concernant le prix des pesticides. Nous ne nous étendrons pas sur ce point dans la mesure où ce n'est pas le sujet de cette thèse, mais seulement pour souligner son lien avec les actions au niveau du système de culture. Les trois catégories présentées ci-dessus peuvent être caractérisées par une rapidité de mise en œuvre des actions qu'elles comprennent : les actions de la catégorie 1 peuvent être mises en place très rapidement, tandis que le temps nécessaire est plus élevé pour la catégorie 2 et augmente encore pour la catégorie 3. En lien avec cette dimension temporelle, l'élasticité⁵ de la consommation de pesticides face à leur prix est considérée comme faible à court terme, moyenne à moyen terme et forte à long terme, ce qui correspond au temps nécessaire pour mettre en œuvre des systèmes de cultures (catégorie 3) limitant les risques phytosanitaires (Aubertot et al., 2005).

1.1.6 Quelles marges de manœuvres ?

En France, à l'issue de l'étude Ecophyto R&D menée par l'INRA, Butault et al. (2010) estiment qu'une réduction de l'ordre de 30% des pesticides utilisés serait possible sans bouleversement majeur des systèmes de production, c'est-à-dire en s'appuyant surtout sur les catégories 1 et 2 ci-dessus. Par contre, une réduction de l'ordre de 50% supposerait une nouvelle conception des systèmes de culture (catégorie 3 ci-dessus), avec de fortes disparités entre les grands types de production. Par exemple, en grandes cultures cela nécessiterait un recours

5. L'élasticité mesure la variation d'une grandeur provoquée par la variation d'une autre grandeur. Ainsi, pour un produit donné, lorsque les volumes demandés augmentent de 15 % quand le prix de vente baisse de 10 %, l'élasticité de la demande par rapport au prix de vente est le pourcentage résultant du quotient de la variation de la demande rapporté à la variation de prix de vente, soit $(15\% / -10\%) = -1.5$.

à des rotations plus longues, tandis qu'en arboriculture fruitière l'implantation de variétés résistantes aux maladies serait un des principaux leviers d'action. La consommation de pesticides en France a diminué pour la première fois en France en 2012 ⁶.

1.2 Productivité et utilisation des pesticides en viticulture

1.2.1 Rendement de la vigne et qualité du raisin

Une particularité importante de la viticulture est le pilotage conjoint du rendement et de la qualité du raisin, en cohérence avec le type de vin recherché et le marché sur lequel le vin sera vendu. Ainsi, le rendement *visé par le viticulteur* peut varier de 20 hL ha⁻¹ à 200 hL ha⁻¹ selon l'orientation du domaine viticole considéré (Mézière et al., 2009). La gamme de rendement considérée comme optimum pour la production de vin de qualité est habituellement différente pour les vins blancs et les vins rouges. Pour ces derniers, un rendement trop élevé est souvent considéré comme incompatible avec une bonne qualité du produit. Cette assertion repose d'une part sur les relations observées entre le rapport surface foliaire à la vendange/rendement et des paramètres de qualité des baies (teneur en sucres, coloration des baies) (Kliewer and Dokoozlian, 2005), et d'autre part sur l'acception que des baies de petite taille ont un effet positif sur la qualité en raison d'un rapport surface/volume plus élevé, bien que ce dernier point soit l'objet de débats (Matthews and Nuzzo, 2007; Barbagallo et al., 2011). De nombreuses pratiques comme la taille, l'ébourgeonnage, l'effeuillage, le rognage et l'écimage, ainsi que l'égrappage à différents stades du cycle de la vigne sont pratiquées couramment et ont pour principal but de modifier les rapports source - puits ⁷ dans un objectif de maîtrise de la qualité (Howell, 2001).

Ce lien généralement admis entre rendement et qualité du vin a contribué à justifier l'encadrement réglementaire des rendements viticoles en fonction des types de vin. L'exemple français est à ce titre éloquent : les cahiers des charges limitent le rendement maximum des IGP ⁸ (120 hL ha⁻¹ en IGP Méditerranée) et surtout des AOC ⁹ (en général autour de 40-50 hL ha⁻¹), ces dernières représentant 45% de la production française en 2012 ¹⁰.

1.2.2 Variabilité du rendement de la vigne

La vigne est une culture dont le rendement est très variable : ses variations inter-annuelles sont généralement supérieures à 15% et dépassent régulièrement 35% (Vasconcelos et al., 2009; Clingeleffer et al., 2001; Clingeleffer, 2010; Keller, 2010), ce qui est plus élevé que pour de nombreuses autres cultures. Chloupek et al. (2004) ont ainsi montré que les variations inter-annuelles du rendement de la vigne étaient les plus élevées d'un ensemble de 16 cultures (dont le blé, l'orge, le maïs, le pois, le haricot, la pomme de terre et la betterave) comparées sur une période de 58 ans. Toutefois, les déterminants de l'élaboration du rendement de la vigne sont

6. <http://www.lesechos.fr>, 10 décembre 2013

7. les rapports sources-puits désignent les équilibres trophiques entre les organes de la plante producteurs de biomasse (organes sources) et les organes de la plante importateurs de biomasse (organes puits). La force de puits d'un organe désigne sa capacité à attirer la biomasse provenant des organes sources (Marcelis, 1996).

8. Indication Géographique Protégée

9. Appellation d'Origine Contrôlée

10. <http://www.franceagrimer.fr>, page consultée en janvier 2014

encore mal compris et ces variations restent difficilement prévisibles (Keller, 2010; Clingeleffer, 2010).

Ces fortes variations du rendement peuvent avoir des conséquences à l'échelle de l'exploitation, notamment en termes économiques, ou d'organisation du travail (en particulier en cave pour la vinification), ou encore sur la qualité de la production. Ce dernier point est illustré par l'existence de millésimes particuliers, pour lesquels la qualité du vin est reconnue comme supérieure aux autres années. Lorsque les variations du rendement sont synchronisées dans plusieurs bassins de production, elles peuvent avoir des conséquences à des échelles plus importantes, nationale voire internationale. Ce fut par exemple le cas en 1995 et 1996 en Australie, où la production fut successivement très faible puis très forte avec des impacts économiques importants sur l'industrie vitivinicole nationale (Clingeleffer et al., 2001). Ce fut également le cas en Europe en 1979 et 1980 : ces deux années de très fortes production déclenchèrent la seconde "guerre du vin" en 1981 dans le cadre de la 3^e organisation commune de marché (OCM) vitivinicole européenne (Hannin et al., 2010).

Enfin, un dernier point mérite d'être souligné dans le cas de la viticulture française en particulier : l'importance économique de la viticulture sur le plan national. Avec 11,6 milliards d'euros de chiffre d'affaire à l'export en 2012, le secteur des vins et spiritueux est le deuxième secteur excédentaire de la balance commerciale française après l'aéronautique, et représente 83% de l'excédent de l'agroalimentaire ¹¹.

1.2.3 La viticulture fortement consommatrice de pesticides

La viticulture fait partie des activités agricoles fortement consommatrices de pesticides par unité de surface. Ainsi, en France, la viticulture représente environ 3% de la surface agricole utile (SAU) et consomme environ 14% (en valeur) des pesticides (Butault et al., 2010), parmi lesquels une majorité de fongicides (80%, Mézière et al. (2009)).

Les bio-agresseurs potentiels de la vigne sont nombreux : ravageurs aériens et souterrains, maladies cryptogamiques ¹², bactériennes ou virales. Ils peuvent menacer la récolte (agents de destruction des feuilles, des rameaux, des racines ou des grappes), sa qualité (pourritures, moisissures, insectes perforateurs des baies) ou la survie des souches (agents responsables de dépérissements ou de dégénérescence) (*cf.* la typologie proposée par Clerjeau (2005)). Malgré cette diversité, deux maladies cryptogamiques, le mildiou (*Plasmopara viticola*) et l'oïdium (*Erysiphe necator*), représentent 70% des dépenses phytosanitaires (Aubertot et al., 2005). Cette situation est à l'origine d'un problème très répandu en viticulture : la contamination des sols par le cuivre (Komárek et al., 2010). En effet, de nombreux produits antifongiques sont à base de cuivre (notamment la *bouillie bordelaise*) et ces produits sont les seuls aujourd'hui autorisés en agriculture biologique. Les dépenses de pesticides en viticulture (398 € ha⁻¹ an⁻¹) sont fortes comparées aux grandes cultures (131 € ha⁻¹ an⁻¹), mais leur poids dans le produit brut d'exploitation est beaucoup plus faible : 11% contre 22% (Aubertot et al., 2005). De ce point de vue, le faible poids économique du coût des pesticides dans le résultat d'une exploitation viticole n'est pas considéré comme une incitation à la prise du risque que représente leur réduction en termes de pertes de rendement (Aubertot et al., 2005).

11. <http://www.franceagrimer.fr>, page web consultée en janvier 2014

12. Cryptogamique : se dit des affections causées aux végétaux par des champignons microscopiques

Le niveau d'utilisation des pesticides varie beaucoup selon les régions viticoles (Mézière et al., 2009) : en Champagne, l'Indice de Fréquence de Traitement¹³ de référence en 2006 s'élève à 23,8 alors qu'il atteint seulement 8,8 en région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA). Ces variations sont en partie dues à des caractères permanents du milieu spécifiques de chaque région : climat plus ou moins favorable aux bioagresseurs de la vigne, sensibilité aux bioagresseurs des principaux cépages implantés dans chaque région. Elles peuvent également être liées à des pratiques, et notamment à des objectifs de rendement différents et aux niveaux de maîtrise de la vigueur qui en découlent. Ainsi, en 2006, le rendement moyen en Champagne a été estimé à 92 hL ha⁻¹ contre 46 hL ha⁻¹ en région PACA, (Mézière et al., 2009).

1.2.4 Comment réduire le recours aux pesticides en viticulture ?

Dans ce paragraphe, l'attention a été portée sur les maladies cryptogamiques, leur poids important dans les dépenses phytosanitaires ayant été souligné ci-dessus. Les options techniques pouvant contribuer à la réduction de l'usage des fongicides en viticulture font partie des trois catégories présentées dans le paragraphe 1.1.5 :

1. *l'amélioration de la qualité de la pulvérisation et l'adaptation de la dose au volume de végétation* constituent des pistes prometteuses de réduction. En effet, des essais conduits en Bourgogne montrent qu'une réduction de doses de 30% permet une bonne protection du vignoble de qualité à la condition d'avoir un matériel performant et bien réglé, assurant une répartition homogène de la pulvérisation (Mézière et al., 2009). L'adaptation de la quantité de produit phytosanitaire au volume de végétation, associée à l'utilisation de matériel de pulvérisation performant permettrait une économie de 50% des quantités de fongicides (mildiou et oïdium) appliquées sur une campagne (programme d'expérimentation "Optidose" de l'IFV) Davy (2007).
2. *La mise au point de règles de décision pour réduire le nombre d'applications de fongicides* est également une piste encourageante. De récents travaux de recherche ont permis l'élaboration d'un processus opérationnel de décision (POD) d'application des traitements contre le mildiou et l'oïdium, baptisé "POD Mildium" (Léger et al., 2010). Cette procédure intègre des indicateurs de risques à deux échelles spatiales : micro-régionale (avertissements agricoles, prévisions météo) et parcellaire (observations). Le POD Mildium a été mis en application durant trois années sur des parcelles expérimentales du bordelais et a permis d'obtenir, suivant les années, une réduction de 30 à 60% des IFT (contre mildiou et oïdium), par rapport aux pratiques courantes de ce vignoble (Mézière et al., 2009).
3. *La conception de systèmes de culture limitant les risques phytosanitaires* est cependant limitée dans le cas de la viticulture. Tout d'abord, le recours aux rotations, pivot majeur de la lutte contre les bioagresseurs pour les cultures annuelles, n'est pas envisageable pour une culture pérenne dont la durée de vie peut atteindre une centaine d'années. Ensuite, la vigne se trouve en situation de quasi-monoculture dans des bassins de production de tailles diverses mais dont les contours et la composition variétale sont figés dans le cas

13. L'indice de fréquence de traitement (IFT) est un indicateur d'intensité d'utilisation de produits phytosanitaires. Il correspond au nombre de doses homologuées appliquées à l'hectare depuis la récolte du précédent jusqu'à la récolte de la culture en cours.

des appellations d'origine (AOC, IGP). Cette composition variétale est motivée par des considérations de qualité des produits et non de résistance ou tolérance aux bioagresseurs. Dans ce contexte, les travaux de recherche réalisés au cours de la dernière décennie sur les relations entre l'architecture des couverts végétaux et la dynamique des épidémies (Calonnec et al., 2013; Tivoli et al., 2013; Andrivon et al., 2013; Ney et al., 2013) suscitent un intérêt croissant. Ces travaux montrent un impact important de l'architecture des couverts (organisation spatiale des organes des plantes dans le couvert : densité volumique d'organes, position relative des organes les uns par rapport aux autres) et de la croissance des cultures sur certains processus liés à la progression des épidémies : interception de l'inoculum, réceptivité des tissus à l'infection, microclimat à l'intérieur du couvert (Tivoli et al., 2013). Ces relations ont été étudiées dans le cas des pathosystèmes¹⁴ vigne - oïdium et vigne - botrytis (Calonnec et al., 2013) et constituent une voie alternative pour la réduction de l'utilisation des pesticides compatible avec le cadre défini par les AOC et le caractère pérenne de la vigne.

De récents travaux de génétique ouvrent également des perspectives importantes pour la création de variétés de vigne résistantes aux maladies cryptogamiques. Ainsi, le clonage positionnel et la validation fonctionnelle des gènes *Mr-run1* et *Mr-rpv1* qui confèrent la résistance totale à l'oïdium et au mildiou chez la vigne a été réalisé pour la première fois en 2013 (Feechan et al., 2013). Cependant ces aspects génétiques sont en dehors du sujet de cette thèse et ne seront donc pas développés ici.

1.3 Définition de la problématique

Façonner l'architecture du couvert et piloter la croissance de la vigne pour contrôler les maladies cryptogamiques apparaît donc être une voie intéressante pour la réduction de l'usage des pesticides en viticulture (Calonnec et al., 2013) compatible avec le cadre défini par les AOC et le caractère pérenne de la vigne. Cependant, les résultats de l'étude ECOPHYTO R&D Mézière et al. (2009) suggèrent qu'une telle stratégie pourrait engendrer des baisses du rendement de la vigne. Dans cette étude, les "niveaux de rupture"¹⁵ présentant une plus faible utilisation de pesticides présentent également des rendements moyens plus faibles. L'hypothèse avancée par les auteurs pour expliquer cette situation n'est pas celle de pertes de récolte associées à un moindre contrôle des bio-agresseurs, mais bien celle d'un objectif de rendement plus faible, associé à un développement végétatif plus faible de la culture. Ils concluent que la généralisation de ce type de stratégie pourrait se traduire par des baisses de rendement assez conséquentes et de nouveaux équilibres entre les types de vins mis sur le marché (Mézière et al., 2009).

La question peut donc être posée sous la forme de la relation entre deux services : un service d'approvisionnement (le rendement de la vigne) et un service de régulation (la régulation des maladies cryptogamiques par l'architecture du couvert et le développement végétatif de la

14. Un pathosystème est, dans un écosystème, un sous-système régi par une forme de parasitisme. Un pathosystème est composé d'un hôte (ici la vigne) et d'un parasite (ici une maladie cryptogamique). Le parasite peut être n'importe quelle espèce dont les individus passent une part significative de leur vie sur un individu hôte dont ils tirent les éléments nutritifs qui leur sont nécessaires.

15. un niveau de rupture est un type de stratégie de protection phytosanitaire (permanente, raisonnée, utilisation d'alternative aux pesticides)

vigne). Quelle est la forme de cette relation? Peut-on maximiser ces deux services en même temps? Cette question est le sujet de cette thèse. Compte-tenu de l'importance de cette maladie et des travaux déjà réalisés à son endroit, ce sujet sera traité dans le cas du pathosystème formé par la vigne et l'oïdium.

L'hypothèse générale proposée est celle de l'existence d'une relation de compromis entre le rendement de la vigne et la régulation de l'oïdium. En effet, les travaux de recherches concernant l'étude des relations entre architecture des couverts végétaux et épidémiologie montrent que la combinaison d'un faible développement végétatif et d'une porosité du couvert élevée a un effet négatif sur l'efficacité d'infection et la dispersion des spores, ce qui réduit la progression de l'épidémie (Calonnec et al., 2013). Or, l'architecture du couvert détermine également la quantité de rayonnement intercepté et donc la quantité de biomasse produite par photosynthèse (Monteith and Moss, 1977). Un faible développement végétatif et une forte porosité du couvert devraient donc réduire l'efficacité d'interception du rayonnement et avoir un effet négatif sur le rendement.

De plus, compte-tenu de la forte variabilité du rendement de la vigne évoquée précédemment et de l'importance de la stabilité des performances des systèmes de cultures dans le contexte de la protection phytosanitaire (en lien avec la notion de risque), la question de la stabilité inter-annuelle de la relation entre le rendement de la vigne et la régulation de l'oïdium se pose également. Ces éléments nous amènent donc à formuler la problématique générale de cette thèse :

PROBLÉMATIQUE

Existe-t-il une relation de compromis entre le rendement et la régulation de l'oïdium chez la vigne? Si oui, certains compromis sont-ils plus favorables que d'autres? Ces compromis favorables sont-ils atteignables de manière stable par un pilotage adapté?

Pour répondre à cette problématique, il apparaît nécessaire d'étudier les trois axes suivants :

1. **Le premier axe** concerne l'élaboration du rendement de la vigne, et plus précisément l'effet de la disponibilité des ressources (température, lumière, eau, azote) sur les processus physiologiques déterminant les composantes du rendement. C'est une étape indispensable pour comprendre la fourniture du service d'approvisionnement et sa stabilité inter-annuelle.
2. **Le deuxième axe** concerne les interactions entre le développement végétatif de la vigne et le développement de l'oïdium. L'étude de cet axe devrait permettre d'identifier les caractéristiques du développement végétatif de la vigne pertinentes du point de vue de la régulation de l'oïdium.
3. **Le troisième axe** concerne l'effet de la variation des ressources (température, lumière, eau, azote) sur le rendement et le développement végétatif de la vigne. C'est un axe transversal aux deux premiers. Il permet de faire le lien entre la fourniture des deux services considérés (rendement de la vigne et régulation de l'oïdium) et d'une part les pratiques culturales (et donc le pilotage) et d'autre part le climat, ces deux éléments pouvant modifier la disponibilité des ressources.

La synthèse bibliographique présentée dans le **Chapitre 2** est organisée selon ces trois axes.

Synthèse bibliographique : Nécessité d'une approche dynamique des relations entre le rendement de la vigne et sa sensibilité à l'oïdium

2.1 Présentation générale de la vigne et de l'oïdium

2.1.1 La vigne : une culture pérenne cultivée en rangs

La vigne (*Vitis vinifera* L.) est une espèce pérenne de la famille des *Vitaceae*. Elle présente de nombreuses variétés, appelées cépages (environ 9000 cépages sont recensés dans le monde, 210 sont autorisés en France). La durée de vie d'une parcelle de vigne varie de 30 à 100 ans environ.

Cycle de développement Le cycle de la vigne se découpe en 6 grandes phases (Figure 2.1) :

1. le développement des rameaux et des inflorescences, du débourrement à la floraison,
2. la floraison, de l'ouverture des fleurs à la nouaison (transformation des fleurs en fruits),
3. la formation des baies, de la nouaison à la véraison,
4. le remplissage des baies, de la véraison jusqu'à la maturité (vendange),
5. la mise en réserve, de la vendange à la fin de la chute des feuilles est caractérisée par l'accumulation d'éléments nutritifs (notamment carbone et azote) principalement dans les racines. Ces réserves serviront à alimenter la croissance au débourrement du cycle suivant,
6. la dormance hivernale, de la fin de la chute des feuilles au débourrement du cycle suivant.

Une présentation détaillée des stades phénologiques de la vigne selon l'échelle d'Einhorn et Lorenz modifié par Coombe (1995) est disponible en Annexe A.1.

Anatomie et développement végétatif Un cep de vigne est composé de racines, d'une souche (porte-greffe et greffon) et de rameaux dont le nombre varie selon les pratiques de taille (de 6 à 20 en général) (Figure 2.2A). Comme pour la plupart des plantes ligneuses décidues, les rameaux de vigne se développent à partir de bourgeons latents formés au cours du cycle précédent (Figure 2.2B). Chez la vigne, ces bourgeons latents contiennent 8 à 11 phytomères

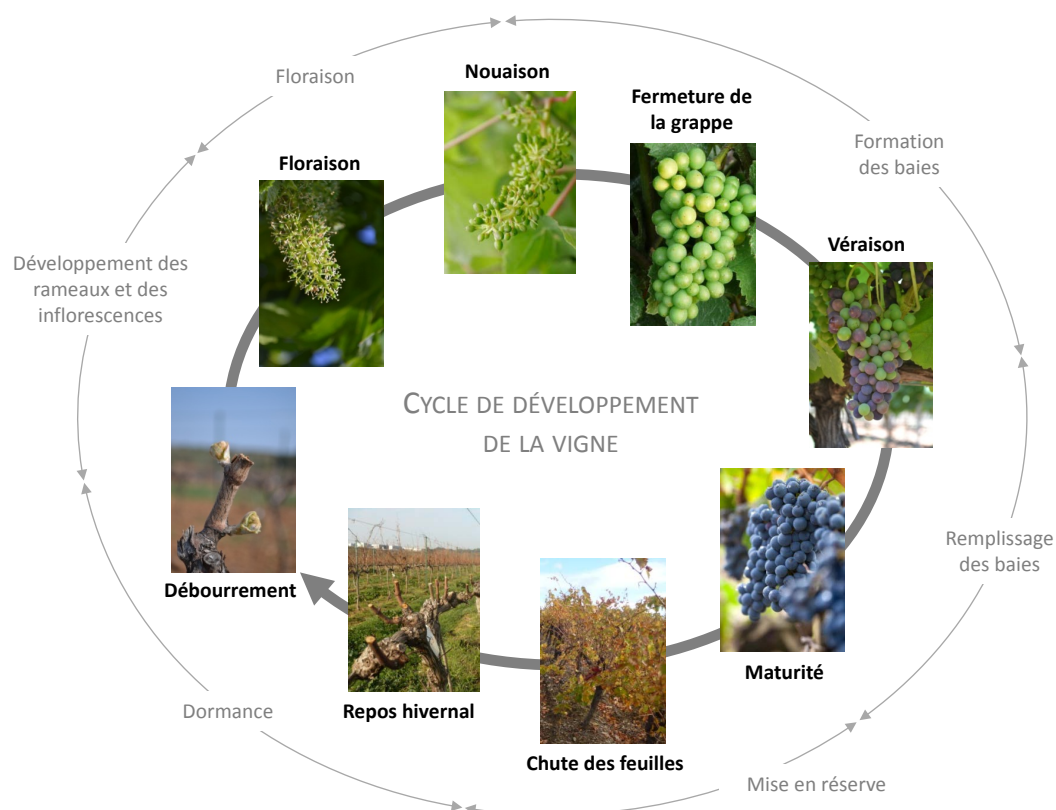


FIGURE 2.1 – Cycle annuel de développement de la vigne. Le schéma représente les principaux stades phénologiques de la vigne (photos) et les principaux processus physiologiques (cercle extérieur en gris clair) au cours du cycle de la vigne. Une présentation détaillée des stades phénologiques de la vigne selon l'échelle d'Einhorn et Lorenz modifié par Coombe (1995) est présentée en Annexe A.1.

préformés et dans lesquels les inflorescences sont localisées (Huglin and Schneider, 1998). Le rameau de vigne est un système ramifié composé de deux types d'axes (Figure 2.2B) : l'axe principal (*Axe I*) et les ramifications (*Axes II*), tous deux à croissance indéterminée (Barthélémy and Caraglio, 2007). Chaque axe est composé d'un empilement de phytomères, unité fonctionnelle composée : d'un nœud, d'une feuille, d'un entre-nœud, d'un bourgeon latent, et d'un bourgeon axillaire pouvant se développer en un axe d'ordre supérieur (Figure 2.2B). Le développement des rameaux résulte de trois processus : (i) *l'organogénèse*, ensemble des processus de formation des organes (Turc and Lecoer, 1997). L'organogénèse des axes résulte de l'activité des méristèmes apicaux qui mettent en place des primordias (Nougarède and Rembur, 1978); (ii) *la morphogénèse*, ensemble des processus d'expansion des tissus et des organes, et (iii) *la croissance en biomasse*, pouvant être décomposée en deux processus : la production de biomasse à l'échelle de la plante entière ou de plusieurs organes et l'allocation de cette biomasse entre les organes (Pallas et al., 2010).

Itinéraire technique Bien que d'autres systèmes de conduite existent, la vigne est majoritairement cultivée en rangs. L'entretien du sol sur le rang ou entre les rangs est réalisé par désherbage chimique ou mécanique ou par de l'enherbement. Cette dernière pratique s'est fortement répandue au cours des dernières décennies, particulièrement dans les vignobles septentrionaux et principalement entre les rangs¹, notamment en raison de la concurrence pour les ressources hydrique et azotée exercée par l'enherbement vis-à-vis de la vigne (Celette et al., 2008, 2009). Le début du cycle de la vigne (débourrement - floraison) voit la mise en œuvre de pratiques de conduite du couvert comme l'ébourgeonnage (réduction du nombre de rameaux) et le palissage. Ensuite, selon le niveau de développement végétatif, le volume du couvert est maîtrisé par écimages et rognages successifs (2 à 3 écimages par saison sont courants dans le Languedoc-Roussillon). Les premiers traitements phytosanitaires peuvent être appliqués dès le débourrement et se poursuivre jusqu'à quelques semaines avant la vendange en fonction du délai de traitement avant récolte des produits appliqués. La vendange est majoritairement mécanique, bien que la vendange manuelle soit courante, notamment dans un objectif de qualité ou lorsqu'une pente trop forte interdit l'entrée des machines à vendanger dans les parcelles. Enfin, la taille a lieu durant l'hiver. Elle peut être mécanique, bien qu'actuellement majoritairement manuelle. La vigne est une plante dont les besoins en azote sont considérés comme modestes, ce qui explique que la fertilisation ne soit une pratique systématique en viticulture. Estimés à 30-40 kgN ha⁻¹ an⁻¹ en moyenne, ces besoins varient avec le rendement et peuvent aller de 20 à 80 kgN ha⁻¹ pour des rendements allant de 7 à 25 t ha⁻¹ (Huglin and Schneider, 1998). L'irrigation de la vigne est quant à elle très encadrée en France². Elle est interdite pour tous les vins entre le 15 août (ou la véraison) et la récolte et soumise à autorisation entre le 15 juin (ou la floraison) et le 15 août (ou la véraison) pour les AOC.

2.1.2 L'oïdium : un parasite externe obligatoire et polycyclique

Erysiphe necator, le pathogène responsable de l'oïdium de la vigne, est un parasite externe obligatoire des *Vitacea*, qui se développe sous la forme de mycélium à la surface des tissus :

1. De la place pour l'herbe dans les vignes. Agreste Primeur n° 221. Février 2009.

2. décret n° 2006-1527 du 4 décembre 2006

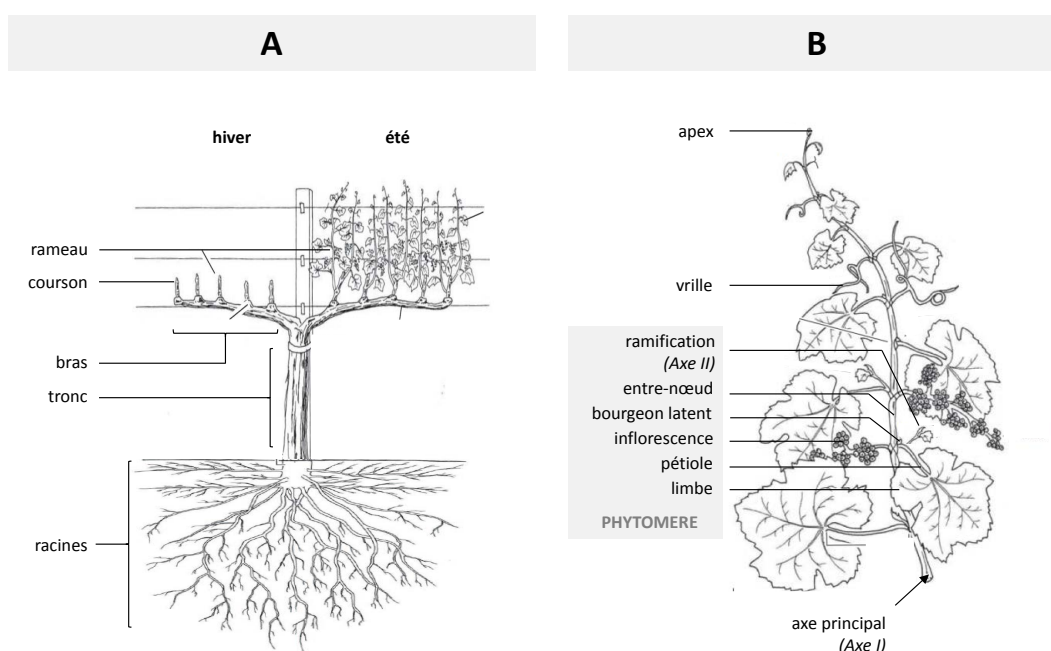


FIGURE 2.2 – Anatomie du cep (A) et du rameau (B) de vigne. Source : (Hellman, 2003). Un phytomère est une unité fonctionnelle d'une plante produite par l'activité des méristèmes apicaux.

feuilles, tiges, baies ((Figure 2.3A-C) (Gadoury et al., 2012). Il peut entraîner des pertes catastrophiques de récolte (*i.e* la chute de 80% de la production de vin en France, lors de son apparition en 1847) et a également des conséquences négatives sur la qualité du vin produit (Calonnec et al., 2004).

Cycle de développement L'oïdium présente deux formes de conservation hivernale : (i) du mycélium³ hivernant dans des bourgeons infectés, qui correspond à un cycle de reproduction asexuée, et (ii) les cleistothèces⁴, localisés sur l'écorce des ceps, et qui correspondent à un cycle de reproduction sexuée. A la sortie de l'hiver et selon les conditions climatiques, ces deux formes sont à l'origine des contaminations primaires qui marquent le début d'une nouvelle épidémie (Figure 2.3). Ensuite, par un cycle de reproduction asexué qui peut avoir lieu plusieurs fois au cours du cycle de la vigne, l'épidémie progresse par contaminations secondaires (Figure 2.3). Cette dernière caractéristique est à l'origine de multiplications explosives qui compliquent le contrôle de la maladie au vignoble (Gadoury et al., 2012). Le cycle de l'oïdium, qu'il soit sexué ou asexué, peut se résumer par cinq processus essentiels : l'interception de l'inoculum par la plante, l'infection (germination et pénétration), la colonisation des tissus infectés, la production de spores et la dispersion des spores (par le vent ou par l'eau) vers d'autres organes, plantes

3. Le mycélium est la partie végétative des champignons ou de certaines bactéries filamenteuses comme les Actinomycètes. Il est composé d'un ensemble de filaments, plus ou moins ramifiés, appelés hyphes, que l'on trouve dans le sol ou le substrat de culture.

4. Le cleistothèce est un organe en forme de sphère, sans ouverture, qui contient les asques et les ascospores chez certains champignons ascomycètes.

et/ou couverts végétaux (Agrios, 2005).

Besoins climatiques Ce champignon ne nécessite pas d'eau liquide pour germer et se développer, cependant il requiert une hygrométrie élevée et une faible luminosité (Willoquet et al., 1996; Carroll and Wilcox, 2003; Austin and Wilcox, 2012; Gadoury et al., 2012). Les spores germent en conditions naturelles à des températures comprises entre 4°C et 35-40°C, avec un optimum de l'ordre de 20 à 25°C (Peduto et al., 2013; Moyer et al., 2010; Legler et al., 2012). Le vent favorise la dissémination des conidies et permet de limiter les températures estivales (Gadoury et al., 2012).

2.2 L'élaboration du rendement de la vigne : un processus qui se déroule sur deux années consécutives

2.2.1 Composantes du rendement

Le rendement de la vigne peut s'exprimer comme le produit de plusieurs composantes, indiquées en Figure 2.4. Chaque composante s'élabore à un moment précis du cycle de la vigne, sur une période plus ou moins longue, en lien avec les processus physiologiques qui les déterminent. Chacun de ces points est détaillé dans la section ci-dessous.

2.2.2 Étapes et facteurs limitants de l'élaboration du rendement

L'élaboration du rendement de la vigne se déroule sur deux années consécutives (Vasconcelos et al., 2009; Carmona et al., 2008; Meneghetti et al., 2006). Par la suite, ces deux années seront nommées année $n-1$ et année n , l'année n étant l'année de la vendange. L'élaboration du rendement de la vigne comporte 7 principales étapes. Dans l'ordre chronologique, elles sont : l'initiation et la différenciation des inflorescences dans les bourgeons latents à l'année $n-1$, la dormance hivernale durant laquelle a lieu la taille, le débourrement à l'année n , la fin de différenciation des inflorescences et la formation des fleurs, la fertilisation des ovules et d'éventuels avortement de baies, la formation des baies et enfin le remplissage des baies (Figure 2.5).

Ces étapes ne sont pas indépendantes les unes des autres, et bien souvent une étape de l'élaboration du rendement est influencée par la précédente, donnant lieu à des phénomènes dits de compensation (*e.g.* un faible nombre de baies est compensé par des baies plus grosses) (Keller, 2010). Les processus physiologiques et les facteurs limitants en jeu dans chaque étape sont détaillés ci-dessous. La Figure 2.5 présente une synthèse de cette partie à laquelle le lecteur pourra se référer pour faciliter la lecture.

Étape n° 1 : Initiation et différenciation des inflorescences (année $n-1$)

Processus physiologiques La première étape de l'élaboration du rendement est l'initiation et la différenciation des inflorescences dans les bourgeons latents à l'année $n-1$ (étape n° 1 sur la Figure 2.5). Chaque phytomère produit au cours du développement de l'axe principal d'un rameau de vigne comporte un bourgeon latent (Figure 2.2B) qui se développera en rameau

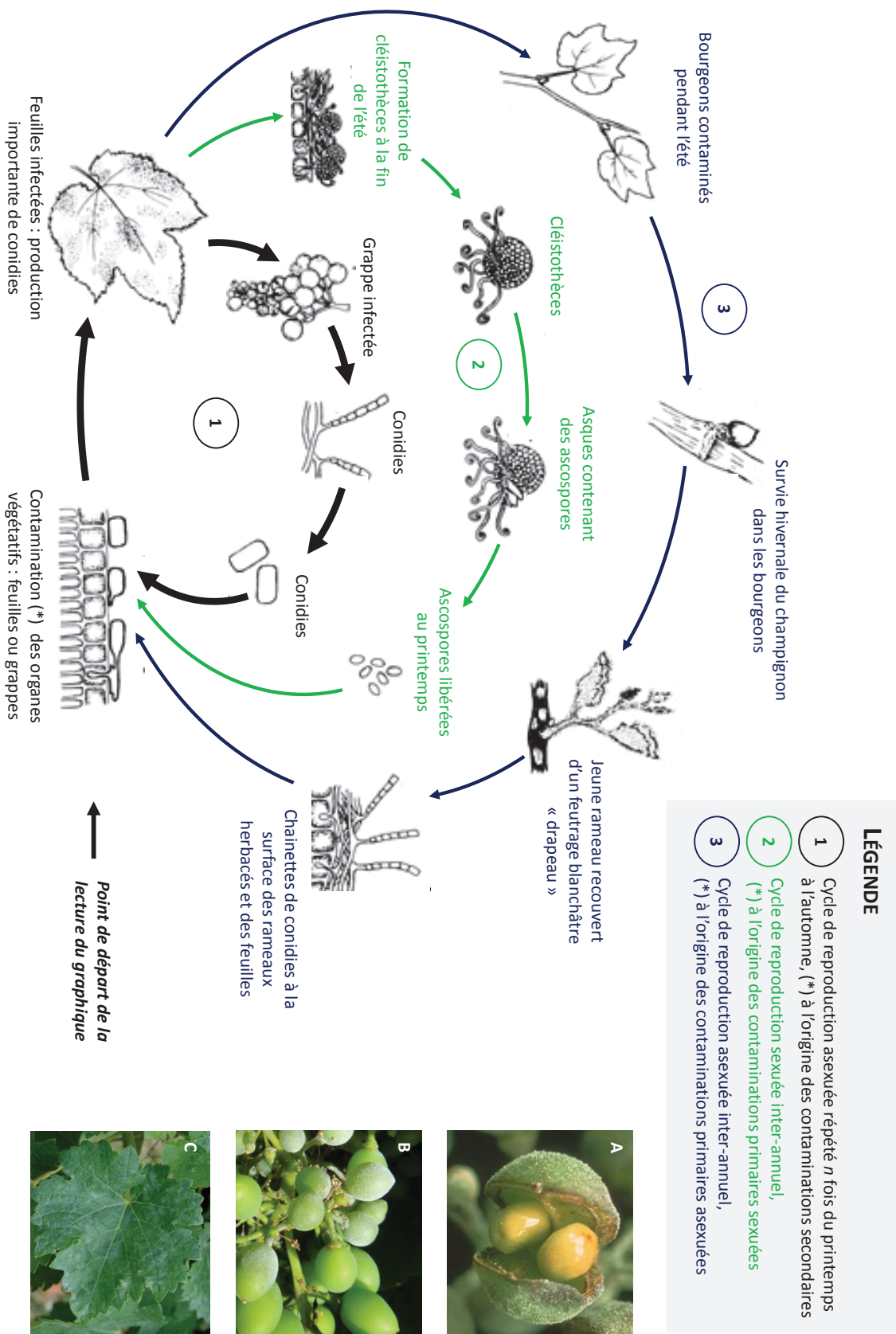


FIGURE 2.3 – Cycle de l'*Iodinium*. D'après Pearson et Goldeen, 1988.

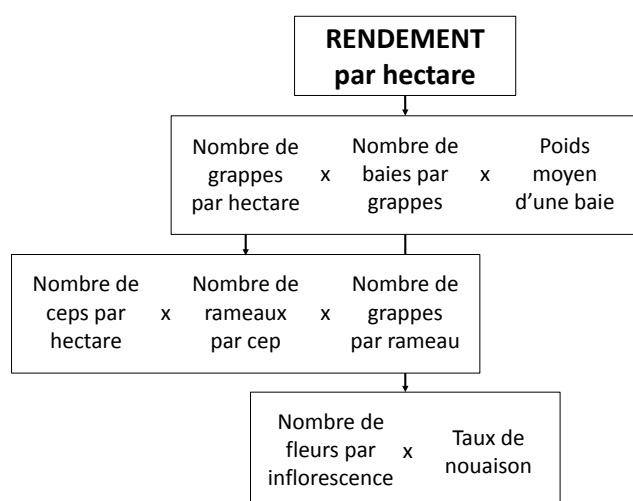


FIGURE 2.4 – Décomposition du rendement de la vigne. Le taux de nouaison est défini comme le rapport nombre de baies / nombre de fleurs.

l'année suivante. Les bourgeons latents se développent en fonction de leur ordre d'apparition le long du rameau : les bourgeons de la base du rameau se développent plus tôt que ceux de l'extrémité (Swanepoel and Archer, 1988). Après une période végétative plus ou moins longue durant laquelle 3 à 5 primordia foliaires sont émis, le méristème apical de l'ébauche de rameau à l'intérieur du bourgeon latent produit le premier méristème latéral, nommé *primordium indifférencié* ou *anlage*. Le méristème apical va ensuite poursuivre son activité et produire alternativement primordiums foliaires et méristèmes latéraux. Selon le cépage et les conditions de croissances (climat notamment), les trois premiers primordiums indifférenciés formés vont se ramifier et se développer en inflorescences immatures (Srinivasan and Mullins, 1981). Les primordiums indifférenciés qui ne se ramifient pas suffisamment deviendront des vrilles (Srinivasan and Mullins, 1981). Cette étape de l'élaboration du rendement a lieu environ de 20 jours avant à 20 jours après la floraison pour les bourgeons latents à la base du rameau (rang 2 à 4) et se décale vers l'extrémité du rameau pour s'étendre de la floraison à floraison plus 40 jours pour les bourgeons latents du milieu du rameau (rang 10), ce qui correspond à peu près à la véraison (Carmona et al., 2008; Vasconcelos et al., 2009; Lebon et al., 2008). Ensuite, les bourgeons entrent en dormance, état dans lequel ils passeront l'hiver.

Cette première étape de l'élaboration du rendement détermine le nombre de grappes par rameaux de l'année n (Figure 2.4), et détermine également en partie le nombre de fleurs de l'année n . En effet, les méristèmes indifférenciés qui se ramifient suffisamment deviennent des inflorescences immatures (Srinivasan and Mullins, 1981) et le degré de ramification d'une inflorescence (Figure 2.7A) exerce un fort contrôle sur le nombre de fleurs qu'elle pourra porter (Dunn and Martin, 2007). Ainsi les conditions favorables à la formation d'un grand nombre d'inflorescences sont également favorables à la formation d'un grand nombre de fleurs et ces deux composantes sont positivement corrélées (Dunn and Martin, 2007).

Facteurs limitants Les deux principaux facteurs déterminant la formation des inflorescences dans les bourgeons latents durant l'année $n-1$ sont le potentiel génétique du cépage et le rang d'insertion du bourgeon latent sur le rameau (Huglin and Schneider, 1998). D'une manière générale, la fertilité (nombre de grappes par rameau) augmente de la base vers le milieu du

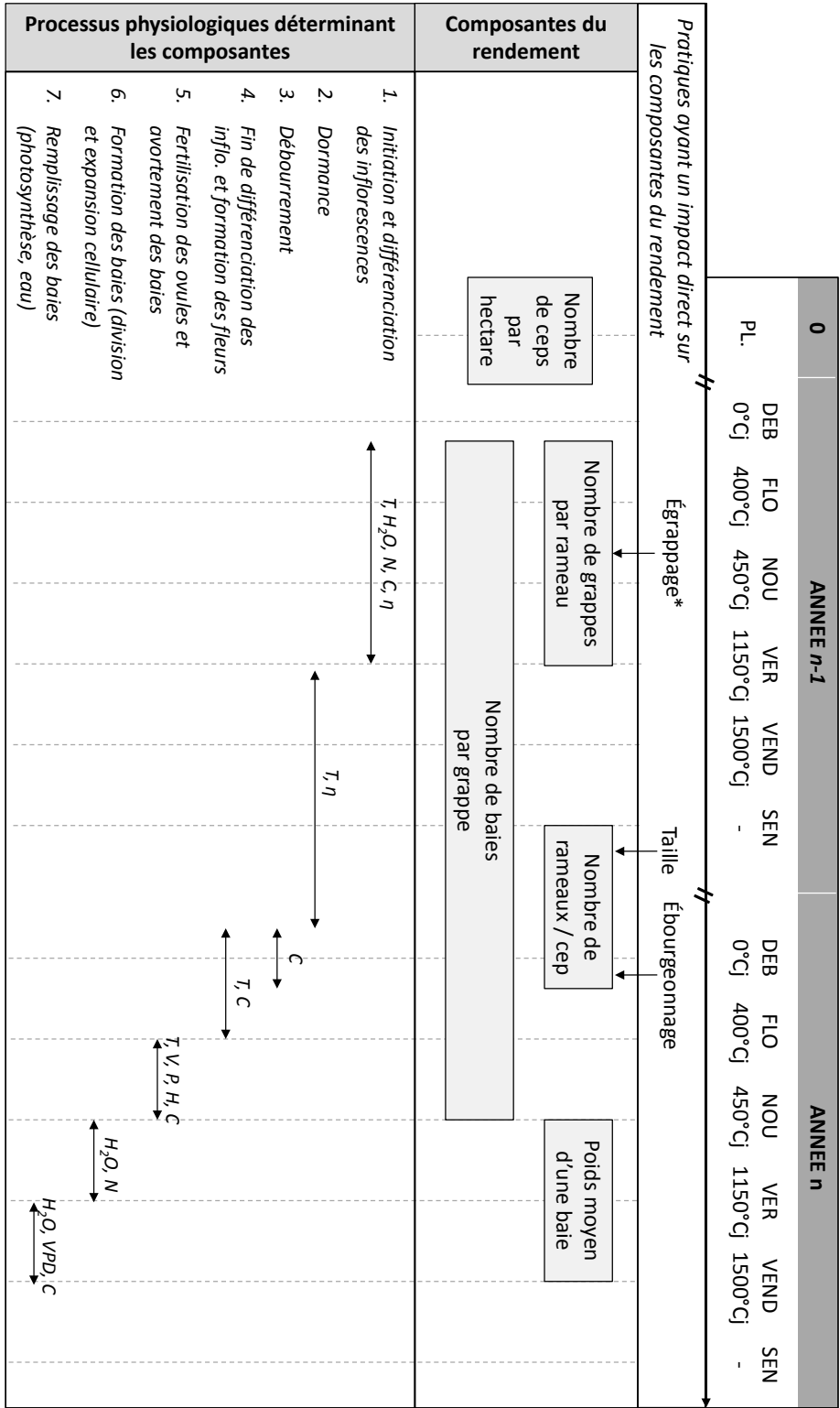


FIGURE 2.5 – Étapes et facteurs limitants de l'élaboration du rendement de la vigne. L'élaboration du rendement de la vigne se déroule sur deux années consécutives : l'année *n-1* et l'année *n*, l'année *n* étant l'année de production. Les lettres au-dessus des flèches horizontales indiquent les facteurs limitants de chaque étape de l'élaboration du rendement. C : disponibilité en carbone et rapports source - puits. T : température. H2O : stress hydrique. N : stress azoté. η : lumière, rayonnement. V : vent. P : précipitations. H : humidité de l'air. VPD : déficit de pression de vapeur. * l'égrappage agit directement sur le nombre de grappes par rameau mais est réalisé à l'année *n*. PL : plantation. DEB : débourrement. FLO : floraison. NOU : nouaison. VER : véraison. VEND : vendange. SEN : sénescence. °Cj : degré-jours en base 10 °C.

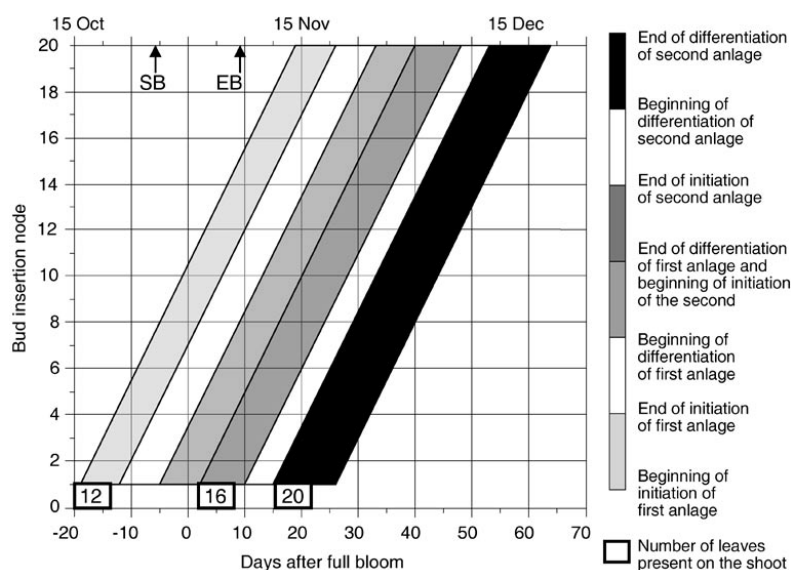


FIGURE 2.6 – Période de formation des inflorescences dans les bourgeons latents à l’année $n-1$. Le graphique indique les dates pour l’hémisphère sud. SB : start of bloom (début de la floraison). EB : end of bloom (fin de la floraison). Bud insertion node : rang d’insertion des bourgeons sur le rameau à partir de la base du rameau. Source : Vasconcelos et al. (2009).

rameau, puis baisse à nouveau du milieu à l’extrémité du rameau (Huglin and Schneider, 1998). Les différents profils de fertilité le long du rameau expliquent en partie les modes de taille selon les cépages (taille longue à baguette, taille courte à courson). La formation des inflorescences durant l’année $n-1$ dépend également de la température, de l’éclairement des bourgeons latents, du stress hydrique, de la nutrition azotée et du carbone disponible au niveau des inflorescences (Vasconcelos et al., 2009). En conditions contrôlées, des relations quantitatives ont été établies entre la température et la fertilité des rameaux (Buttrose, 1970) et une gamme de température optimum a pu être identifiée ($20^{\circ}\text{C} < T < 35^{\circ}\text{C}$) (Vasconcelos et al., 2009; Keller, 2010). Cependant, la transposition de ces résultats au champ est encore délicate (Sadras and Soar, 2009; Dunn, 2005). L’éclairement des bourgeons latents a un effet positif sur la formation des inflorescences (Buttrose, 1974a). Cependant, si cela est dû à un effet direct de la lumière ou à un effet indirect à travers la photosynthèse et le statut carboné des bourgeons est encore l’objet de débat (Keller and Koblet, 1995; Dry, 2000; Lebon et al., 2008). La formation des inflorescences est également sensible au stress hydrique, qui réduit la fertilité des bourgeons quelle que soit leur rang d’insertion sur le rameau (Alleweldt and Hofäcker, 1975; Buttrose, 1974b; Matthews and Anderson, 1989). L’intensité de la réduction peut être élevée : Buttrose (1974b) a observé une réduction de 75% de la fertilité pour le traitement le plus stressé en comparaison du contrôle non stressé. En ce qui concerne la nutrition azotée, il est généralement admis qu’un optimum maximise la formation des inflorescences (Vasconcelos et al., 2009; Carmona et al., 2008; Keller, 2005). Ainsi la fertilité des rameaux se trouve réduite par une carence comme par un excès d’azote au moment de la formation des inflorescences (Keller and

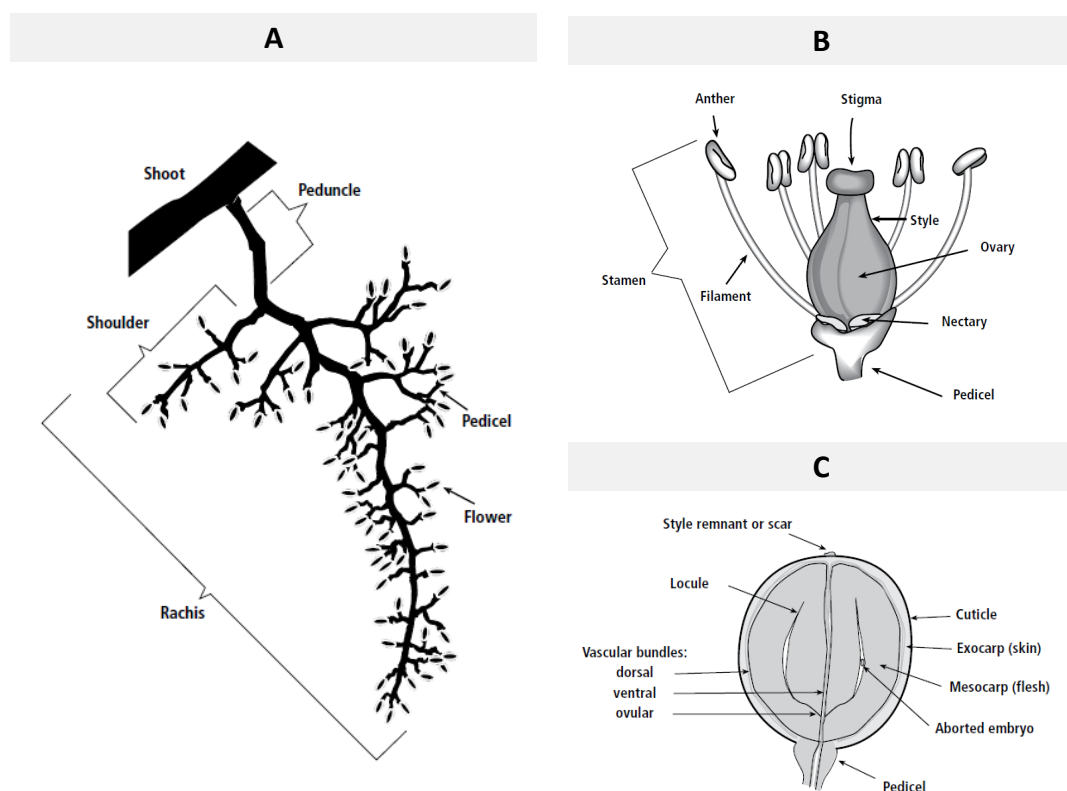


FIGURE 2.7 – Anatomie des inflorescences (A), des fleurs (B) et des baies (C) de la vigne. Shoulder : désigne une ramification d'ordre 1 du rachis de l'inflorescence. Plus l'inflorescence est ramifiée, plus elle porte de fleurs (Dunn and Martin, 2007). Source : (Dokoozlian, 2000)

Koblet, 1995; Khanduja and Balasubrahmanyam, 1972). D'une manière générale, si les effets qualitatifs de tous ces facteurs sur la formation des inflorescences sont effectivement connus, et parfois même quantifiés en conditions contrôlées (e.g. la température), la quantification de leurs effets au champ reste encore un défi (Dunn, 2005; Keller, 2010).

Étape n° 2 : dormance hivernale

Cette étape débute à la véraison de l'année $n-1$ et se poursuit jusqu'à peu avant le débourrement de l'année n . Il n'y a pas de processus physiologique déterminant pour l'élaboration du rendement durant cette étape. Les bourgeons peuvent cependant souffrir de températures très basses sur des périodes prolongées (Vasconcelos et al., 2009). Le principal événement ayant lieu durant cette période est la taille. C'est la seule pratique qui est mentionnée dans cette section sur l'élaboration du rendement de la vigne en raison de son importance dans la régulation du rendement : elle détermine en effet la charge en bourgeons à l'hectare et détermine donc le nombre de rameaux à l'hectare.

Étape n° 3 : débourrement (année $n-1$)

Le débourrement détermine le taux de débourrement, c'est-à-dire le rapport nombre de rameaux en croissance/nombre de bourgeons laissés à la taille. Il peut être inférieur ou supérieur à 1 (Huglin and Schneider, 1998). En effet, dans certains cas où le nombre de bourgeons laissés à la taille est faible, des bourgeons du vieux bois, localisés sur la souche (Figure 2.2A), peuvent débourrer. Cependant les rameaux issus de ce type de bourgeon portent beaucoup moins d'inflorescences que les rameaux issus des bourgeons laissés à la taille (Huglin and Schneider, 1998). Ils ont donc un faible impact sur le rendement. A l'inverse, le taux de débourrement ne peut être un processus limitant le rendement que dans des cas particuliers comme la taille minimale ou les climats tropicaux (Carbonneau et al., 2007), qui sont hors du sujet de cette thèse.

Étape n° 4 : fin de différenciation des inflorescences et formation des fleurs

Processus physiologiques Plusieurs jours avant le débourrement, les bourgeons latents reprennent leur développement (Vasconcelos et al., 2009; Meneghetti et al., 2006) : la différenciation (ramification) des inflorescences continue et les primordiums floraux commencent à apparaître (étape n° 3 sur la Figure 2.5). Dès le stade 5 feuilles étalées, les inflorescences sont visibles à l'extrémité du rameau. Au stade 15 à 20 feuilles étalées, les fleurs sont complètement formées et la fécondation peut avoir lieu (Vasconcelos et al., 2009; Meneghetti et al., 2006). Cette étape de l'élaboration du rendement détermine le nombre de fleurs par inflorescence (Figure 2.4).

Facteurs limitants Durant la période de reprise d'activité qui précède le débourrement, de faibles températures ont un effet positif sur le nombre de fleurs par inflorescence tandis que des températures élevées ont un effet négatif (Dunn and Martin, 2000; Petrie and Clingeleffer, 2005; Keller et al., 2010; May, 2000; Pouget, 1981; Ezzili, 1993). A cette période, la gamme de variation de la température observée au champ atteint environ 4°C (11 – 15°C dans l'étude menée par Keller et al. (2010), 14 – 18°C dans l'étude menée par Petrie and Clingeleffer (2005))

et peut engendrer des variations du nombre de fleurs par inflorescences de l'ordre de 30% (Keller et al., 2010; Petrie and Clingeleffer, 2005). Plusieurs hypothèses sont avancées pour expliquer cet effet de la température. La première est que des températures élevées accélèrent la vitesse du débourrement, diminuant la durée de formation des fleurs (Pouget, 1981). La seconde propose que des températures élevées accentuent la compétition entre les fleurs en développement et le jeune rameau en croissance pour le carbone des réserves, ce qui serait défavorable aux inflorescences à cause de leur faible force de puits (Dunn, 2005). Selon Lebon et al. (2008), cette compétition pour les ressources carbonées serait plus forte après le débourrement, notamment au moment de la méiose (mâle et femelle), stade clé durant lequel une carence en carbone au niveau des fleurs et des inflorescences en développement est particulièrement susceptible d'aboutir à l'avortement de fleurs, voire de l'inflorescence. Cependant, l'effet de la température semble être positif sur la taille des fleurs (Keller et al., 2010; Petrie and Clingeleffer, 2005).

Étape n° 5 : Fertilisation des ovules et avortement des baies

Processus physiologiques La floraison de la vigne dure plusieurs jours (de 2 à 15 jours en général). Les fleurs peuvent être mâles, femelles ou hermaphrodites selon le génotype (Huglin and Schneider, 1998). La fécondation est préférentiellement autogame. Les grains de pollen déposés sur le stigmate (Figure 2.7B) germent et le tube pollinique doit atteindre l'ovule pour le féconder (Huglin and Schneider, 1998; Vasconcelos et al., 2009). Le taux de nouaison dépend de la réussite de la fécondation et des avortements qui peuvent ensuite se produire.

Facteurs limitants La floraison de la vigne est très sensible aux conditions climatiques. L'ouverture des fleurs (chute du capuchon) et l'émission du pollen (déhiscence des anthères) nécessitent un temps suffisamment sec et chaud (Figure 2.7B). Des conditions extrêmes (excès ou manque) d'humidité et de vent, ainsi que l'occurrence de précipitations perturbent ces processus (Huglin and Schneider, 1998). Ensuite, la germination du pollen et la croissance du tube pollinique dépendent notamment de la température : des températures trop froides peuvent inhiber presque totalement ces processus (Vasconcelos et al., 2009). La croissance du tube pollinique est également sensible à l'état de nutrition de la vigne et de nombreux éléments minéraux - macro-éléments (azote) et micro-éléments (potassium, magnésium, molybdène) - sont impliqués dans ce processus (Vasconcelos et al., 2009).

Le taux de nouaison dépend principalement du cépage et du nombre de fleurs par inflorescence (Huglin and Schneider, 1998). Une relation négative a été observée entre le nombre de fleurs par inflorescence et le taux de nouaison (Huglin and Schneider, 1998; Keller, 2010), ce qui est considéré comme une possibilité de compensation : un faible nombre de fleurs étant compensé par un taux de nouaison plus élevé. La réussite de la fécondation est aussi sensible aux rapports source-puits au sein de la vigne (Keller and Koblet, 1994). La floraison a lieu au moment de la transition entre la phase d'autotrophie durant laquelle les réserves assurent la majeure partie des besoins en carbone et en éléments minéraux de la croissance, et la phase d'hétérotrophie durant laquelle la photosynthèse et l'absorption racinaire prennent le relais (Zapata et al., 2004; Lebon et al., 2008). Ainsi, une forte croissance végétative a un effet négatif sur le taux de nouaison lorsqu'une certaine surface foliaire n'est pas encore atteinte (Keller et al., 2010; Lebon et al., 2008; Vasconcelos et al., 2009) et des pratiques comme l'écimage ont

un effet positif sur le taux de nouaison (Vasconcelos et al., 2009).

Étapes n° 6 et 7 : Formation et remplissage des baies

Processus physiologiques La croissance de la baie de raisin se découpe en trois phases (Figure 2.8), séparées par la véraison (Coombe and McCarthy, 2000; Ollat et al., 2002). La première phase correspond à la morphogénèse de la baie et est caractérisée par des divisions importantes des cellules du péricarpe (Figure 2.7C) durant les trois premières semaines suivant la floraison. Puis, un agrandissement cellulaire a lieu avec une accumulation d'eau et de malate (Coombe and McCarthy, 2000; Harris et al., 1968). Il en résulte un accroissement rapide du volume de la baie jusqu'à peu avant la véraison. Un ralentissement de la croissance de la baie a lieu à ce stade : c'est la deuxième phase. Ensuite, à partir de la véraison commence la troisième phase : la maturation des baies. Le volume de la baie augmente rapidement, en lien avec une accumulation de sucres et d'eau, c'est une phase de croissance en biomasse des baies. La synthèse des composés phénoliques (tanins, anthocyanes, flavonols) et aromatiques déterminant la qualité œnologique du raisin a lieu durant cette phase (Ollat et al., 2002).

Facteurs limitants Lors de la première phase de croissance de la baie, la croissance est déterminée par le nombre de pépins, les relations source-puits et les facteurs environnementaux (eau, lumière, température). Le principal effet de la température est un effet sur la durée de la première phase : plus les températures sont élevées, plus elle sera courte. Le stress hydrique et le stress azoté ont tous deux un effet sur la croissance de la baie lors de la première phase (Ollat et al., 2002; Keller, 2005). L'effet du stress azoté semble porter principalement sur les divisions cellulaires (Keller, 2005; Gastal and Lemaire, 2002; Lemaire and Millard, 1999) tandis que le stress hydrique semble surtout limiter l'expansion cellulaire (Ollat et al., 2002; Ojeda et al., 2001). Enfin, la taille finale de la baie est très sensible aux relations source-puits et la disponibilité du carbone au début de la première phase (Ollat et al., 2002). Les effets des facteurs limitant durant cette première phase sur la masse finale de la baie sont considérés comme irréversibles (Ollat et al., 2002; Keller, 2005). La seconde phase (ralentissement de la croissance) a peu d'effet sur la taille des baies. Enfin, la troisième phase est caractérisée par le remplissage des baies (accumulation de sucres) et est donc sensible à la disponibilité du carbone et donc aux relations source-puits et aux facteurs affectant la photosynthèse (Ollat et al., 2002). La masse moyenne d'une baie peut également dépendre du nombre de baies. Ainsi, un faible nombre de baies peut être compensé par une masse moyenne plus élevée liée à une croissance accélérée des baies pendant la première phase de croissance (Keller, 2010) et/ou par une plus faible compétition pour les assimilats entre les baies durant leur remplissage (Lescourret and Génard, 2003; Sadras and Denison, 2009).

2.2.3 Le rendement de la vigne limité par les puits ?

Il est aujourd'hui reconnu que d'une manière générale, les variations du rendement de la vigne sont expliquées à 60% par les variations du nombre de grappes, 30% par les variations du nombre de baies et 10% par celles de la masse moyenne d'une baie (Dry, 2000; Clingeleffer et al., 2001; Clingeleffer, 2010). Les variations du nombre d'organes récoltables (nombre de grappes et nombre de baies) sont donc plus importantes que les variations de leur masse (masse moyenne

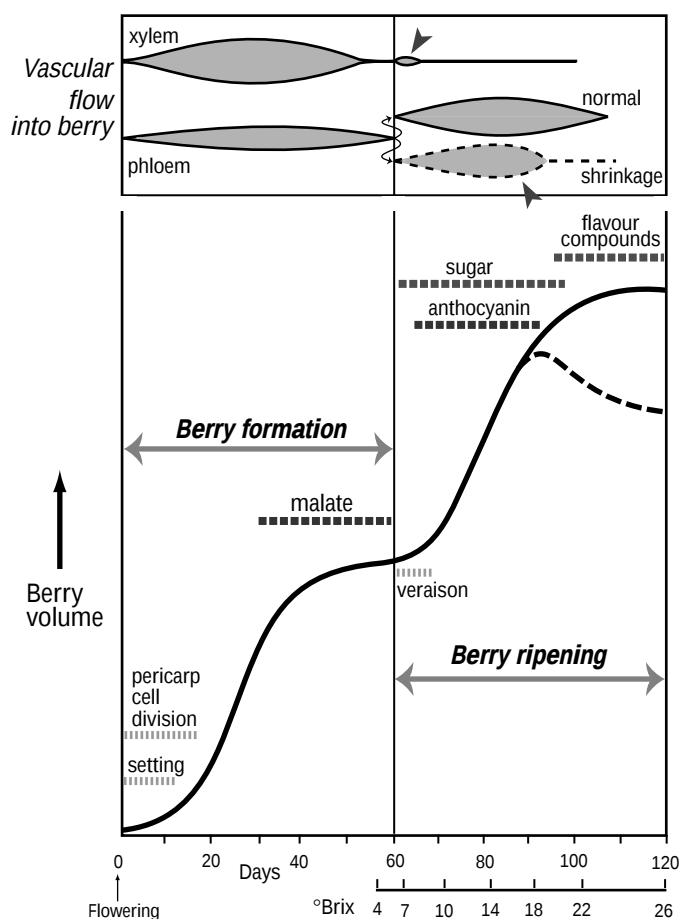


FIGURE 2.8 – Schéma de la croissance des baies de la vigne. Le panneau supérieur indique les flux de sève entrant dans la baie par le phloème et le xylème. Le panneau du bas indique l'évolution du volume de la baie en fonction des jours après la floraison ainsi que l'évolution de la teneur en sucre à partir de la véraison (ligne verticale centrale séparant les phases de formation et de remplissage de la baie). Les périodes d'accumulation du malate, des sucres, des anthocyanes et des composés aromatiques sont indiquées. Trois phases de la croissance de la baie se distinguent : (i) une première phase de croissance (formation de la baie), (ii) une phase de ralentissement de la croissance (plateau central), (iii) une seconde phase de croissance (remplissage de la baie). Source : (Coombe and McCarthy, 2000).

d'une baie) dans la détermination du rendement. Cette situation n'est pas spécifique à la vigne, mais est commune à la majorité des cultures (Wardlaw, 1990; Gifford and Evans, 1981). Cette situation a été particulièrement étudiée dans le cas des céréales (Peltonen-Sainio et al., 2007) et de plus en plus d'études s'accordent sur le fait que le rendement des céréales est limité par les puits (Bingham et al., 2007a,b; Miralles and Slafer, 2007; Reynolds et al., 2005). Une récente revue sur l'amélioration du rendement potentiel du blé souligne la limitation du rendement par les puits comme un point essentiel (Reynolds et al., 2009), en lien avec la régulation par les puits de la photosynthèse (Paul and Foyer, 2001).

Ce constat rejoint de récentes recherches plus théoriques menées à l'interface entre l'écologie et l'écophysiologie des plantes : la croissance des plantes serait plus fréquemment limitée par l'activité des puits - c'est-à-dire par la formation de nouveaux organes (organogénèse et morphogénèse) - que par l'activité des sources (*e.g.* la photosynthèse), notamment sous contrainte hydrique ou lors de faibles températures (Körner, 2013). Ce diagnostic est soutenu par de nombreuses études montrant une sensibilité plus forte de l'organogénèse que de la photosynthèse au stress hydrique (*cf.* la synthèse bibliographique réalisée par Muller et al. (2011)) et aux basses températures (Körner, 2013). Ainsi les plantes, sauvages et cultivées, en situation de stress hydrique voient leur teneur en composés carbonés augmenter (Chapin, 1991). Dans le cas de la vigne, une absence de corrélation entre l'activité photosynthétique et le rendement a été observée sous stress hydrique (Medrano et al., 2003). Associées à la dominance du nombre d'organes sur la masse des organes dans la détermination du rendement, ces observations nous amènent à poser l'hypothèse que le rendement de la vigne est limité par les puits et que ce phénomène doit être d'autant plus marqué dans des climats où le rayonnement est important et l'eau un facteur souvent limitant, comme dans le cas des climats méditerranéens (Celette and Gary, 2013).

2.3 Interactions entre le développement végétatif de la vigne et le développement de l'oïdium : une dynamique intra-annuelle

2.3.1 Impact de l'architecture du couvert et de l'état de croissance de la vigne sur le développement de l'oïdium

La relation positive entre la vigueur de la vigne et le développement de l'oïdium a été observée dans de nombreuses études (Zahavi et al., 2001; Gadoury et al., 2001; Evans et al., 2006; Intrieri et al., 2001; Calonnec et al., 2009). Cette relation s'explique par l'effet de l'architecture du couvert et de l'état de croissance de la vigne sur trois processus liés au développement de l'épidémie d'oïdium (Tivoli et al., 2013).

Le premier processus concerne la réceptivité des tissus à l'infection. Les feuilles et les baies de la vigne présentent une résistance ontogénique à l'oïdium. Ainsi les jeunes feuilles sont les plus sensibles (Doster and Schnathorst, 1985; Merry et al., 2013) et les baies sont considérées comme (presque) résistantes à partir de la fermeture de la grappe (Ficke et al., 2002, 2003; Gadoury et al., 2003). La vitesse d'apparition des feuilles est alors un bon indicateur de la quantité de

TABLE 2.1 – Effet de différents facteurs sur l’organogénèse du rameau de vigne. V : vitesse. D : durée. T : température. °Cj : degré-jours en base 10°C. Ψ_{predawn} : potentiel foliaire de base. FTSW : fraction d’eau transpirable du sol. LNC : teneur en azote des feuilles (leaf nitrogen content). Q/D : désigne les équilibres sources-puits au sein de la plante. Axes I : axe principal du rameau de vigne. Axes II : désigne les ramifications du rameau de vigne. Les "x" indiquent les composantes de l’organogénèse des axes (vitesse et durée) affectés par les facteurs disposés en ligne dans le tableau.

Facteur	Indicateur	Axes I		Axes II		Références
		V	D	V	D	
température	T, °Cj	x		x	x	Schultz (1992); Lebon et al. (2004); Pallas et al. (2011)
eau	Ψ_{predawn} , FTSW	x		x		Lebon et al. (2006); Pellegrino et al. (2006); Schultz and Matthews (1988)
azote	LNC	x		x		Keller (2005); Magnier et al., (2013)
sources-puits	Q/D			x	x	Pallas et al. (2008, 2009, 2010)

tissus sensibles (Calonnec et al., 2013). Des corrélations positives significatives ont été mises en évidence entre cet indicateur et la sévérité d’attaque de l’oïdium (sur feuilles et sur grappes) au champ (Valdés-Gómez et al., 2011; Calonnec et al., 2009, 2010) et par simulation (Calonnec et al., 2008; Burie et al., 2011). Le second processus concerne le microclimat. Une canopée dense, à faible porosité, a tendance à réduire la pénétration du rayonnement et à augmenter l’humidité dans le couvert, ce qui crée des conditions favorables au développement de l’oïdium (Austin and Wilcox, 2012; Peduto et al., 2013; Willocquet et al., 1996; Carroll and Wilcox, 2003) et limite la pénétration, et donc l’efficacité, des produits phytosanitaires dans le couvert (Austin et al., 2011). Le troisième processus est lié à l’interception de l’inoculum d’oïdium par les organes de la vigne. Ce processus dépend de l’organisation spatiale des organes. Notamment, les feuilles infectées sont considérées comme une source d’inoculum pouvant infecter les grappes, et ce d’autant plus qu’elles s’en trouvent proche (Savary et al., 2009).

Ces trois processus sont positivement corrélés entre eux : une vitesse d’apparition des feuilles élevée est en général due à un fort développement des ramifications (Lebon et al., 2006) ce qui entraîne un couvert plus dense et plus de feuilles sensibles à proximité des grappes, les premières ramifications se développant vers la base des rameaux (Louarn et al., 2007). Malgré la difficulté de séparer ces effets due à leur corrélation, dans le cas du pathosystème vigne-oïdium la quantité de tissus sensible est considérée comme le facteur le plus important (Calonnec et al., 2013).

2.3.2 Les déterminants du développement végétatif de la vigne

Processus physiologiques

Le développement d’une plante désigne les modifications de son architecture résultant des processus d’organogénèse, de morphogénèse et de croissance en biomasse des organes (Barthélémy and Caraglio, 2007). Ces processus réagissent aux états du milieu (température, lumière,

disponibilité en eau et en azote) ainsi qu'aux états internes de la plante (nutrition azotée, relations sources-puits), permettant ainsi à la plante de s'adapter à un environnement fluctuant. Le développement végétatif des plantes à croissance indéterminée dépend plus du nombre d'organes que de leur taille. Ainsi la surface foliaire totale de la vigne (Lebon et al., 2006), du pois (Turc and Lecoeur, 1997), du kiwi (Seleznova et al., 2002) et du trèfle blanc (Belaygue et al., 1996) dépend plus du nombre de feuilles que de la taille individuelle des feuilles. A l'inverse, pour les plantes à croissance déterminée comme le maïs (Fournier, 2000) et le tournesol (Dosio et al., 2003), la surface foliaire totale dépend plus de la taille des feuilles que de leur nombre, déterminé génétiquement. Ainsi, l'organogénèse apparaît comme le processus du développement végétatif de la vigne le plus pertinent pour l'étude des relations entre architecture du couvert et oïdium pour deux raisons : (i) il détermine le nombre de jeunes feuilles et donc la réceptivité des tissus à l'infection, et (ii) il détermine la surface foliaire totale et donc le microclimat au sein du couvert, pour un système de conduite donné.

Le processus d'organogénèse a deux composantes : la vitesse et la durée. Chacune de ces composantes est déterminée par un potentiel génétique, modulé par les états du milieu et du peuplement. D'une manière générale, l'organogénèse des axes secondaires est beaucoup plus sensible aux stress que l'organogénèse des axes primaires. Le tableau 2.3.2 synthétise l'impact de la température, du stress hydrique, du stress azoté et des relations source-puits sur la vitesse et la durée de l'organogénèse des axes primaires et secondaires de la vigne. Tous les effets indiqués ont été quantifiés dans les études citées en références. Il est important de noter que la majorité des facteurs ont un impact sur la vitesse des deux types d'axes, tandis que seules la température et les relations source-puits ont un effet sur la durée. Aucun facteur n'a d'effet sur la durée d'organogénèse des axes primaires car la croissance est de type indéterminé. Cependant, ces résultats ont été élaborés en conditions contrôlées et de nombreuses observations au champ font état d'un arrêt de croissance de la vigne pouvant survenir de la fermeture de la grappe à la vendange selon les conditions climatiques (Huglin and Schneider, 1998; Rodriguez Lovelle et al., 2009). A ce moment le méristème apical cesse de fonctionner, et après un temps plus ou moins long, le bourgeon terminal se dessèche puis tombe. Cependant, les déterminants de cet arrêt de croissance sont mal compris. Certaines hypothèses évoquent un lien avec une gestion du carbone à l'échelle de la plante entière (Lebon, *com. pers.*).

Impacts des pratiques agricoles

Le développement végétatif de la vigne est également déterminé par un ensemble de pratiques visant à le contrôler. Ces pratiques ont plusieurs motivations, notamment : contrôler le rapport feuilles :fruits dans un objectif de maîtrise de la qualité du raisin (Kliewer and Dokoozlian, 2005), améliorer le microclimat dans la zone des grappes pour mieux contrôler les maladies et améliorer la qualité du raisin, contenir la végétation pour assurer le passage des engins agricoles (notamment les pulvérisateurs) entre les rangs de la vigne. Ces pratiques comprennent l'ébourgeonnage, le rognage, l'écimage et l'effeuillage. L'ébourgeonnage permet de contrôler directement le nombre de rameaux par cep en enlevant les rameaux jugés en sur-nombre. Le rognage et l'écimage stoppent la croissance des axes primaires ou secondaires par section de l'apex : il en résulte une levée de la dominance apicale exercée par le méristème apical sur les bourgeons axillaires qui stimule le développement des ramifications (Calonnec

et al., 2008). Enfin, l'effeuillage permet de contrôler directement le nombre de feuilles. Il est généralement pratiqué dans la zone des grappes pour l'amélioration du microclimat.

2.3.3 Interactions entre l'évolution dynamique de l'architecture du couvert et la précocité de l'épidémie d'oïdium

L'importance de la notion de risque en agriculture, notamment dans le domaine de la protection phytosanitaire, a été souligné en introduction. La littérature abondante traitant de l'analyse des risques et de la vulnérabilité fournit un cadre conceptuel permettant de traiter cette question : le risque est défini comme l'intersection potentielle entre une perturbation et une vulnérabilité, et l'exposition est définie comme cette intersection réalisée (Gallopín, 2006; Adger, 2006; Turner et al., 2003). Dans le cas qui nous intéresse, la vulnérabilité est représentée par l'architecture et l'état de croissance du couvert de la vigne et son stade phénologique (en relation avec la période de sensibilité des baies) tandis que la perturbation correspond à l'épidémie d'oïdium. L'analyse du risque requiert de caractériser ces deux composantes (perturbation et vulnérabilité) et les conséquences de leur intersection. Si la vulnérabilité de la vigne est relativement bien décrite (*cf.* paragraphe 2.3.1), la perturbation l'est moins (à quel moment du cycle de la vigne débutent la plupart des épidémies d'oïdium?) et leur interaction encore moins (l'architecture du couvert de vigne peut-elle permettre de mieux réguler l'oïdium compte-tenu des caractéristiques des épidémies d'oïdium, notamment de leur position dans le cycle de la vigne?).

En effet, la précocité d'une épidémie est un élément déterminant : plus les contaminations primaires d'oïdium ont lieu tôt dans le cycle de la vigne, plus les dégâts en fin de cycle sont élevés (Calonnec et al., 2006, 2008), en lien avec la capacité de l'oïdium à réaliser plusieurs cycles de reproduction asexuée au cours d'une saison (Gadoury et al., 2012). Cet aspect est renforcé par deux points. Le premier est la résistance ontogénique des baies : plus une épidémie commence tôt, plus la quantité d'inoculum produit au moment de la période de sensibilité des baies (floraison - fermeture de la grappe) est importante. A l'inverse, une épidémie qui débiterait après la fermeture de la grappe ne présenterait que peu de risques pour la récolte. Cet aspect temporel est à la base du raisonnement des stratégies de traitement de l'oïdium (Ficke et al., 2002), bien que peu d'études portant sur des observations au champ aient été publiées. Le second concerne l'évolution de l'architecture du couvert au cours du cycle de la vigne. En début de cycle, la croissance végétative de la vigne est soutenue mais le couvert peu développé (Figure 2.9) . Ensuite, plus la saison avance plus le couvert se développe et plus la vitesse de croissance ralentit, jusqu'à l'arrêt de croissance généralement observé mais dont la date d'occurrence est très variable (Huglin and Schneider, 1998). Le début de cycle - du débourrement à la floraison - est donc caractérisé par un couvert très poreux (peu dense) composé d'une majorité de jeunes feuilles sensibles à l'oïdium (Figure 2.9), tandis que la fin du cycle - de la fermeture/véraison à la vendange - est caractérisée par un couvert plutôt dense (peu poreux) qui peut être composé uniquement de feuilles matures et résistantes (Calonnec et al., 2008; Burie et al., 2011). Entre les deux - ce qui correspond à la période de sensibilité des grappes - toutes les combinaisons sont envisageables, en fonction notamment de l'impact de l'état du milieu (disponibilité des ressources) et des pratiques (écimage, rognage, irrigation) sur la croissance végétative de la vigne et l'architecture du couvert. Si ces interactions entre

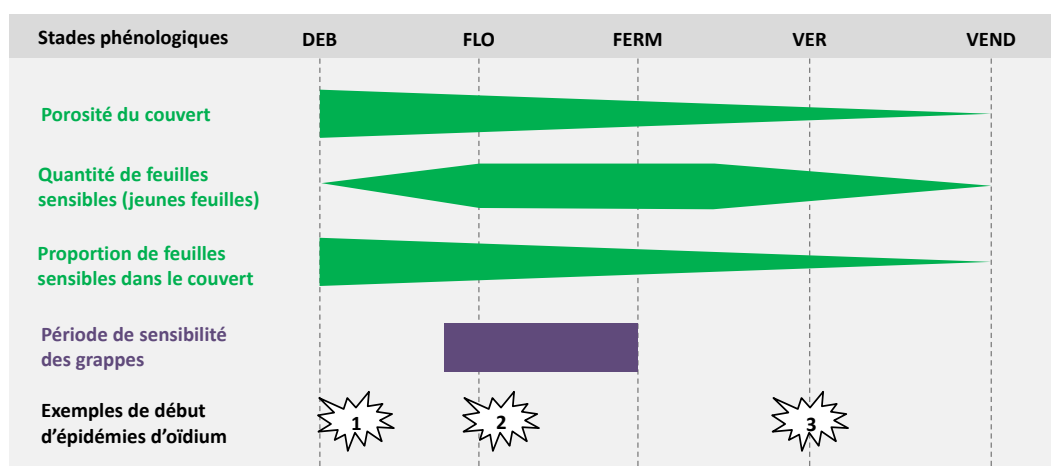


FIGURE 2.9 – Évolution de la sensibilité de la vigne à l'oïdium au cours d'un cycle de développement en relation avec différentes dates de début d'épidémies. L'épaisseur des barres représente l'intensité de l'élément correspondant. DEB : débourrement. FLO : floraison. FERM : fermeture de la grappe. VER : véraison. VEND : vendange. Trois cas de début d'épidémie sont illustrés : avant la période de sensibilité des grappes (1), pendant la période de sensibilité des grappes (2), après la période de sensibilité des grappes (3). L'état de sensibilité de la vigne au moment du début de l'épidémie d'oïdium dépend de la date de début de l'épidémie. Dans le cas n° 1, au début de l'épidémie, le couvert est très poreux et composé d'une majorité de feuilles sensibles. Dans le cas n° 2 les grappes sont sensibles au début de l'épidémie. Dans le cas n° 3 les grappes ne sont plus sensibles et le couvert est composé d'une faible proportion de feuilles sensibles, bien qu'il soit plus dense. Le risque de dégâts sur grappes est donc plus élevée dans le cas n° 1 que dans le cas n° 2 puis le cas n° 3.

architecture du couvert (vulnérabilité) et précocité de l'épidémie (perturbation) ont été testées par simulation (Calonnec et al., 2008; Burie et al., 2011), elles n'ont pas à notre connaissance été traitées au champ sur des jeu de données suffisamment grands pour caractériser précisément la perturbation.

2.4 Questions de recherche et organisation du manuscrit

La Figure 2.10 synthétise les principaux points de la revue bibliographique qui vient d'être réalisée. Cette synthèse appelle trois constats majeurs :

1. Le rendement de la vigne est principalement déterminé par le nombre de grappes et le nombre de baies. Ces deux composantes s'élaborent, au moins en partie, durant l'année $n-1$, et sont déterminées par des processus d'organogénèse et de morphogénèse. Or, ces processus sont particulièrement sensibles au stress hydrique et au stress azoté. Ce constat nous permet d'énoncer une première hypothèse de recherche, ainsi que deux questions qui lui sont associées. Le test de cette hypothèse fait l'objet du **Chapitre 4**.

Hypothèse n° 1 : Les stress hydrique et azoté perçus par la vigne durant l'année $n-1$ déterminent la majeure partie du rendement de la vigne à l'année n .

Quand la formation des inflorescences à l'année $n-1$ est-elle sensible aux stress hydrique et azoté ? Peut-on quantifier l'effet du stress hydrique et du stress azoté sur la formation des inflorescences pendant cette période de sensibilité ?

2. Dans l'objectif de donner une dimension appliquée à l'étude des relations entre l'architecture du couvert de vigne et le développement de l'oïdium dans la perspective de la réduction de l'utilisation des pesticides, une caractérisation de la perturbation (ou *aléa*) représentée par le déclenchement d'une épidémie d'oïdium et de son interaction avec l'évolution dynamique de l'architecture du couvert de la vigne apparaît nécessaire pour mieux appréhender les risques de dégâts sur la récolte. Ce deuxième constat nous permet de formuler une deuxième hypothèse de recherche, et deux questions associées à cette hypothèse. Le test de cette hypothèse sera l'objet du **Chapitre 5**.

Hypothèse n° 2 : Le risque de dégâts sur la récolte dépend des interactions entre l'évolution de l'architecture du couvert de la vigne et la précocité de l'épidémie d'oïdium.

La relation entre développement végétatif de la vigne et développement de l'oïdium est-elle vérifiée en conditions de contaminations naturelles et dans une gamme variée de conditions pédo-climatiques ? Peut-on quantifier les effets respectifs de la précocité de l'épidémie et du développement végétatif de la vigne sur une épidémie d'oïdium ?

3. D'une part, le rendement de la vigne s'élabore sur deux ans, la première année étant la plus importante du fait de la formation des inflorescences dans les bourgeons latents, d'autre part la sensibilité de la vigne à l'oïdium dépend du niveau de développement

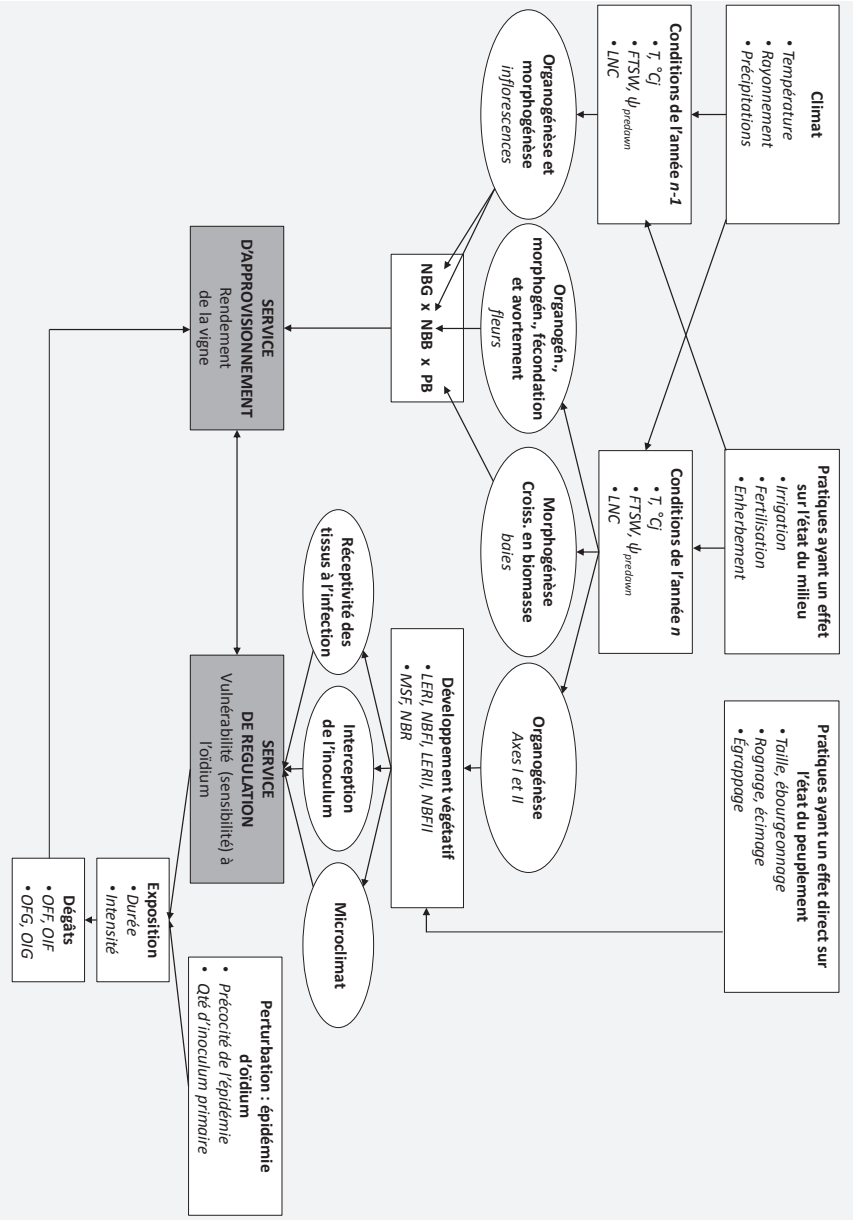


FIGURE 2.10 – Modèle conceptuel de l'étude des relations entre deux services écosystémiques fournis par la vigne : un service d'approvisionnement (le rendement en raisins) et un service de régulation (la régulation de l'oïdium). Les rectangles représentent des quantités, les ovales représentent des processus. T : température. $^\circ C$ degrés-jours en base $10^\circ C$. $FTSW$: fraction d'eau du sol transpirable. $\psi_{predawn}$: potentiel foliaire de base. LNC : teneur en azote des feuilles (leaf nitrogen content). LER1 : vitesse d'apparition des feuilles sur l'axe principal (*Axe I*) d'un rameau de vigne. LER1I : vitesse d'apparition des feuilles sur les ramifications (*Axes II*) d'un rameau de vigne. MSF : biomasse des feuilles. NBR : nombre de rameaux. NBF1 : nombre de grappes. NBF1I : nombre de baies par grappe. PB : masse moyenne d'une baie. OFF : fréquence d'attaque de l'oïdium sur feuilles (% d'organes touchés). OIF : intensité d'attaque de l'oïdium sur feuilles (% surface des organes touchée). OFG : fréquence d'attaque de l'oïdium sur grappes. OIG : intensité d'attaque de l'oïdium sur grappes

végétatif, qui est sensible aux conditions de l'année en cours. La relation entre le rendement de la vigne et la régulation de l'oïdium doit donc être analysée en relation avec les conditions de croissance de l'année $n-1$ et de l'année n . Ainsi, en cohérence avec l'hypothèse n° 1, il est possible de faire l'hypothèse qu'une année sèche suivie d'une année humide devrait conduire à un faible rendement et un fort développement végétatif et donc un compromis entre rendement et régulation de l'oïdium plutôt défavorable. À l'inverse, une année humide suivie d'une année sèche devrait avoir l'effet opposé et conduire à un compromis favorable. Ce troisième constat nous permet donc de formuler une troisième hypothèse et deux questions qui lui sont associées. Ces éléments seront l'objet du **Chapitre 6**.

Hypothèse n° 3 : La relation entre le rendement de la vigne et la régulation de l'oïdium est pilotée par la succession d'années climatiques contrastées.

L'effet du stress hydrique et du stress azoté sur les processus d'organogénèse et de morphogénèse des feuilles et des grappes est-il suffisant pour comprendre la relation entre le rendement de la vigne et la régulation de l'oïdium ? Peut-on identifier des séquences climatiques conduisant à la réalisation d'un compromis favorable entre rendement de la vigne et régulation de l'oïdium ?

La démarche qui a été mise en œuvre pour tester ces trois hypothèses, ainsi que les expérimentations sur lesquelles s'appuie cette thèse sont présentées dans le **Chapitre 3**. Les résultats sont présentés dans les **Chapitre 4 à 6**. Enfin, le **Chapitre 7** présente la discussion générale des résultats ainsi que les perspectives ouvertes par ce travail.

Deuxième partie

Matériel et méthodes

Matériel et méthodes : combinaison d'une expérimentation au champ, d'un réseau de témoins non traités et d'une démarche de modélisation

Les expérimentations ainsi que les méthodes d'analyse des données sont présentées en détail dans les trois manuscrits des **Chapitres 4 à 6**. L'objectif de cette partie est donc : (i) de décrire la démarche générale qui a été adoptée, (ii) de présenter les expérimentations mobilisées et leur complémentarité dans ce travail, et (iii) de décrire les mesures réalisées et leur cohérence entre les différentes expérimentations.

3.1 Démarche : combiner expérimentation et modélisation

L'essentiel du travail réalisé dans cette thèse a consisté à tester les trois hypothèses de recherche présentées à la fin du Chapitre précédent.

1. **L'hypothèse n° 1** a été testée dans le **Chapitre 4** en combinant les observations issues de l'expérimentation au champ présentée dans le paragraphe 3.2.1) avec un modèle de bilan hydrique, le modèle WaLIS (Celette et al., 2010). L'utilisation du modèle WaLIS a permis de calculer un indicateur du stress hydrique perçu par la vigne (FTSW) à un pas de temps journalier. Cette information a ensuite été utilisée pour détecter la période de sensibilité au stress hydrique de la formation des inflorescences. L'effet du stress hydrique et du stress azoté sur la formation des inflorescences pendant cette période de sensibilité (floraison $n-1$) a été quantifié. Les résultats obtenus sur Syrah ont ensuite été testés sur un autre cépage : l'Aranel, en utilisant des expérimentations menées lors de thèses antérieures (Celette, 2007) (Ripoche, 2009).
2. **L'hypothèse n° 2** a été testée dans le **Chapitre 5** en s'appuyant sur un réseau de parcelles de vigne non traitées suivi par l'IFV dans la région de Bordeaux et décrit dans le paragraphe 3.2.2. Une première étape d'analyse des données a permis de mettre en évidence l'effet de la précocité de l'épidémie d'oïdium sur les dégâts sur feuilles et sur grappes à véraison et d'identifier une gamme de précocité d'épidémie (floraison - fermeture de la grappe) pour laquelle les dégâts à véraison sont très variables. Ensuite, l'effet du développement végétatif de la vigne sur l'oïdium a été testé dans cette gamme

de précocité d'épidémie, en utilisant une méthode statistique permettant de prendre en compte des relations causales et structurées entre plusieurs variables (PLS-PM).

3. *L'hypothèse n° 3* a testée dans le **Chapitre 6** en combinant une approche expérimentale et une approche de modélisation. Cette partie s'est déroulée sur des vignes saines et des indicateurs du développement végétatif de la vigne ont été utilisés comme indicateurs du niveau de régulation de l'oïdium. Les données issues de l'expérimentation au champ ont permis d'étudier la relation *observée* entre rendement de la vigne et régulation de l'oïdium. Les résultats issus des Chapitres 4 et 5 ont permis d'identifier le stress hydrique à floraison comme un déterminant partagé de ces deux services. Sur cette base, un modèle mathématique simple a été construit. L'analyse des propriétés mathématiques de ce modèle a ensuite permis d'étudier la relation entre rendement de la vigne et régulation de l'oïdium de manière plus complète que ce que les données expérimentales seules permettaient.

3.2 Dispositifs expérimentaux

3.2.1 Expérimentation au champ

Cette expérimentation a été réalisée pendant cette thèse, de 2010 à 2012, au Domaine du Chapitre à Villeneuve-lès-Maguelone près de Montpellier (Figure 3.1), sur une parcelle de vigne plantée en 2002. Les vignes, du cépage Syrah, étaient greffées sur porte-greffe de type Fercal. L'écartement entre les rangs était de 2.5 m et entre les ceps de 1.2 m, soit une densité de 3333 ceps par hectare. Les ceps étaient taillés en double cordon de royat, à 12 bourgeons par cep (6 coursons à 2 yeux) : la charge en bourgeons était de 40 000 bourgeons par hectare. Un gradient de disponibilité des ressources en eau et en azote a été créé au travers de 5 traitements : enherbement de luzerne annuelles dans l'inter-rang (AL), sol nu (BS), fertilisation (FERT), irrigation (IRR), irrigation plus fertilisation (IRR-FERT) (Figure 3.1). De 2002 à 2009 toute la parcelle était intégralement désherbée. A l'automne 2009 l'enherbement a été semé. Les traitements FERT, IRR et IRR-FERT ont débuté en 2011 et ont continué en 2012. Le rendement et ses composantes, les variables climatiques, le développement végétatif ainsi que les bilans hydrique et azoté ont été mesurés. Cette expérimentation s'est déroulée sur des vignes saines (non malades) et traitées. Elle est détaillée dans le **Chapitre 4**.

Une deuxième expérimentation au champ a été utilisée dans le cadre du **Chapitre 4** pour valider les résultats concernant l'effet des stress hydrique et azotés sur la formation des inflorescences sur un autre cépage : l'Aranel. Cette deuxième expérimentation a été réalisée de 2003 à 2006 et de 2008 à 2009, également au Domaine du Chapitre à Villeneuve-lès-Maguelone près de Montpellier. Le dispositif expérimental est décrit en détail dans les thèses de Celette (2007), Valdés-Gomez (2007) et Ripoche (2009) ainsi que dans les articles suivants : Celette et al. (2008, 2009); Celette and Gary (2013); Valdés-Gómez et al. (2008, 2011); Ripoche et al. (2011a). Il se constituait de traitements enherbés dans l'inter-rang (enherbement permanent ou temporaire) et de traitements complètement désherbés (sol nu). Les mesures qui ont été réalisées sont les mêmes que celles de l'expérimentation au champ sur Syrah. Cette expérimentation s'est également déroulée sur des vignes saines (non malades) et traitées. Cette expérimentation a été

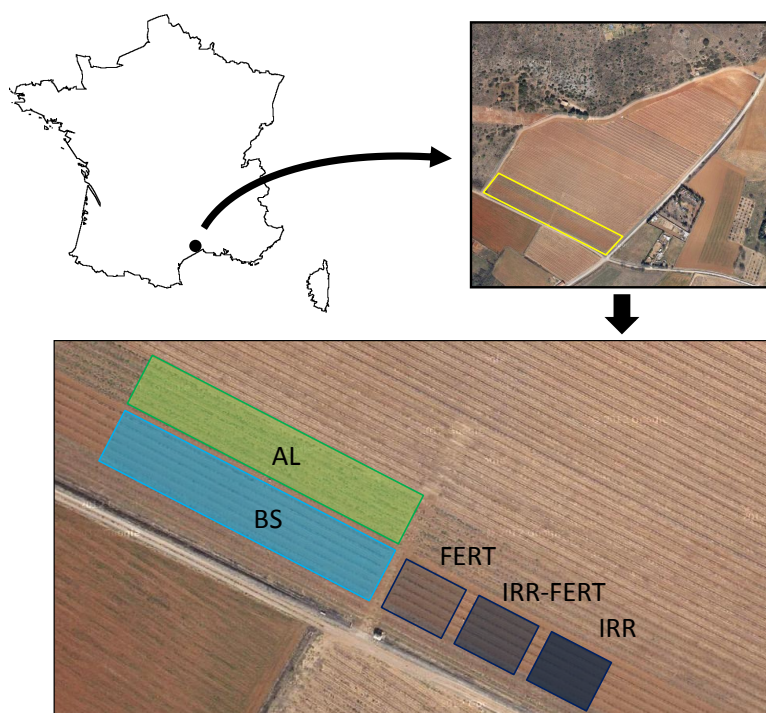


FIGURE 3.1 – Expérimentation au champ : localisation géographique et disposition des cinq traitements. AL : traitement enherbé dans l’inter-rang (luzernes annuelles). BS : sol nu (désherbage mécanique). FERT : sol nu (désherbage mécanique) plus fertilisation. IRR-FERT : sol nu (désherbage mécanique) plus fertilisation plus irrigation. IRR : sol nu (désherbage mécanique) plus irrigation. Les traitement FERT, IRR-FERT et IRR sont plus petits car les contraintes techniques liées à l’irrigation n’ont pas permis d’irriguer une zone plus grande de la parcelle.

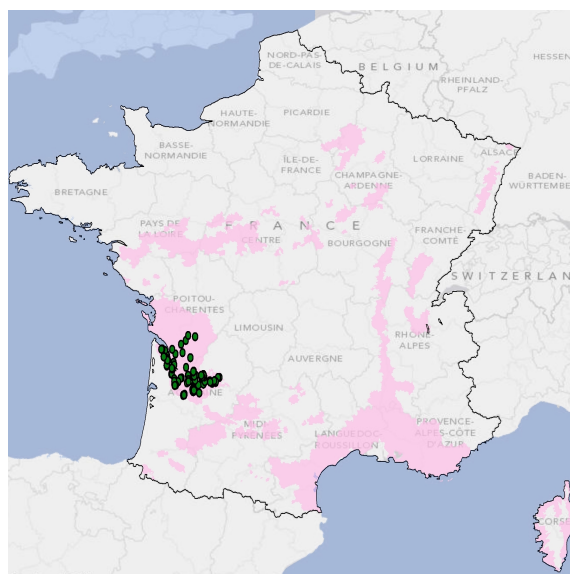


FIGURE 3.2 – Localisation géographique des témoins non traités. Les zones en rose indiquent les bassins viticoles français. Les témoins non traités étudiés dans cette thèse étaient localisés dans le bassin viticole du bordelais. Le réseau était constitué de 83 parcelles, dont certaines ont été suivies tous les ans mais d'autres non, aboutissant à 235 situations parcelle $\times$ année.

utilisée pour valider des résultats et a donc un statut "complémentaire" dans cette thèse.

3.2.2 Réseau de témoins non traités

Dans cette expérimentation, les données ont été collectées de 2007 à 2013 sur un réseau de témoins non traités mis en place et suivi par l'IFV dans la région de Bordeaux (Figure 3.2). Le réseau était constitué de 83 parcelles, dont certaines ont été suivies tous les ans mais d'autres non, aboutissant à 235 situations parcelle $\times$ année. Au sein de chaque parcelle, une zone composée de 50 ceps minimum n'était pas traitée. Dans cette zone, deux placettes de trois ceps ont fait l'objet de suivi épidémiologiques de l'oïdium, et de suivi du développement végétatif de la vigne. Cette expérimentation s'est donc déroulée sur des vignes non traitées sur lesquelles des maladies (dont l'oïdium) ont pu se développer, elle est détaillée dans le **Chapitre 5**.

3.3 Mesures

L'ensemble des mesures réalisées par expérimentation, ainsi que les acronymes des variables et leurs unités sont détaillés dans le Tableau 3.1. Le paragraphe qui suit apporte des précisions supplémentaires, notamment concernant la fréquence temporelle des mesures réalisées.

- **le rendement et les composantes du rendement** ont été mesurées une fois à la vendange, dans l'expérimentation au champ seulement.
- **le développement végétatif de la vigne** a été mesuré dans l'expérimentation au champ et le réseau de témoins non traités. Une attention particulière a été portée à

ce que le développement végétatif soit mesuré de la manière la plus identique possible entre ces deux dispositifs expérimentaux afin de pouvoir réaliser l'articulation des jeux de données selon le cadre conceptuel présenté à la fin du Chapitre 2 (Figure 2.10). En effet, le développement végétatif de la vigne est le point d'articulation de ces deux dispositifs expérimentaux (Figure 3.3). Le développement végétatif a été mesuré par le nombre de feuilles (des *Axes I* et *Axes II* des rameaux) dans les deux expérimentations, et par la biomasse (matière sèche) des feuilles dans l'expérimentation au champ. La mesure du nombre de ceps par hectare et du nombre de rameaux par cep a permis d'exprimer ces valeurs par hectare. Ces mesures ont été réalisées en dynamique au cours du cycle de la vigne, ce qui a permis de calculer des vitesses d'apparition des feuilles entre deux dates de mesure. La mesure la plus tardive du développement végétatif a été réalisée autour de la véraison pour les deux expérimentations.

- **Stress hydrique** Le stress hydrique perçu par la vigne a été mesuré dans l'expérimentation au champ seulement. Deux indicateurs ont été utilisés : le potentiel foliaire de base (Ψ) et la FTSW de la vigne. Le potentiel de base a été mesuré à floraison, la véraison et vendange. La FTSW a été mesurée par la méthode neutronique (sonde à neutrons) aux stades suivants : débourrement, floraison, véraison, vendange et fin de chute des feuilles. Elle a été calculée comme le ratio entre la quantité d'eau transpirable du sol disponible (ASW, "available soil water") et la quantité totale d'eau transpirable du sol (TTSW, "total transpirable soil water") (Pellegrino et al., 2004; Celette et al., 2008). Ces deux indicateurs, et notamment la FTSW, ont été choisis car leurs relations avec le développement végétatif avaient déjà fait l'objet de nombreuses études (Schultz and Matthews, 1988; Lebon et al., 2006; Pellegrino et al., 2006; Chaves et al., 2007, 2010; Medrano et al., 2003; Schultz, 1996; Flexas et al., 2010; Baeza et al., 2007).
- **État de nutrition azotée de la vigne** La mesure de l'état de nutrition azotée de la vigne a été effectuée dans l'expérimentation au champ par la mesure de la teneur en azote massique des feuilles (LNC) et de la teneur en azote assimilable des moûts (Gaudillere et al., 2003; Bell and Henschke, 2005). La teneur en azote massique des feuilles a été mesurée à floraison, véraison et vendange. La teneur en azote assimilable des moûts a été mesurée à la vendange.
- **Développement de l'oïdium** Le développement de l'oïdium sur feuilles et sur grappes a été suivi dans le réseau de témoins non traités. La fréquence (pourcentage d'organes présentant des symptômes) et l'intensité (pourcentage de surface des organes présentant des symptômes) de l'oïdium ont été suivies sur feuilles et sur grappes de manière dynamique entre le débourrement et la véraison. La précocité de l'épidémie a pu être caractérisée comme la date ou le stade phénologique de la vigne au moment de la détection des premiers symptômes sur feuilles ou sur grappes.

TABLE 3.1 – Synthèse et description des variables mesurées dans l'expérimentation au champ et le réseau de témoins non traités. Les "x" indiquent les variables qui ont été mesurées dans une expérimentation. Champ : expérimentation au champ. TNT : réseau de témoins non traités.

Variable	Unité	Description	Champ	TNT
Rendement				
RDT	$t.ha^{-1}$	Rendement de la vigne	x	
FERT	nb	Nb de grappes/d'inflorescence par rameau	x	
NBG	nb	Nb de grappes par cep	x	
NBB	nb	Nb de baies par grappe	x	
PB	g	Masse moyenne d'une baie	x	
Développement végétatif				
NBFI	$nb.ha^{-1}$	Nb de feuilles sur l'axe I d'un rameau	x	x
NBFII	$nb.ha^{-1}$	Nb de feuilles sur les axes II d'un rameau	x	x
NBF	$nb.ha^{-1}$	Nb total de feuilles d'un rameau	x	x
LERI	$nb.j^{-1}.ha^{-1}$	Vitesse d'apparition des feuilles primaires	x	x
LERII	$nb.j^{-1}.ha^{-1}$	Vitesse d'apparition des feuilles secondaires	x	x
LER	$nb.j^{-1}.ha^{-1}$	Vitesse totale d'apparition des feuilles	x	x
NBR	$nb.ha^{-1}$	Nb de rameaux par hectare	x	x
MSF	$t.ha^{-1}$	Matière sèche (biomasse) des feuilles	x	
PBT	$t.ha^{-1}$	Masse des bois de taille	x	
Oïdium				
OFF	%	Fréquence d'attaque sur feuilles		x
OIF	%	Intensité d'attaque sur feuilles		x
OFG	%	Fréquence d'attaque sur grappes		x
OIG	%	Intensité d'attaque sur grappes		x
Stress hydrique				
FTSW	-	Fraction d'eau du sol transpirable par la vigne	x	
Ψ	MPa	Potentiel foliaire de base	x	
Stress azoté				
LNC	%	teneur en azote massique des feuilles	x	
YAN	$mg.L^{-1}$	teneur en azote assimilable des moûts	x	
Climat				
T	$^{\circ}C$	température de l'air	x	
P	mm	précipitations	x	

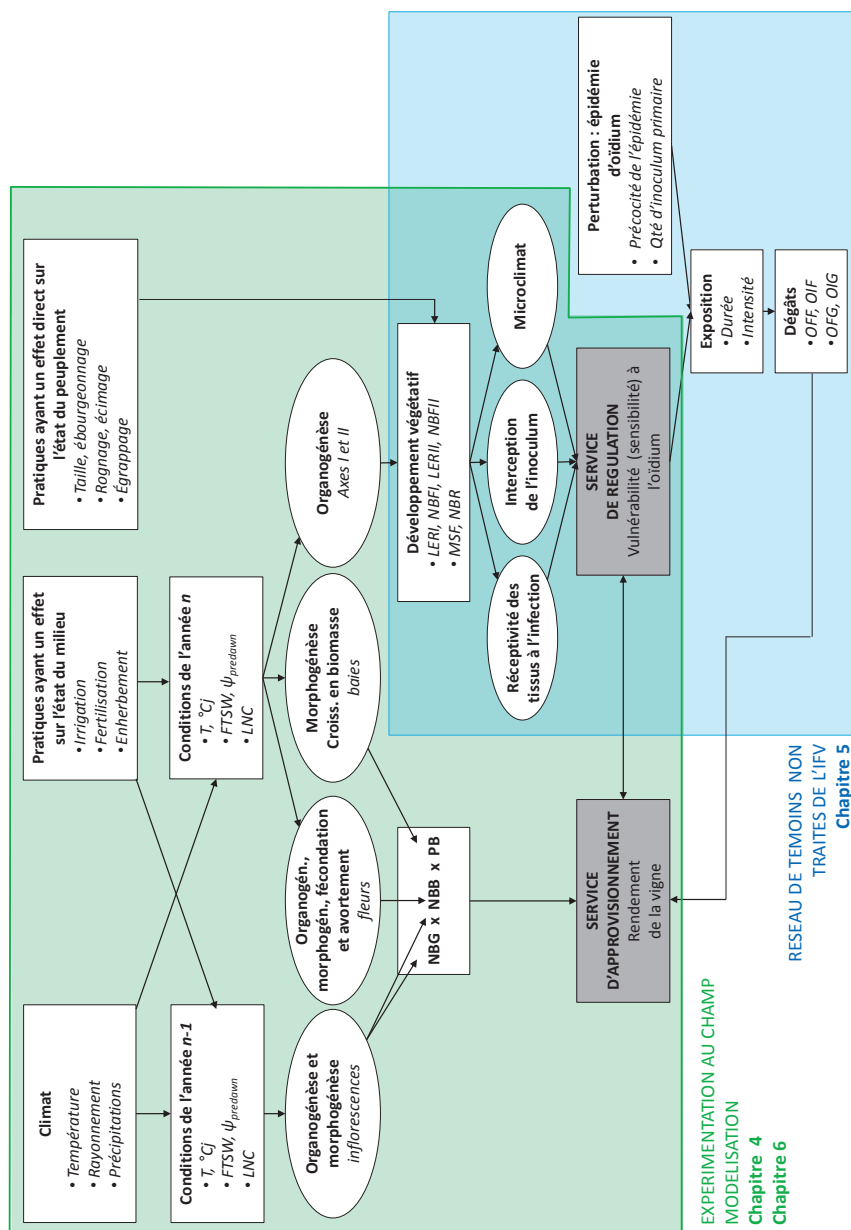


FIGURE 3.3 – Présentation de la démarche : complémentarité des approches expérimentales et de modélisation pour l'étude des relations entre deux services écosystémiques fournis par la vigne : un service d'approvisionnement (le rendement de la vigne) et un service de régulation (la régulation de l'oïdium). Les rectangles représentent des quantités, les ovales représentent des processus. Les variables mesurées sont indiquées sur le schéma. La définition des acronymes, ainsi que les unités et les variables de développement végétatif mesurées par expérimentation sont détaillées dans le Tableau 3.1.

Troisième partie

Résultats

Grapevine bud fertility and number of berries per bunch are determined by water and nitrogen stress around flowering in the previous year

Nicolas Guilpart, Aurélie Metay, Christian Gary

Ce chapitre a été publié sous cette forme dans European Journal of Agronomy 54(2014)9-20

Abstract

Grapevine yield formation extends over two consecutive years (seasons 1 and 2). The inflorescence formation (around flowering in season 1) is crucial as it is involved in the formation of both the bunch number per vine and the berry number per bunch in season 2, that account for about 60% and 30% of year-to-year yield variation of grapevine, respectively. Light, temperature, water and nitrogen availability are known to affect this early stage. The aims of this work were to determine the critical periods during which inflorescence formation is sensitive to water and nitrogen stress and quantify their effects on it. To address these issues, we used a 3-year (2010–2012) field experiment (cv. Shiraz) in combination with a water balance simulation model (WaLIS) and a 6-year field experiment (cv. Aranel). In both experiments, different treatments were applied to create a gradient of water and nitrogen supply (treatments involved cover cropping, irrigation and fertilization). The grapevine yield and its components were recorded. Water and nitrogen status of grapevine were monitored throughout the season. Inflorescence formation was sensitive to water and nitrogen stress during a critical period that occurred between 400 and 700°Cd after budburst in season 1. Bud fertility (number of bunches per shoot) and berry number per bunch in season 2 were significantly correlated with the fraction of transpirable soil water (FTSW), predawn leaf water potential and leaf nitrogen content at that time for both cultivars. Water and nitrogen stress during the critical period of season 1 determined 65–70% of grapevine yield in season 2. Our results show that the maximum yield that can be reached in season 2 is determined during the critical period of season 1 and they provide clues to estimate it. These results may help grape growers to adapt their practices (i) in season 1 to ensure a sufficient maximum yield for season 2 and (ii) to actually obtain the

targeted yield in season 2 depending on the maximum yield determined in season 1.

Keywords : *Vitis vinifera* L., yield formation, bud fertility, berry number per bunch, water stress, nitrogen stress

Introduction

Yield formation of fruit trees usually takes place over two consecutive years. The first step of this process is floral induction, followed by flower initiation and differentiation (Wilkie et al., 2008). This early step of yield formation defines the potential number of fruits the crop will bear during the subsequent year. This is of economic importance as the number of harvestable organs is generally the major determinant of crop yield (Peltonen-Sainio et al., 2007). This has also physiological implications because the number of growing fruits has a strong impact on the ratio between the activities of assimilate sources and sinks and on the ratio between vegetative and generative growth, which have been found to be major processes of plant growth and development (Mathieu et al., 2008; Marcelis et al., 1998; Pallas et al., 2010). Moreover, variations in the number of growing fruits not only have a direct effect on yield but may have undesirable effects on the size and quality of harvested organs (Kliewer and Dokoozlian, 2005; Monselise and Goldschmidt, 1982). Numerous factors are known to affect the formation of flowers. The vegetative and reproductive growth during the current year may interact with the development of flowers for the next year depending on the timing of floral induction. The alternate-year bearing phenomenon observed on numerous fruit tree species results from endogenous factors involved in this interaction (Monselise and Goldschmidt, 1982; Wilkie et al., 2008). Other factors are directly linked with weather conditions such as temperature, light, water deficit or mineral nutrition. Little is known about the quantitative effects of these factors, and the understanding of year-to-year yield variations and their management remains a challenge for perennial fruit crops (Hanke et al., 2007; Meilan, 1997; Wilkie et al., 2008), especially for grapevine (*Vitis vinifera* L.) as shown by recent studies (Keller, 2010; Clingeleffer, 2010).

Grapevine yield formation extends over two consecutive years. Thereafter, they will be referred to as season 1 and season 2, season 2 being the year of production. Seasonal variations in grapevine yield usually exceed 15% and often 35% (Antcliff, 1965; Clingeleffer et al., 2001; Clingeleffer, 2010; Keller and Mills, 2004; May, 1961; Chloupek et al., 2004). It is now well established that the main drivers of grapevine yield are the bunch number per vine and the berry number per bunch, which account for about 60% and 30% of seasonal yield variation respectively, whereas the berry mass accounts for only about 10% of seasonal yield variation (Dry, 2000; Clingeleffer et al., 2001; Clingeleffer, 2010). The determination of bunch number and berry number per bunch are therefore two key processes in grapevine yield formation, and both are affected during the early stages occurring in season 1.

Grapevine is a perennial species displaying an indeterminate development pattern. Each phytomer produced by a growing shoot in season 1 bears a latent bud that will develop into a shoot in season 2. Grapevine yield formation starts with inflorescence formation in the latent buds during season 1. This process is regulated at two levels : formation of uncommitted primordia (also called anlagen) and differentiation of the uncommitted primordium into an

inflorescence or a tendril (Vasconcelos et al., 2009; Carmona et al., 2008). Inflorescence primordia are formed by extensive branching of the anlage (Vasconcelos et al., 2009; Srinivasan and Mullins, 1981) : bud fertility (number of bunches per shoot) and flower number per bunch are closely linked, as primary branching of inflorescences exerts a strong control over the total number of flowers per inflorescence (Dunn and Martin, 2007). This stage is reported to last from a few weeks after budburst until veraison in season 1 (about 3 months), depending on the insertion rank of the latent bud on the shoot (Vasconcelos et al., 2009). At the scale of the shoot axis, the level of differentiation follows an acropetal gradient where the distal inflorescences are less differentiated than the proximal. After veraison of season 1, the latent buds enter into dormancy. They resume their development at budburst in season 2 with resumption of inflorescence branching and differentiation of individual flowers before anthesis (Swanepoel and Archer, 1988; Watt et al., 2008; Srinivasan et al., 1972). The relative importance of branching prior to dormancy, compared with differentiation during budburst, in controlling potential inflorescence size and flower numbers is still poorly understood (Vasconcelos et al., 2009; Keller, 2010).

In grapevine, unlike other perennial crops, there is no evidence of competition between on the one hand initiation and differentiation of inflorescences for the following season and on the other hand the development of flowers and fruit set for the current season (Vasconcelos et al., 2009). Along with genetic potential, insertion rank on the shoot is the main factor affecting bud fertility : it increases from the base to the middle and decreases again toward the tip of the shoot (Huglin and Schneider, 1998). Light, temperature, grapevine water status and mineral nutrition are also reported to affect the formation of inflorescences during season 1 (Vasconcelos et al., 2009). Light and temperature have been the most studied factors. Quantitative relationships between temperature and bud fertility were established (Buttrose, 1970) and an optimum range of temperatures for the formation of inflorescence primordia ($20^{\circ}\text{C} < T < 35^{\circ}\text{C}$) was defined (Vasconcelos et al., 2009). Low irradiance on latent buds reduces inflorescence formation; this effect is likely mediated by carbon status and assimilate supply to the buds (Keller and Koblet, 1995; Dry, 2000; Lebon et al., 2008). Effects of water deficit and mineral nutrition on inflorescence formation during season 1 have been observed but never quantified according to the stress intensity. Water deficit reduces bud fertility whatever the bud position on the cane (Alleweldt and Hofäcker, 1975; Buttrose, 1974a; Matthews and Anderson, 1989). Buttrose (1974a) observed a decrease in bud fertility of 75% (insertion rank 2) for the most stressed treatment compared to the well watered one. Nitrogen deficiency reduces inflorescence formation, and it is generally accepted that an optimum supply of nitrogen (N) is necessary for maximum formation of inflorescence primordia and differentiation of flowers (Vasconcelos et al., 2009; Keller and Koblet, 1994; Keller, 2005; Khanduja and Balasubrahmanyam, 1972; Baldwin, 1966; Srinivasan et al., 1972; Carmona et al., 2008).

The present study was based on the hypothesis that water and nitrogen stresses experienced in the field by the grapevine during season 1 are responsible for a major part of the seasonal variations in bud fertility and berry number per bunch in season 2 (assuming no adverse weather conditions at anthesis in season 2). This hypothesis is supported by the high sensitivity of vegetative organogenesis processes to water (Chapin, 1991; Wery, 2005; Muller et al., 2011; Bissuel-Belaygue et al., 2002a) and nitrogen (Lawlor, 2002; Lemaire and Millard, 1999; Gastal

and Lemaire, 2002) stress for a wide range of plants and for grapevines in particular (Pellegrino et al., 2006; Lebon et al., 2006; Cramer et al., 2013).

The aims of this work were to (i) study the periods of sensitivity to water and nitrogen availability of bud fertility and berry number per bunch and (ii) quantify the effects of water deficit and nitrogen stress on these yield components during these critical periods. A 3-year field experiment on Shiraz grapevines in combination with a water balance simulation model and a 6-year experiment on Aranel grapevines were used to address these issues.

Materials and methods

Experiment

Experimental site and design

Experiment 1 was carried out from 2010 to 2012, during three growing seasons, on a vineyard located near Montpellier (Domaine du Chapitre) in the south of France (43° 32' N ; 3° 50' E). The climate was Mediterranean with a mean annual rainfall of 700–750 mm. Soil was a deep, calcaric (mean total CaCO₃ : 10%) fluvisol (FAO classification). It was a clay loam (30% clay, 40% silt and 30% sand) containing less than 5% of coarse elements. Mean organic matter content was about 1.5% and total nitrogen was less than 1 g·kg⁻¹ over the top soil layer (0–30 cm). Grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. Shiraz) were planted in 2002, in rows oriented NW–SE at a density of 3333 stocks per hectare (2.5 m × 1.2 m). They were trained using a midwire bilateral cordon system to a height of 0.7 m. Vines were spur pruned to 12 nodes per vine (6 spurs and 2 nodes per spur). About one month after bud burst, number of shoots per vine was manually adjusted to a target of 12 shoots per vine. Five treatments were designed to create a gradient of soil resources (water and nitrogen). These treatments are described below and ordered from low to high resource availability. Mechanical weed control was applied under all vine rows. A first treatment (AL) was obtained by sowing a mix of annual medics (*Medicago truncatula*, *M. rigidula*, *M. polymorpha*) in the inter-row during autumn 2009. A second treatment with bare soil (BS) was obtained by mechanical weeding in the inter-row. There was no fertilization or irrigation in these two treatments. Three other treatments were obtained by applying irrigation and fertilization on bare soil plots. One was fertilized (FERT), one was irrigated (IRR) and one was irrigated and fertilized (IRR-FERT). Irrigation and/or fertilization were applied in 2011 and 2012, not in 2010, but the vines were monitored over the 3 years. Therefore, the effects of a change in management practices could be studied. When applied, fertilization was provided by applying 40 kgN ha⁻¹ (ammonitrate 50–50%) under the grapevine row three times a year : 2–3 weeks after budburst, at flowering and after harvest. When applied, drip irrigation was applied under the grapevine row and 240 mm was applied from 18 April to 18 August 2011, and 160 mm from 4 May to 3 August 2012. For both years, irrigation accounted for between 40 and 60% of potential evapotranspiration between budburst and harvest. Treatments were applied as strips. AL and BS treatments were composed of 185 vine stocks (37 vine stocks per row and 5 rows). Due to practical constraints of water availability, other treatments were composed of 55 vine stocks (11 vine stocks per row and 5 rows) for the IRR-FERT and IRR treatments and 70 vine stocks (14 vine stocks per row and 5 rows) for the FERT treatment.

Measurements

Weather conditions A weather station was installed near the experimental plot to measure daily air temperature (min, max and mean), wind speed, air humidity and rainfall at 2 m height. Potential evapotranspiration was calculated using the Penman-Monteith equation (Allen et al., 1998). Thermal time was calculated by daily integration of mean air temperature minus a base temperature of 10°C (Lebon et al., 2004) and was expressed in degree-days (°Cd).

Soil water content The soil water content was measured with a CPN 503 DR (Campbell Pacific, USA) neutron probe. In each treatment, 2 (FERT, IRR-FERT, IRR) to 4 (AL, BS) aluminium tubes were inserted under the grapevine row to 3 m depth and one tube to 6 m depth. For the AL treatment only, 4 more tubes were inserted in the middle of the inter-row to 2 m depth. Measurements were made every 0.2 m from the soil surface to 0.6 m depth, every 0.3 m from 0.6 m to 1.5 m depth and every 0.5 m until 6 m depth. Total transpirable soil water (TTSW) was estimated from the soil water content measured to a depth of 3.5 m (insofar as no changes to soil water content were detected below that depth) as described by Celette et al. (2008) and Pellegrino et al. (2004). A specific TTSW was estimated for the medic cover crop from the minimum soil water content observed at the end of the medic growth period and for the different soil layers explored by the grass root system. Available Soil Water (ASW) at a given time and depth was calculated as the difference between soil water content at this time and depth and the lowest soil water content observed at this depth over all measurements. Sum of ASW over depth at a given time corresponded to the grapevine ASW at this time. Fraction of Transpirable Soil Water (FTSW) was calculated as the ratio of ASW to TTSW (Pellegrino et al., 2004) and was used as an indicator of water stress experienced by the grapevine.

Grapevine yield and yield components The grape yield and its components were measured once at harvest time. For the AL and BS treatments the yield, bunch number and shoot number per vine stock were measured on 16–30 vine stocks. On each of these vine stocks, one bunch was selected at random to count berry number per bunch and measure the mass of 200 berries. Bud fertility was measured on 16–96 randomly selected shoots. For the FERT, IRR-FERT and IRR treatments the yield, bunch number and shoot number per vine stock were measured on 8–23 vine stocks. On each of these vine stocks, one bunch was selected at random to count berry number per bunch and measure the mass of 200 berries. Bud fertility was measured on 8–96 randomly selected shoots.

Grapevine water and nitrogen status The grapevine water status was monitored during summer (three measurements from June to August) by measuring the leaf water potential at predawn ($\Psi_{predawn}$) with a pressure chamber (Soil Moisture Equipment Corp., Santa Barbara, USA) on 8 (FERT, IRR-FERT, IRR) to 32 (AL, BS) fully expanded leaves per treatment. To measure leaf nitrogen content, 4–32 grapevine shoots were sampled at random from each treatment (one per vine stock) three times a year (around flowering, at veraison and just before harvest). Each sample was divided into three compartments : stems, leaves and grapes. All this plant material was dried at 60°C for at least 72 h to calculate its dry biomass. Then, the leaf nitrogen content (LNC, % in DM) was measured on all the leaves of each shoot (Dumas

method). Yeast assimilable nitrogen (YAN, mg L^{-1}) in the must was measured once at harvest on 100 berries sample at random with 3 replicates.

Simulation of water balance with the WaLIS model

To obtain daily values of FTSW, we used the WaLIS model (Celette et al., 2010) that simulates the time course of the grapevine's FTSW on a daily time step. Simulations were made for the five treatments in 2010, 2011 and 2012. Weather data were those recorded at the weather station. ASW values at budburst were those calculated from the neutron probe measurements. Maximum radiation interception efficiency (K_{max}) was measured using hemispherical photographs following the protocol described by Louarn et al. (2005) and the CAN-EYE software (<http://www.paca.inra.fr/can-eye>). Parameters describing the medic cover crop were taken from Duru et al. (2009). Parameters values of all simulations can be found in Appendix A. Quality of simulations was assessed against observed values of FTSW. Indicators of goodness of fit of all simulations can be found in Appendix B.

Data analysis

Data were analyzed using R software (R Development Core Team 2007, version 2.11.1).

Treatment effects Effects of treatments on yield components were tested using a one-way ANOVA considering plants as replicates; Newman-Keuls tests were used as post hoc tests for multiple mean comparisons.

Contribution of yield components to yield variations For each situation (treatment $\times$ year), we used the mean values calculated from measurements. The relationships between yield and yield components were determined by multiple linear regression analysis. The variables were log transformed to linearize the model. On this model, an ANOVA with type III sum of squares was performed and the contribution of each component to the variance of yield was calculated as the ratio of the sum of squares due to this component to the total sum of squares of the model.

Correlations between grapevine water and nitrogen status and yield components

Daily grapevine FTSW simulated with the WaLIS model was averaged for thermal time periods of 100°Cd from budburst to harvest. For each such period the Pearson coefficient between yield components and mean grapevine FTSW was calculated and its significance was tested, as done by Pallas et al. (2013) on oil palm. Other relationships between yield components and grapevine water and nitrogen status indicators were analyzed by simple or multiple linear regression. For each situation (treatment $\times$ year), we used the mean values calculated from measurements. In order to distinguish between the effects of water and nitrogen on bud fertility, an ANOVA was performed with type III sum of squares in the same way as for the contribution of yield components to yield variation.

How much of grapevine yield was determined the previous year? A model was developed in order to assess how much of yield of season 2 was determined by water and

TABLE 4.1 – Climate and phenology. Rainfall is in mm of water. Winter : January to March. Spring : April to June. Summer : July to September. Autumn : October to December.

	2009	2010	2011	2012
phenology (dates)				
budburst		12/04	01/04	04/04
harvest		06/09	25/08	05/09
rainfall (mm)				
winter	141	264	190	10
spring	130	100	86	107
summer	14	70	69	152
autumn	197	249	224	120
total	482	681	569	388

nitrogen constraints during season 1. This model predicted yield of season 2 from bud fertility and berry number per bunch, themselves predicted by $\Psi_{predawn}$ and LNC at flowering of season 1. Simulated yields were then compared to observed yields.

Experiment 2

Data from another experiment were also used in the present study. This experiment was carried out from 2004 to 2006 and from 2008 to 2009 in the same vineyard as experiment 1, but on an adjacent plot with another cultivar (*Vitis vinifera* L. cv. Aranel). This experiment was fully described by Celette et al. (2008, 2009) and Ripoché et al. (2011a). We used these data to study if some of the results found on Shiraz with data of experiment 1 remained valid with another cultivar. We focused on the relationships between yield components and grapevine water and nitrogen status (data analyses were performed in the same way as for Shiraz). No simulations with the WaLIS model were carried out for the cv. Aranel.

Results

Weather conditions

Over the three years of experiment 1 (2010–2012), the following succession was observed : a wet year (2010), an intermediate year (2011) and a dry year (2012) (Table 4.1). This was confirmed by values of $\Psi_{predawn}$ at veraison that were higher in 2010 than in 2011 and 2012, indicating a year with low water stress (Table 4.2). Distribution of rainfall within years varied considerably : in 2010 total rainfall over winter and spring was high (364 mm) whereas in 2011 and 2012 it was low (276 mm) and very low (117 mm), respectively. The summer was dry in 2010 and 2011 with about 70 mm of rainfall but it was wet in 2012 with 152 mm. Maximum daily temperature during the three months following budburst (April, May, June) was always below 35°C, except one day in June 2010. Mean daily temperature never fell below 10°C, except for one day in April 2010 (*data not shown*). In experiment 2, the only extreme event

was observed in June 2003, when maximum daily temperature exceeded 30°C, during 13 days, six of which had a maximum daily temperature above 34°C, and 3 days above 35°C, (*data not shown*). Therefore the year 2004 was not analyzed with respect to 2003. However, apart from this year, the two experiments appeared to be suitable for studying the effects of water status and nitrogen nutrition on yield formation of grapevine as temperature was always within the critical range for yield formation.

Grapevine water and nitrogen status

Indicators of grapevine water and nitrogen status showed that treatments created the expected gradient of soil resources (Table 4.2). Over all years, $\Psi_{predawn}$ at veraison ranged between -0.20 MPa (no water stress) and -0.53 MPa which can be considered as a moderate water stress (Baeza et al., 2007). YAN in the must at harvest ranged between 88 and 168 mg L⁻¹, which are medium to low values (Bell and Henschke, 2005), with lower values in 2010 for all treatments. The ranking of treatments was as expected : each year the AL treatment experienced the highest water and nitrogen stress as measured by $\Psi_{predawn}$ at veraison and YAN in the must at harvest, respectively (Table 4.2). Introduction of irrigation and fertilization in 2011 changed the ranking of treatments as IRR and IRR-FERT exhibited the highest $\Psi_{predawn}$ at veraison in 2011 and 2012 whereas they showed no significant difference from the BS treatment in 2010. This change was also observed for nitrogen nutrition as indicated by values of LNC at veraison and YAN in the must at harvest (Table 4.2).

Grapevine yield and yield components

Grapevine yield responded well to the gradient of soil resources generated by the treatments and a wide range of yields was explored : from 7.2 t ha⁻¹ (AL, 2012) to 22.6 t ha⁻¹ (IRR, 2012) (Table 4.3). The AL treatment always gave the lowest yield whereas the irrigated treatments (IRR-FERT and IRR) always had the highest. Soil surface treatments were first applied in 2010, and irrigation and fertilization only started in 2011. As a result, differences between treatments were more pronounced in 2011 and 2012 than in 2010 for yield and all yield components (Table 4.3), except for the shoot number per vine which was manually adjusted to a target of 12 shoots per vine a few weeks after budburst. Analysis of the contribution of each component to the yield variation (of Shiraz) yielded the following results : bunch number per plant 55%, berry number per bunch 14%, berry mass 26%, residuals 5%. Bunch number appeared to be the major driver of yield. As the vines were pruned to 12 shoots per vine, the number of bunches per shoot (bud fertility) was thus a key yield component.

Effects of growing conditions in season 1 on bud fertility in season 2

Evidence for a critical period just after grapevine flowering in season 1

Assuming that grapevine water status influenced bud fertility during specific periods of sensitivity during inflorescence development, we regressed bud fertility on FTSW for various hypothetical time periods (Fig. 4.1A). The maximum value of r^2 was reached during the 500-600°Cd period after budburst in season 1 ($r^2 = 0.7$), the p -value being the most significant

TABLE 4.2 – Indicators of Shiraz grapevine (Experiment 1) water and nitrogen status over the three years of experiment. LNC : leaf nitrogen content per unit dry mass of all the leaves of a shoot ($10^{-1}mg.g^{-1}$). YAN : yeast assimilable nitrogen in the must ($mg.l^{-1}$). $\Psi_{predawn}$: predawn leaf water potential (MPa). Letters refers to multiple means comparison performed by a Newman-Keuls test at $\alpha = 5\%$. In 2010, only one measurement of LNC and YAN per treatment was performed on pooled material in such a way that no mean comparison could be done.

treatment	$\Psi_{predawn}$		LNC		YAN	
	at veraison		at veraison		at harvest	
	(MPa)		%DM		($mg.l^{-1}$)	
2010						
FERT	-0.20	a	2.83	-	126	-
IRR-FERT	-0.22	a	2.83	-	105	-
AL	-0.29	b	2.50	-	88	-
BS	-0.24	a	2.72	-	108	-
2011						
FERT	-0.50	d	2.86	a	128	ab
IRR-FERT	-0.23	a	2.58	d	145	ab
IRR	-0.29	b	2.77	b	140	ab
AL	-0.51	d	2.40	e	105	b
BS	-0.38	c	2.73	c	168	a
2012						
FERT	-0.50	c	2.60	d	139	b
IRR-FERT	-0.46	b	2.79	b	146	b
IRR	-0.41	a	2.54	e	136	b
AL	-0.53	c	2.76	c	108	c
BS	-0.51	c	2.86	a	168	a

TABLE 4.3 – Yield and yield components of Shiraz grapevine (Experiment 1) over the three years of experiment. Letters refers to multiple means comparison performed by a Newman-Keuls test at $\alpha = 5\%$.

treatment	yield		bunch		berry		berry		shoot		bunches	
	(t ha ⁻¹)		number		number		mass (g)		number		per shoot	
2010												
FERT	9.3	a	15	a	108	a	1.68	a	15.5	a	1.62	a
IRR-FERT	9.8	a	14	a	132	a	1.45	ab	16.1	a	1.75	a
AL	8.9	a	14	a	198	a	1.32	b	14.7	a	1.81	a
BS	9.4	a	14	a	146	a	1.61	ab	16.0	a	2.00	a
2011												
FERT	17.3	ab	18	a	167	a	1.87	ab	13.3	a	1.66	a
IRR-FERT	21.0	a	19	a	193	a	2.00	a	14.2	a	1.66	a
IRR	15.6	b	15	b	199	a	2.03	a	12.6	a	1.75	a
AL	8.1	c	13	b	137	a	1.52	c	10.4	b	1.31	b
BS	13.7	b	15	b	193	a	1.80	b	12.6	a	1.64	a
2012												
FERT	18.4	b	20	a	186	ab	1.49	a	10.7	a	2.01	a
IRR-FERT	22.1	a	20	a	206	a	1.57	a	11.3	a	1.99	a
IRR	22.6	a	20	a	211	a	1.61	a	11.6	a	2.05	a
AL	7.2	c	14	b	157	b	1.19	b	11.4	a	1.48	b
BS	17.9	b	20	a	210	a	1.60	a	11.4	a	1.89	a

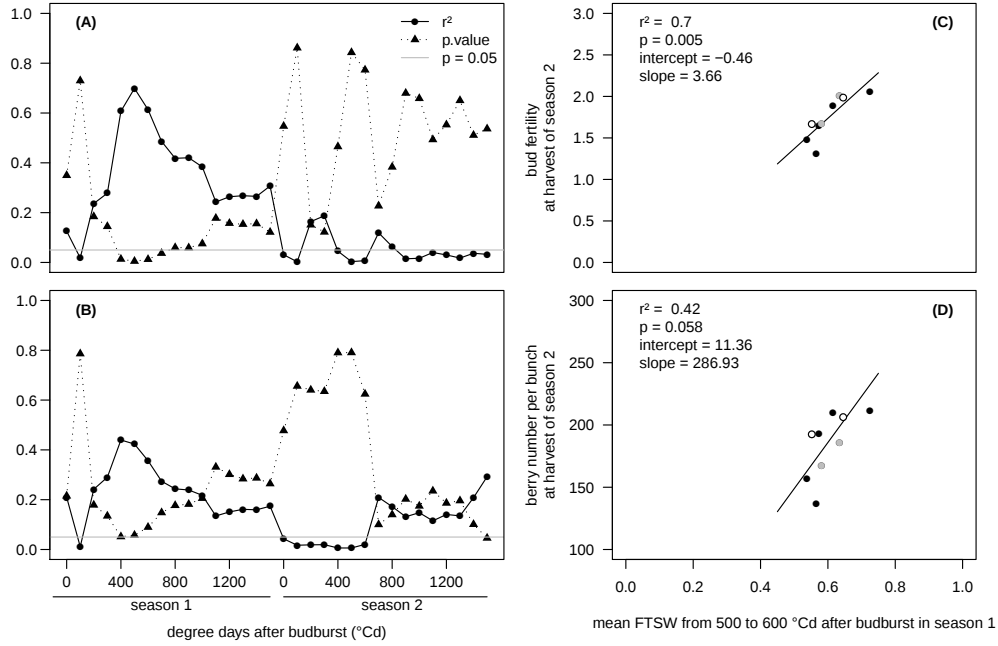


FIGURE 4.1 – Analysis of possible critical periods of sensitivity of bud fertility (A) and number of berries per bunch (B) to water deficit (FTSW) in experiment 1, and details of the most significant time period for bud fertility (C) and number of berries per bunch (D). Data of the two seasons 1–2 sequences (i.e. 2010–2011 and 2011–2012) were pooled in a single dataset. The time periods lasted 100 $^{\circ}\text{Cd}$ and were calculated from budburst. r^2 and p -value are those corresponding to linear regressions of yield components at harvest of season 2 on mean FTSW (simulated with the WaLIS model) over each time period. Parameters of the regression lines were computed using linear regression. FTSW : Fraction of Transpirable Soil Water. The FERT treatment is indicated by gray circles and the IRR-FERT by open circles. For these two treatments a change in management practices occurred in 2011 (irrigation and fertilization started in 2011).

at the same time ($p = 0.005$). At that time in season 1, FTSW reduced bud fertility in season 2 (Fig. 4.1B). Although this period appeared to be the most critical one, the preceding and succeeding periods were also sensitive, and a general sensitive period could be defined from 400 to 700 °Cd after budburst. This was confirmed by the fact that bud fertility in season 2 was well and better correlated with LNC and $\Psi_{predawn}$ at flowering in season 1 (Fig. 4.2A and B) than at flowering in season 2 (Fig. 4.2E and F). This holds true for both cultivars in Experiments 1 and 2 (Fig. 4.2).

Bud fertility in season 2 may be reduced by up to 40% by grapevine water and nitrogen status at flowering in season 1

For both cultivars, inverse relationships were found between bud fertility in season 2 and LNC and $\Psi_{predawn}$ at flowering in season 1 (Fig. 4.2A and B). For Shiraz, bud fertility ranged between 1.31 and 2.05 : a decrease in LNC or $\Psi_{predawn}$ at flowering in season 1 might reduce bud fertility in season 2 by up to 36%. This reduction could reach 40% for Aranel as its bud fertility ranged from 1.34 to 2.21.

Water or nitrogen : which is the more limiting factor ?

Shiraz and Aranel displayed important differences with respect to the effects of water and nitrogen on bud fertility (Fig. 4.3). For Aranel the grapevine nitrogen status at flowering of season 1 explained most (60%) of the variation in season 2 bud fertility, whereas for Shiraz the water status at flowering in season 1 explained most (50%) of the variation in season 2 bud fertility.

Effects of growing conditions in season 1 on berry number per bunch in season 2

Evidence for a critical period just after grapevine flowering in season 1

The analysis of various possible time periods for the effects of FTSW on berry number per bunch revealed a sensitive period from 400 to 700 °Cd after budburst in season 1 with a critical period between 500 and 600 °Cd (Fig. 4.1B) during which the maximum value of r^2 ($r^2 = 0.54$) and the lowest p -value ($p = 0.024$) were reached (Fig. 4.1D). As for bud fertility, relationships between berry number per bunch of season 2 and LNC and $\Psi_{predawn}$ were better when LNC and $\Psi_{predawn}$ were measured at flowering of season 1 than at flowering of season 2 (Fig. 4.2E and F). And this holds true for both cultivars in the two experiments.

Berry number per bunch of season 2 may be reduced by up to 50% in relation with grapevine water and nitrogen status at flowering of season 1

The relationships between berry number per bunch of season 2 and LNC and $\Psi_{predawn}$ at flowering of season 1 were positives (Fig. 4.2C and D). Based on the observed range of berry number per bunch, one can estimate the potential reduction of this component induced by a decrease in LNC and $\Psi_{predawn}$ at flowering of season 1 : it would be up to 50% for both cultivars.

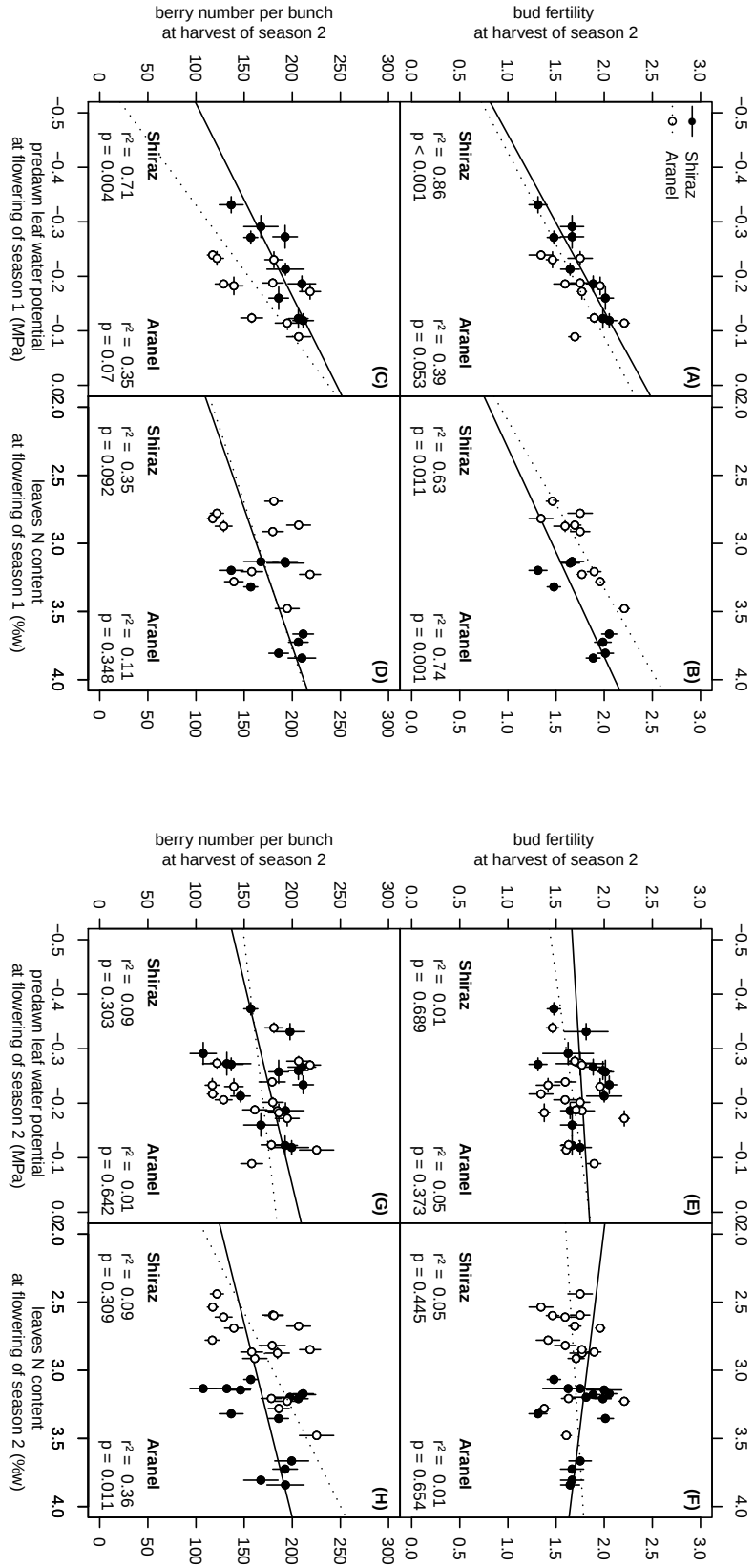


FIGURE 4.2 – Relationships between bud fertility and berry number per bunch at harvest in season 2 and predawn leaf water potential ($\Psi_{predawn}$), leaf nitrogen content (LNC) at flowering in season 1 (A–D) and at flowering in season 2 (E–H) for Shiraz (solid circles and continuous lines) in experiment 1 and Aranel (open circles and dotted lines) in experiment 2. Data of the different seasons 1–2 sequences were pooled in a single dataset by experiment. Lines are linear regressions. r^2 and p – value of the linear regressions are indicated on each graph. Error bars are standard errors.

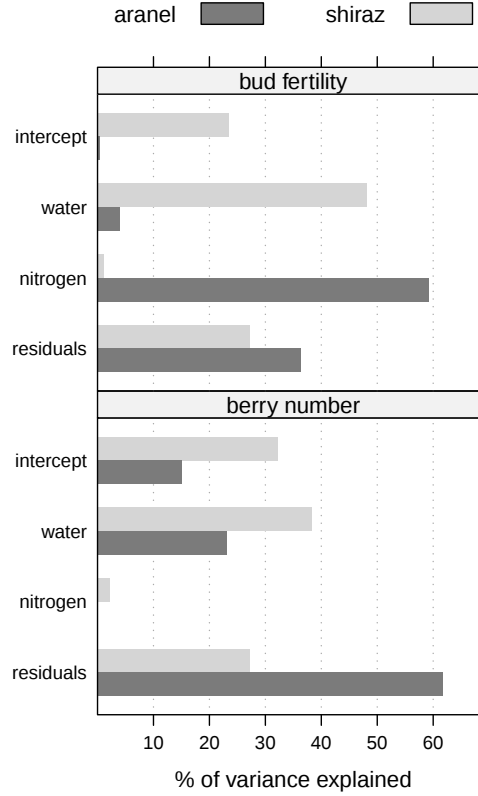


FIGURE 4.3 – Effects of grapevine water and nitrogen status at flowering in season 1 on bud fertility and berry number per bunch at harvest in season 2 for two cultivars : Shiraz (experiment 1) and Aranel (experiment 2). Results were obtained from an ANOVA performed on the following model : $Yield\ component_{season2}^{harvest} = LNC_{season1}^{flowering} + \Psi_{season1}^{flowering}$. LNC : leaf nitrogen content (% DM). Ψ : predawn leaf water potential. Yield component : bud fertility or berry number per bunch. % of variation explained is calculated as the ratio of the sum of squares due to the factor to the total sum of squares of the model.

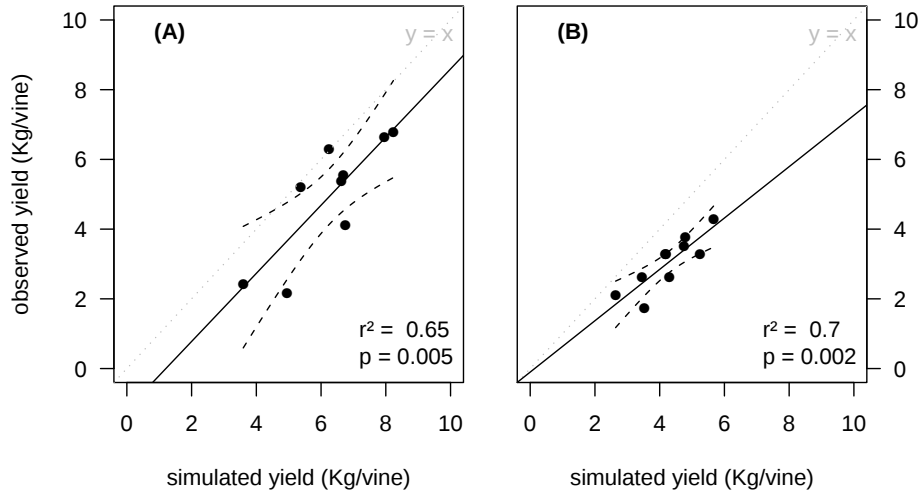


FIGURE 4.4 – Quality of yield simulation for (A) Shiraz and (B) Aranel cultivars. The simulated yield values were obtained using Eqs. (1)–(5) that only take into account the effects of growing conditions of season 1 on yield in season 2. Continuous lines are linear regression lines of observed vs. simulated yield. r^2 and p – value of the regressions are indicated on the graph. Dotted lines are the 95% confidence interval (calculated from linear regressions) for the mean of the observed yield predicted by the simulated yield. Dotted gray lines represent the 1 : 1 line.

Water or nitrogen : which is the more limiting factor ?

In contrast to what was observed for bud fertility, the two cultivars behaved similarly for berry number. At flowering in season 1, grapevine water status at flowering in season 1 was the more limiting factor, accounting for 23% (Aranel) to 38% (Shiraz) of variance of berry number per bunch in season 2 (Fig. 4.3). The grapevine nitrogen status at flowering in season 1 appeared to have almost no impact on the berry number per bunch in season 2.

How much of grapevine yield was determined in the previous year ?

In order to assess how much of grapevine yield in season 2 was determined by environmental factors of season 1, the following model was tested :

$$yield^{sim} = nShoot^{obs} * fBud^{sim} * nBerry^{sim} * wBerry^{obs} * 10^{-3} \quad (4.1)$$

$$fBud_{shiraz}^{sim} = 3.1 * \Psi_{season1}^{flowering} + 2.4 \quad (4.2)$$

$$fBud_{aranel}^{sim} = 0.8 * LNC_{season1}^{flowering} - 0.7 \quad (4.3)$$

$$nBerry_{shiraz}^{sim} = 283 * \Psi_{season1}^{flowering} + 246 \quad (4.4)$$

$$nBerry_{aranel}^{sim} = 417 * \Psi_{season1}^{flowering} + 238 \quad (4.5)$$

where $yield$ is the grape yield (kg/ vine), $nShoot$ is the shoot number per vine, $fBud$ is the

bud fertility (bunch number per shoot), $nBerry$ is the berry number per bunch and $wBerry$ the mean berry mass (g). The abbreviations *sim* and *obs* refer to simulated and observed values, respectively. In this model, the yield components that are formed during season 1 are predicted by the relationships presented in Fig. 4.2.

As shoot number per vine mostly resulted from pruning practices, observed values for each year and treatment were used. Mean berry mass is the only component formed only during season 2; therefore the mean value over all years and treatments was used for each cultivar (Shiraz : $wBerry = 1.62g$, Aranel : $wBerry = 1.21g$) and the model did not account for variations in berry mass. Therefore, this model only accounted for yield variations due to variations of environmental factors during season 1. Comparison of yields simulated with Eq. 4.1 with observed yields are presented in Fig. 4.4. For both cultivars, more than 60% of the yield in season 2 was explained by the grapevine water and nitrogen status at flowering in season 1.

Discussion

Validity of the method : the risk of auto-correlation was low

The three years (2010–2012) of experiment 1 were characterized by contrasting water and nitrogen availability due to both weather variability and treatment application. This allowed us to explore (i) a wide range of stresses (water and nitrogen) and (ii) various successions of levels of stresses within and between years, which are suitable characteristics to study statistical relationships between yield formation and resource availability as presented in this paper.

However, one of the concerns when examining linear regression analyses between a yield component at harvest in season 2 and an indicator of the crop water or nitrogen status at any time in season 1 is auto-correlation. Ranking of treatments with respect to values of such indicators may be the same from year to year independently of weather variability. Plotting any yield component against those indicators measured at any time would yield significant relationships despite any real underlying physiological process. It was not the case in the present study for two reasons. First, bud fertility and berry number per bunch at harvest in season 2 were significantly correlated with LNC and $\Psi_{predawn}$ at flowering in season 1 whereas there was almost no correlation with LNC and $\Psi_{predawn}$ at flowering in season 2 for either cultivar (Fig. 4.2). Second, in Experiment 1 with Shiraz there were two treatments for which a change in management practices occurred during the experiment : FERT and IRR-FERT (irrigation and fertilization started in 2011). We showed before that this led to a change in ranking of treatments according to water and nitrogen stresses (Table 4.2). Moreover, FERT and IRR-FERT treatments are shown with different symbols in Fig. 4.1C and D (gray circles for FERT and open circles for IRR-FERT) and their trajectories fall within the general trends of the relationships.

Another methodological concern would be the non-independency of the two seasons 1–2 sequences (i.e. 2010–2011 and 2011–2012). Might water or nitrogen stress in 2010 have impacted yield components in 2012? Given the timing of the morphogenesis of inflorescences, the only way of water and nitrogen stress in 2010 to impact bud fertility and berry number per bunch in 2012 would be through the dynamics of carbon and nitrogen reserves between 2010 and 2011 :

a low reserve status around flowering in 2011 might have an impact on inflorescence formation in 2012, due to a high stress in 2010 during reserves replenishment. However, values of LNC and $\Psi_{predawn}$ at veraison along with YAN at harvest in 2010 (Table 4.2) indicate mild levels of water and nitrogen stress that are not expected to disturb reserves replenishment (Holzapfel et al., 2010). Therefore, no effect of stress in 2010 on yield components in 2012 was expected in the present study.

Evidence for a critical period after flowering in season 1

Our results provide evidence for a critical period of sensitivity of bud fertility and berry number per bunch in season 2 to water deficit experienced during season 1. This period occurred from 400 to 700°Cd after budburst in season 1, the most critical time being between 500 and 600°Cd. As flowering happens generally at about 400°Cd after budburst, this phenological stage can be identified as the beginning of the sensitive period. According to Swanepoel and Archer (1988), inflorescence formation in the first two latent buds (from shoot base) occurs from 20 days before full bloom to 25 days after full bloom. Our results show that the formation of grapevine inflorescences is more sensitive to water deficits after full bloom.

Critical periods for bud fertility and berry number per bunch were the same. This probably related to the branching process of inflorescences. Indeed, after its production by the shoot apical meristem in the latent bud, the uncommitted primordium matures into an inflorescence primordium or a tendril depending on its level of branching : inflorescence primordia are formed by extensive branching of the anlage (Vasconcelos et al., 2009; Srinivasan and Mullins, 1981). Number of inflorescences per shoot and number of flowers per inflorescence are therefore linked because of the functional association between primary branching and flower number of inflorescences (Dunn and Martin, 2007). Our results most probably reveal the effect of water deficit on the branching process of the anlage and the subsequent immature inflorescence. They are consistent with those of Matthews and Anderson (1989), who observed that the number of berries per bunch in season 2 depended on vine water status prior to veraison in season 1 and hypothesized that it was because of an effect of water status on the branching of inflorescence primordia.

In their review on the flowering process of *Vitis vinifera*, Vasconcelos et al. (2009) stressed that the relative importance of this branching process during season 1 prior to dormancy and around budburst in season 2 in controlling the potential number of flowers per inflorescence were poorly understood. In experiment 1, the number of berries per bunch correlated better with grapevine's FTSW during the critical period of season 1 than at bud burst in season 2. Therefore, in our experimental conditions, branching of inflorescences during season 1 was much more important than branching around budburst in season 2 for the Shiraz cultivar.

Conditions favoring high bud fertility also promote a large number of flowers per inflorescence

Given the existence of a link between bud fertility and flower number per inflorescence through the branching process, it could be hypothesized that conditions promoting high bud fertility also promote high berry number per bunch. The hypothetical boundary line drawn in

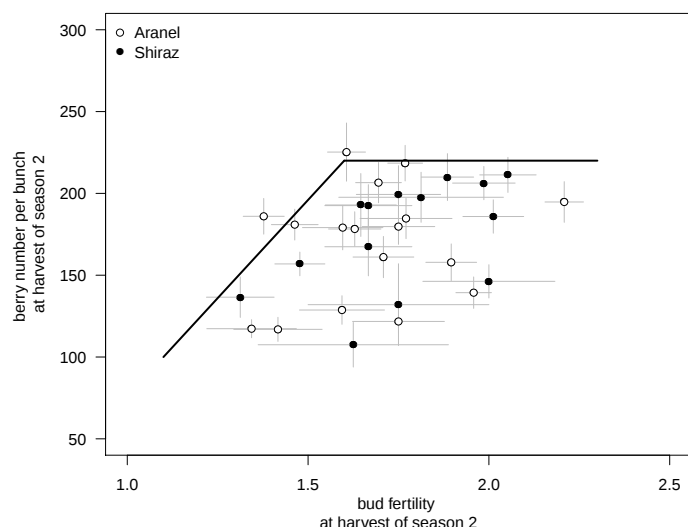


FIGURE 4.5 – Berry number per bunch at harvest in season 2 as a function of bud fertility at harvest in season 2. Error bars are standard errors. The black line represents a hypothetical boundary line.

Fig. 4.5 tends to confirm this hypothesis : bud fertility and berry number per bunch increase together until reaching a plateau. Therefore, conditions that are very detrimental to bud fertility are also detrimental to berry number per bunch, most probably because of the importance of the branching process for both yield components. Similar results were obtained by Dunn and Martin (2007), in contrast with numerous other studies showing that a small number of inflorescences leads to an increased bunch size through higher number of berries or higher berry mass, in accordance with the well-known trade-off between size and number of organs (Lescourret and Génard, 2003; Sadras, 2007) . But as stressed by Dunn and Martin (2007), this is true when manipulating inflorescence number during the current cropping season (season 2) whereas we are also considering here the effects of the previous year (season 1).

However, berry number per bunch could be notably reduced (Fig. 4.5). A poor fruit set or some flower abortion in season 2 may explain this reduction and lead to a small number of berries per bunch and a high bud fertility. This will have to be taken into account in a future framework to analyze the yield formation of grapevine.

Bud fertility and berry number per bunch are influenced by low water and nitrogen stress

Relationships between bud fertility and berry number per bunch in season 2 and LNC and $\Psi_{predawn}$ at flowering in season 1 are strong and significant. But an unexpected feature of these relationships is the low levels of both water and nitrogen stresses that could reduce bud fertility and berry number per bunch. Bud fertility in season 2 might be reduced by 40% when $\Psi_{predawn}$ at flowering in season 1 decreased from -0.1 to -0.3 MPa, which is generally considered as almost no water stress. The same conclusion holds for nitrogen : bud fertility in season 2 reacted to somewhat low levels of nitrogen stress at flowering in season 1, which were indicated by high values of LNC (Christensen, 1984). This highlights the great sensitivity of the early steps of yield formation to water deficit and nutrient deficiency. However, the two studied cultivars displayed different behavior : Aranel's bud fertility was more sensitive

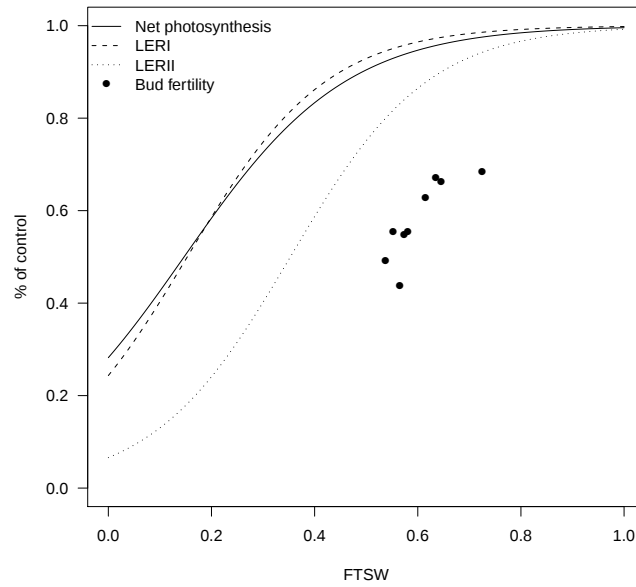


FIGURE 4.6 – Relationships between fraction of transpirable soil water (FTSW) and various crop processes. LERI : leaf emergence rate on the main stem. LERII : leaf emergence rate on branches. Bud fertility values were observed on Shiraz at harvest of season 2 and normalized to an estimated maximum of 3 bunches per shoot, and the corresponding FTSW values are mean simulated FTSW over the period from 500 to 600°Cd after budburst in season 1 (which is the critical period for sensitivity of bud fertility in season 2 to water deficit during season 1, identified in the present study). Source : Lines for LERI, LERII and net photosynthesis are from Lebon et al. (2006).

to nitrogen stress than that of Shiraz, whereas their berry number per bunch seemed to react to water deficit in the same way (Fig. 4.3) in the field conditions. Whether these differences are attributable to different intrinsic sensitivities of the two cultivars or to differences in the combination of soil and weather stresses in experiments 1 and 2 remains to be assessed.

Inflorescence formation in the latent buds during season 1 is a vegetative process very susceptible to water stress

We showed that bud fertility and berry number per bunch at harvest in season 2 were affected by very low levels of water deficit. To compare the response of these stages of yield formation with the responses of some vegetative processes of grapevine to water stress, we plotted relative bud fertility against FTSW, taking a bud fertility of 3 bunches per shoot as a maximum, and added responses of the other processes on the same plot (Fig. 4.6). Response curves of net assimilation, leaf emergence rate on main stem (LERI) and leaf emergence rate on branches (LERII) are from Lebon et al. (2006). Although the explored range of FTSW in our experiments was not wide enough to draw a regression line, this plot shows that bud fertility decreases much faster with FTSW than do other vegetative processes (Fig. 4.6).

As discussed above, the branching of inflorescence primordia is a process involved in the formation of both the number of inflorescences per shoot (bud fertility) and the potential number of flowers per inflorescence. We argue that this is a vegetative process as no reproductive organ *per se* is present at this developmental stage on the immature inflorescence (flowers will develop from budburst in season 2). From that point of view, the high sensitivity of bud fertility to water stress is consistent with the higher sensitivity of vegetative processes (*i.e.* leaf emergence rate) than reproductive ones (*i.e.* flower development, ovule production) to water stress that is commonly observed (Bissuel-Belaygue et al., 2002a,b) (on white clover). These differences may have important implications when trying to manage a balance between reproductive and vegetative growth for both the current and following years.

More than half of grapevine yield in season 2 is determined during season 1

In our experimental conditions and for the two studied cultivars, more than half the grapevine yield in season 2 was determined during the critical period starting at flowering in season 1. This result is of considerable importance : it means that to analyze the grapevine yield of any given year the first thing to examine is not the weather and soil conditions of that year but those at flowering in the previous year, and more precisely the water and nitrogen stresses at that time. These results are consistent with numerous studies that have highlighted bunch number as the major driver of grapevine yield from year to year (Dry, 2000; Clingeleffer et al., 2001; Clingeleffer, 2010). However, these results are valid only with constant pruning practices and without any other limiting factors than water and nitrogen.

However water and nitrogen are the most widespread limiting factors for plant growth (Celette and Gary, 2013) and our results appear relevant from that point of view. Fruit set is another process that may limit grapevine yield, especially in regions where adverse weather conditions often occur during flowering. In that case, relationships of Figs. 4.1 and 4.2 are still

expected to work, but their relevance would be lower as bunch number and flower number per inflorescence would be less limiting for yield.

Conclusion

The bunch number per plant and berry number per bunch account for about 90% of grapevine yield variation. These components are sensitive to water and nitrogen stress, even mild, during a critical period that occurs between 400 and 700°Cd after budburst in season 1. Together, these two results lead to the conclusion that in our experimental conditions more than half the grapevine yield of season 2 was determined by water and nitrogen stresses during the critical period of season 1. What happens during this critical period defines a maximum yield that could be reached in season 2 by setting maximum values of bud fertility and number of flowers per inflorescence (Fig. 4.5). FTSW, $\Psi_{predawn}$ and LNC are good indicators of the level of water and nitrogen stresses experienced by the grapevine during the critical period, and they could be used to estimate the maximum yield for season 2. Then, comparing this maximum to the targeted yield would provide useful indications on how to manage the rest of the growth cycle to reach the targeted yield. For example, the policy of winter pruning could be adapted depending on measured levels of water and/or nitrogen stress at flowering. This would help to prevent years of low production by decreasing pruning severity after adverse conditions after grapevine flowering during season 1. Another strategy would be to try to reach a desired level of water and/or nitrogen stress during the critical period of season 1 to insure a sufficient maximum yield in season 2. In both cases, the objective could be achieved, for example, through an adaptive soil surface management (Ripoche et al., 2010, 2011b), irrigation and fertilization.

As far as we know, this is the first time that the effects of water and nitrogen stresses on the formation of grapevine inflorescences have been quantified. Our results highlight the interest and feasibility of such approaches, but give rise to new questions. The first point is related to the insertion rank of latent buds because our experiments were based on grapevine spur-pruned to two nodes per spur. Buttrose (1974b) showed that reduction of bud fertility induced by a water stress changed with the bud insertion rank on the shoot. The second point relates to the level of water and nitrogen stresses, which in our work were not severe. Therefore the question remains if the shape of the relationships between bud fertility or berry number per bunch in season 2 and $\Psi_{predawn}$, FTSW and LNC during the critical period of season 1 will change with bud insertion rank beyond 2 and for severe water and N stresses and if combined with stressful temperatures. This appears important to deal with other cultivars that are pruned in a different way (e.g. cane pruning) and under different climates.

Acknowledgements

The first author received a fellowship from IFV (Institut Français de la Vigne et du Vin) and ANRT (Association Nationale de la Recherche et de la Technologie). This work was part of the SP3A project that received support from the Gessol program of the French ministry of Ecology. The authors would like to thank B. Ohl, C. Enard and Y. Bouisson, for their invaluable help and technical assistance.

Combined effects of grapevine vegetative growth and epidemic earliness on powdery mildew development in non-sprayed vineyards over 7 years

Nicolas Guilpart, Agnès Calonnec, Marc Raynal, Thierry Coulon, Christian Debord, Christian Gary, Aurélie Metay

Ce Chapitre est un projet d'article qui sera soumis à European Journal of Plant Pathology ou à Crop Protection.

Abstract

Powdery mildew (*Erysiphe necator*) development had been shown to be positively influenced by grapevine (*Vitis vinifera*) vegetative growth and epidemic earliness in both field experiments and with simulation models. However the combined effects of these two factors had never been studied in field conditions with natural contaminations of powdery mildew. The objective of this paper was to study the interaction between grapevine vegetative growth and earliness of powdery mildew epidemic. Data were monitored from 2007 to 2013 in a network of non-sprayed vineyards with 83 plots set up by the French Institute of Vine and Wine (I.F.V.) in the Bordeaux region in France. Epidemic earliness was shown to be the main driver of injuries caused by powdery mildew at veraison on both leaves and berries. Grapevine vegetative growth regulated powdery mildew development when first symptoms of powdery mildew on leaves were detected between flowering and bunch closure, mainly through an effect of the amount of susceptible tissue. In 56% of cases no symptoms of powdery mildew were detected until harvest, but 68% of observed epidemics were detected between flowering and bunch closure, opening possibilities to include vine growth management into an integrated pest management strategy.

Keywords : *Vitis vinifera*, powdery mildew, vegetative growth, epidemic earliness

Introduction

Cultivars of grapevine (*Vitis vinifera* L.) are generally highly susceptible to powdery mildew (Gadoury et al., 2012). The disease caused by *Erysiphe necator* may cause important loss in yield and quality of the harvested grape (Calonnec et al., 2004; Pool et al., 1984; Gadoury et al., 2001) and is one of the main targets for fungicide treatments on grapevine. A positive relationship between grapevine vegetative development and powdery mildew has been reported in numerous studies (Calonnec et al., 2009; Evans et al., 2006; Gadoury et al., 2001; Intrieri et al., 2001; Zahavi et al., 2001). This effect has been mainly explained by two processes related to grapevine growth and canopy architecture (Tivoli et al., 2013; Calonnec et al., 2013). First is the tissue receptivity to infection. Grapevine leaves become less susceptible to powdery mildew as they mature (Doster and Schnathorst, 1985; Merry et al., 2013) and the rate of leaf emergence was shown to display significant positive correlations with the disease severity (on berries and leaves) in field experiments (Calonnec et al., 2009, 2010; Valdés-Gómez et al., 2011) and with simulation models (Calonnec et al., 2008; Burie et al., 2011). Second is the effect of microclimate on epidemic development. A high level of vegetative growth generally induces a dense canopy, which tends to increase air humidity and decrease sunlight penetration in the grape zone leading to a microclimate favourable to powdery mildew development (Austin et al., 2011; Peduto et al., 2013; Willocquet et al., 1996; Carroll and Wilcox, 2003). In most cases a high level of vegetative growth leads to both a higher amount of susceptible tissue and a denser canopy and these two effects are positively correlated.

On the other hand, the timing of the first sporulating event (primary contaminations) was also highlighted as a decisive factor influencing final disease injuries (Calonnec et al., 2006, 2008). Powdery mildew is a polycyclic pathogen capable of explosive multiplication (Gadoury et al., 2012) : the earlier the epidemic, the higher the injuries. This effect is strengthened by the ontogenic resistance displayed by grapevine berries which are considered to become totally resistant to powdery mildew after bunch closure (Ficke et al., 2002, 2003; Gadoury et al., 2003) : an epidemic starting after this stage would have almost no impact on berries. Moreover, some studies have shown spatial relationships between frequency maps of diseased leaves early in the season and frequency maps of grape with high disease severity later in the season (Calonnec et al., 2006), leading to the hypothesis that infected leaves are a source of inoculum for berries infection (Savary et al., 2009).

Together, those results suggest that the interplay between the dynamics of vine vegetative growth and the dynamics of powdery mildew epidemic is a key point to understand final injuries caused by the disease on leaves and berries (Calonnec et al., 2006; Burie et al., 2011). As proposed by Valdés-Gómez et al. (2011) the shape of the relationship between vine growth and powdery mildew may depend on epidemic earliness. However, most of the studies in the literature were carried out over one or two years and focused on one plot or used artificial contaminations Valdés-Gómez et al. (2011); Calonnec et al. (2006, 2008, 2009). Therefore, the aim of this paper was to study the combined effects of grapevine vegetative growth and epidemic earliness on powdery mildew development in a set of non-sprayed commercial vineyards over several years. The following question was addressed : can we quantify the respective effects of epidemic earliness and grapevine vegetative growth and their interaction on the final injury level caused by a natural powdery mildew epidemic in the field ? Our hypotheses were that (i)

epidemic earliness is the main factor explaining final injuries on leaves and berries, and (ii) the relationship between powdery mildew development and vine growth depends on epidemic earliness. Data were monitored from 2007 to 2013 in a network of non-sprayed vineyard plots set up by the French Institute of Vine and Wine (I.F.V.) in the Bordeaux region. Hypothesis (i) was tested using a ROC (receiver operating characteristics) analysis (Fawcett, 2006), and hypothesis (ii) was tested using a PLS path modeling approach (Tenenhaus et al., 2005).

Materials and methods

Experimental design

Data were collected from 2007 to 2013 on plots located in the Bordeaux region in France. In each plot, one or two subplots of 3 vine stocks were located in a non-sprayed part of the plot. The non-sprayed area was always composed of a minimum of 50 vine stocks. On all subplots vine growth and powdery mildew were measured at the same time throughout the season from budburst to harvest. The frequency of measurements varied among plots from a weekly frequency to two or three measurements per year. Only the measurements at flowering, bunch closure and veraison were retained to compare all plots at the same phenological stages. This led to a total of 83 plots, among which 5 grape varieties were present : Cabernet-Sauvignon (60), Sauvignon (18), Merlot (134), Cabernet Franc (8) and Semillon (15). A plot could have been monitored all the years or just one year, leading to a dataset that contained 235 combinations plot $\times$ year.

Measurements

Grapevine growth monitoring

Grapevine phenological stages were recorded according to the scale of Eichhorn and Lorenz modified by Coombe (1995). At the beginning of the growing cycle, one shoot was randomly selected on each vine of each subplot and the number of primary leaves of this shoot (NLI) and number of leaves of one randomly selected ramification (NLII) on the shoot (within ranks 1 to 6) were monitored throughout the season. Each year the total number of growing shoots (NS) was recorded on each vine of each subplot. In order to compare all the plots in the same way, these measurements and the plantation density (D) of each plot were used to calculate the number of primary leaves per hectare (NLIha) and the number of secondary leaves per hectare (NLIIha) at each date of measurement with equations 5.1 and 5.2, where i refers to the plot, j to the subplot and k to the vine stock.

$$\text{NLIha}_i = D_i \left(\frac{1}{J} \frac{1}{K} \sum_{j=1}^J \sum_{k=1}^K (\text{NLI}_{i,j,k} \text{NS}_{i,j,k}) \right) \quad (5.1)$$

$$\text{NLIIha}_i = D_i \left(\frac{1}{J} \sum_{j=1}^J \sum_{k=1}^K (\text{NLII}_{i,j,k} \text{NS}_{i,j,k}) \right) \quad (5.2)$$

Leaf emergence rate of primary (respectively, secondary) leaves per hectare (LERIha, LERIIha) between two dates was calculated as the difference between NLIha (NLIIha) at the two

TABLE 5.1 – Description of variables. * Type in PLSPM : a manifest variable is a measured variable and a latent variable is a linear combination of its manifest variables. Other variables were not used in the PLSPM analysis. Grapevine phenological stages were recorded according to the scale of Eichhorn and Lorenz modified by Coombe (1995)

Variable	Type*	Units	Description
Vine growth			
NLIha	manifest	$nb.ha^{-1}$	number of primary leaves per hectare
LERIha	manifest	$nb.ha^{-1}.day^{-1}$	primary leaf emergence rate per hectare
VGI	latent	-	primary vine growth
NLIIha	manifest	$nb.ha^{-1}$	number of secondary leaves per hectare
LERIIha	manifest	$nb.ha^{-1}.day^{-1}$	secondary leaf emergence rate per hectare
VGII	latent	-	secondary vine growth
Symptoms of powdery mildew			
SL	manifest	%	severity on leaves
IL	manifest	%	incidence on leaves
LDIS	latent	-	disease on leaves
SB	manifest	%	severity on berries
IB	manifest	%	incidence on berries
BDIS	latent	-	disease on berries
Epidemic earliness			
DOY_L	-	-	Day of year when first symptoms on leaves where detected
$STAGE_L$	-	-	Phenological stage when first symptoms on leaves where detected
PL.doy	manifest	-	$1/DOY_L$
PL.stade	manifest	-	$1/STAGE_L$
PL	latent	-	epidemic earliness on leaves
DOY_B	-	-	Day of year when first symptoms on berries where detected
$STAGE_B$	-	-	Phenological stage when first symptoms on berries where detected
PB.doy	manifest	-	$1/DOY_B$
PB.stade	manifest	-	$1/STAGE_B$
PB	latent	-	epidemic earliness on berries

dates divided by the number of days between the two dates. All these variables are described in Table 5.1.

Powdery mildew monitoring

Incidence of powdery mildew on berries (IB) and incidence of powdery mildew on leaves (IL) were recorded as the frequency of infected organs. Severity on berries (SB) and severity on leaves (SL) were recorded as the percentage of organs' infected surface area. Incidence and severity were recorded at the subplot scale and their values were then averaged at the plot scale (mean of subplots). Day of year and phenological stage when first symptoms on leaves were detected (DOYL and STAGEL, respectively) and when first symptoms on berries were detected (DOYB and STAGEB, respectively) were used as indicators of the earliness of the epidemic. All these variables are described in Table 5.1.

Data analysis

Effect of epidemic earliness on injuries at veraison

Two classes of injury were defined according to severity on berries at veraison : the "healthy class" (control) was defined as $SB_{veraison} < \alpha$ and the "diseased class" was defined as $SB_{veraison} > \alpha$, where α is a threshold between 0 and 100%. Then, the phenological stage when first symptoms on leaves were detected (STAGEL) was used as a predictor of the class of injury reached at veraison : if $STAGEL < t$ (where t is a phenological stage) then $SB_{veraison} > \alpha\%$ (injury class is diseased), else $SB_{veraison} < \alpha\%$ (injury class is healthy). The performances of this classifier test (success and errors) were studied with a ROC¹ (receiver operating characteristics) analysis (Fawcett, 2006) according to different values of t . Two analyses were performed with $\alpha = 5\%$ and $\alpha = 15\%$ to explore the sensitivity of the results to the threshold between "healthy" and "diseased". The ROC analyses were performed only on plots where incidence of powdery mildew on leaves (IL) at veraison was higher than zero, which led to a total of 58 plot $\times$ year combinations (Figure 5.1). Analyses were performed with the R software (version 3.0.1) and the "ROCR" package version 1.0-5 (Sing et al., 2005).

Effect of vine growth on powdery mildew development

A PLS-PM analysis (Tenenhaus et al., 2005) was performed to study the effect of vine growth on powdery mildew development. The PLS-PM was run including a bootstrap procedure with 200 resamples, and path coefficients between latent variables were calculated with PLS regression. Based on the results of the ROC analysis, we selected for this study plots where the first symptoms on leaves were detected between flowering (stage 23) and bunch closure (stage

1. A receiver operating characteristics (ROC) graph is a technique for visualizing, organizing and selecting classifiers based on their performance. Let consider a classification problem using only two classes. Formally, each instance I is mapped to one element of the set $\{p, n\}$ of positive and negative class labels. A classification model (or classifier) is a mapping from instances to predicted classes. Given a classifier and an instance, there are four possible outcomes. If the instance is positive and it is classified as positive, it is counted as a true positive; if it is classified as negative, it is counted as a false negative. If the instance is negative and it is classified as negative, it is counted as a true negative; if it is classified as positive, it is counted as a false positive. The performance of a classifier is assessed against these 4 criteria. An ROC graph also depicts relative trade-offs between benefits (true positives) and costs (false positives) of the classifier (Fawcett, 2006).

33) ("mid epidemic" plots). Furthermore, we ruled out the plots on which first symptoms were detected at bunch closure, because we considered that, if first symptoms were detected at bunch closure, the injuries at this stage could not be explained by the vine growth between flowering and bunch closure. This led to a set of 36 plot $\times$ year combinations. Variables describing powdery mildew were IL, SL, SB, and IB at bunch closure whereas variables describing vine growth were LERIIha and LERIIIha between flowering and bunch closure and NLIha and NLIIha at bunch closure. Epidemic earliness was described by 1/DOYL and 1/STAGEL for leaves and 1/DOYB and 1/STAGEB for berries. The inner model of the PLS-PM is described in Figure 5.4 and the outer model is described in Table 5.3. The REBUS-PLS procedure was used to detect some classes (Esposito Vinzi et al., 2008). Two classes were retained, referred to as "Group 1" and "Group 2" thereafter. A permutation test including a bootstrap procedure with 200 resamples was then performed to look for significant differences between the path coefficients of the two groups. These analyses were performed with the R software (version 3.0.1) and the "plsrm" package (plsrm R package version 0.3.7).

Results

Description of vine growth and powdery mildew development

Mean number of primary leaves per hectare was 0.63 million at flowering (Figure 5.1A). It increased until bunch closure (0.91 million) and slightly decreased at veraison (0.81 million), which may be linked to shoot topping. The mean number of secondary leaves per hectare increased from flowering (0.25 million) to bunch closure (0.44 million) and increased again at veraison (0.46 million) (Figure 5.1B). At veraison, secondary vine growth ranged from 0 to 2.7 millions of leaves per hectare whereas primary vine growth only ranged from 0.06 to 2 millions of leaves per hectare.

At flowering, 97% of all plots were disease-free (Figure 5.1C and D), first symptoms on leaves being mostly detected between flowering and bunch closure (Figure 5.2). At veraison 40% (38 out of 96) of the plots did not display any symptoms on leaves and 45% (43 out of 96) of the plots did not display any symptom on berries (Figure 5.1C and D). At bunch closure and veraison, both incidence on leaves and severity on berries ranged from 0 to 100%. However, among the diseased plots, only 12% at bunch closure and 19% at veraison exhibited a disease severity on berries higher than 40%.

Effect of epidemic earliness on injuries at veraison

Three phases were hypothesized from Figure 5.2 according to epidemic earliness : (i) if first symptoms on leaves were detected before flowering, incidence on leaves (IL) and severity on berries (SB) at veraison were high, (ii) if first symptoms on leaves were detected between flowering and bunch closure, IL and SB at veraison were highly variable, and (iii) if first symptoms on leaves were detected after bunch closure IL and SB at veraison were low. The consistency of these thresholds was tested with a ROC analysis. Bunch closure (stage 33) was highlighted as a relevant threshold (Figure 5.3A and B). Accuracy displayed fairly good values of 70 – 80 % before a threshold of 33 and decreased markedly when this threshold was passed

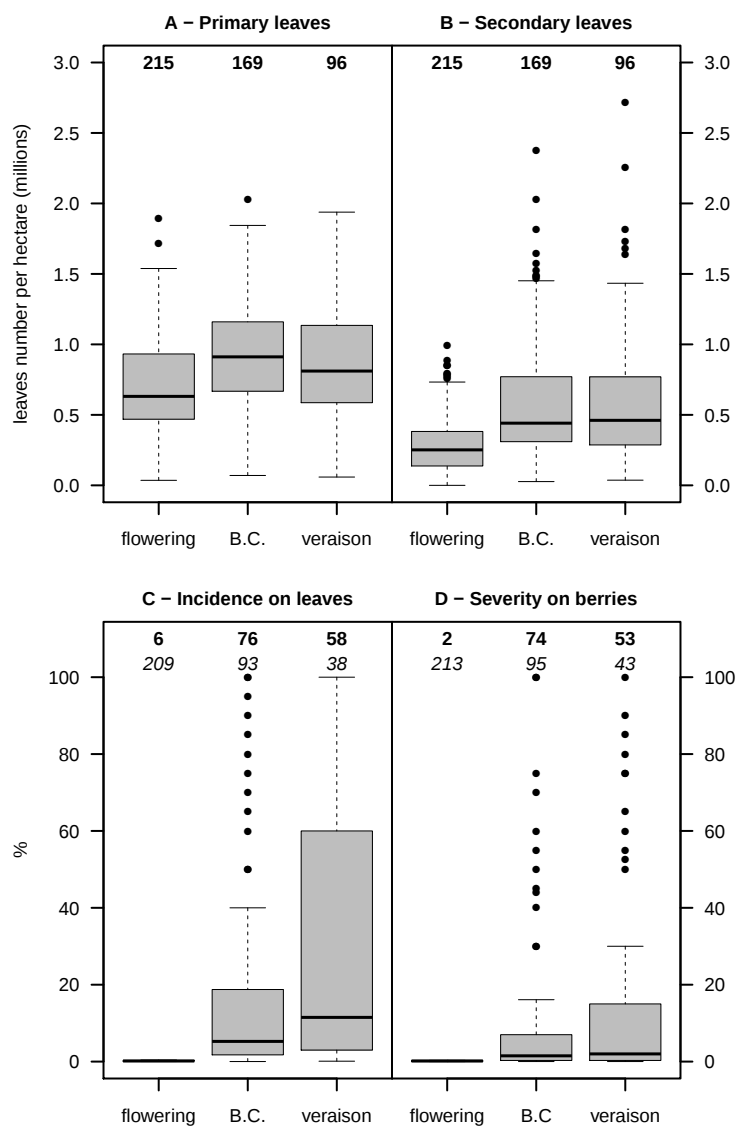


FIGURE 5.1 – Description of vine growth and powdery mildew in the network of non-sprayed vineyard plots. B.C. : bunch closure. Boxplots were constructed with non-null values only. Numbers in bold indicate the number of non-null observations used to construct the boxplot at each phenological stage. For graphs C and D, numbers in italic indicate the number of observations equal to zero that were omitted to construct the boxplot.

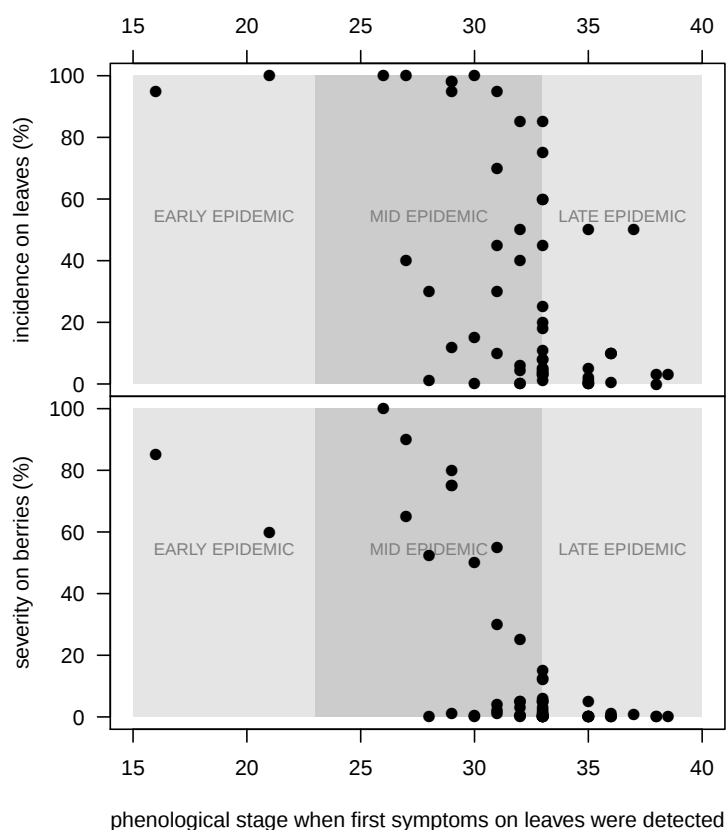


FIGURE 5.2 – Effect of the phenological stage when first symptoms of powdery mildew on leaves were detected (*STAGEL*) on the incidence on leaves and the severity on berries at veraison. Early epidemic : $STAGEL < 23$, mid epidemic : $23 \leq STAGEL \leq 33$, late epidemic : $STAGEL > 33$. Threshold between mid and late epidemics was identified according to the ROC analysis presented on Figure 5.3. Phenological stages were numbered according to the scale of Eichhorn and Lorenz modified by Coombe (1995).

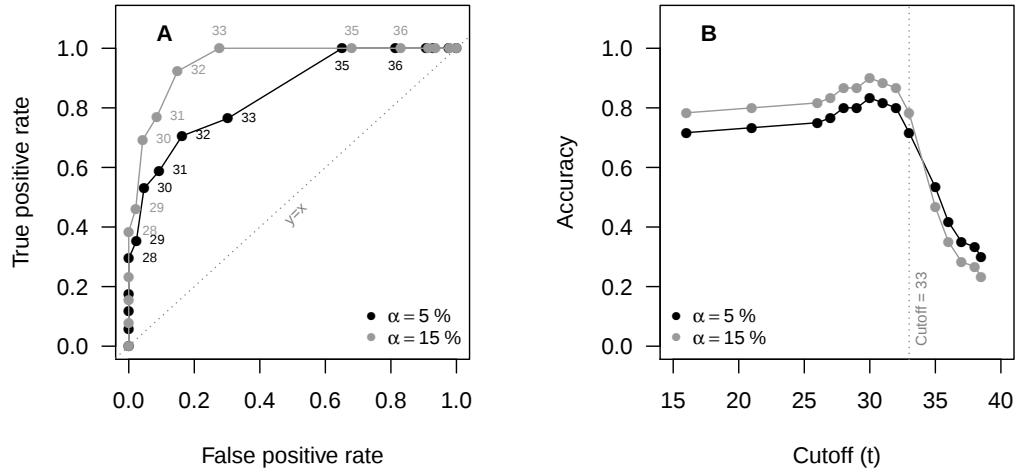


FIGURE 5.3 – ROC curves. (A) True positive rate as a function of false positive rate. (B) Accuracy as a function of the cutoff. SB : powdery mildew severity on berries at veraison. Diseased treatment was defined as $SB > \alpha$, with $\alpha = 5\%$ (in black) or $\alpha = 15\%$ (in grey). The cutoff corresponds to the phenological stage when first symptoms on leaves were detected (on the scale of Eichhorn and Lorenz modified by Coombe (1995)). Accuracy : (true positives + true negatives) / (positives + negatives).

(Figure 3B). Moreover, the best trade-off between true positive (TPR) and false positive (FPR) rates was reached at a threshold of 33 (Figure 5.3A). In this case, TPR was about 80 % for $\alpha = 5\%$ and increased until 100 % for $\alpha = 15\%$. No threshold was detected around flowering as hypothesized from Figure 5.2, but our data set contained very few plots with first symptoms detected on leaves before flowering (Figure 5.2) which makes this data set not very suitable to detect such an early threshold.

Effect of vine growth on powdery mildew development

Results of the PLS-PM are presented in Table 5.3 (outer models) and Figure 5.4 (inner models). The REBUS-PLS procedure led to the distinction of two groups (Group 1 and Group 2) and all PLS-PM related results are detailed for these two groups. Number of secondary leaves per hectare (NLIIha) was significantly higher in Group 1 than in Group 2, and powdery mildew injuries at bunch closure were higher in Group 2 than in Group 1 (Table 5.2). According to these results, Group 1 was described as "high secondary growth and low injuries" and Group 2 as "low secondary growth and high injuries". Unidimensionality of blocks was respected (see Table C.1 for details and explanations) for both groups. Loadings and communalities displayed also satisfactory values (Table 5.3), as well as cross-loadings (Table C.2). PLS-PM models (Figure 5.4) had fairly good values of goodness of fit (0.58 for Group 1 and 0.60 for Group 2). Powdery mildew development on leaves and berries were well simulated, with r^2 values of about 0.5 in Group 1 and 0.65 in Group 2 (Figure 5.4).

Both primary and secondary vine growth had a positive effect on the disease development

TABLE 5.2 – Descriptive statistics of variables describing vine growth and powdery mildew for mild epidemics and the two groups identified in PLS-PM with the REBUS-PLS algorithm. NLlha, NLllha, IL, SL, IB, SB were measured at bunch closure. LERlha and LERllha were measured between flowering and bunch closure. All variables are described in Table 5.1. Letters indicate means that differ at $\alpha = 5\%$ between Group 1 and Group 2.

Variable	Units	Group1				Group2					
		min	max	mean	CV(%)	min	max	mean	CV(%)		
Vine growth											
NLlha	<i>nb.ha⁻¹</i>	368583	1751066	1017628	27	373352	1844104	993917	49		
NLllha	<i>nb.ha⁻¹</i>	156651	1315332	646886	a	48	230206	900609	448130	b	48
LERlha	<i>nb.ha⁻¹.day⁻¹</i>	-7595	14122	4157	138	-7111	22774	4503	178		
LERllha	<i>nb.ha⁻¹.day⁻¹</i>	888	15949	6641	a	60	0	5917	2834	b	61
NS	<i>shoot.vine⁻¹</i>	6	21	13	36	8	24	12	41		
D	<i>vine.ha⁻¹</i>	2381	8696	5926	40	2597	10000	5619	41		
Powdery mildew											
IL	%	0	50	12	a	114	1	100	53	b	65
SL	%	0	7	2	a	124	0	98	21	b	131
IB	%	0	95	31	a	105	0	100	72	b	53
SB	%	0	44	7	a	183	0	100	25	b	125

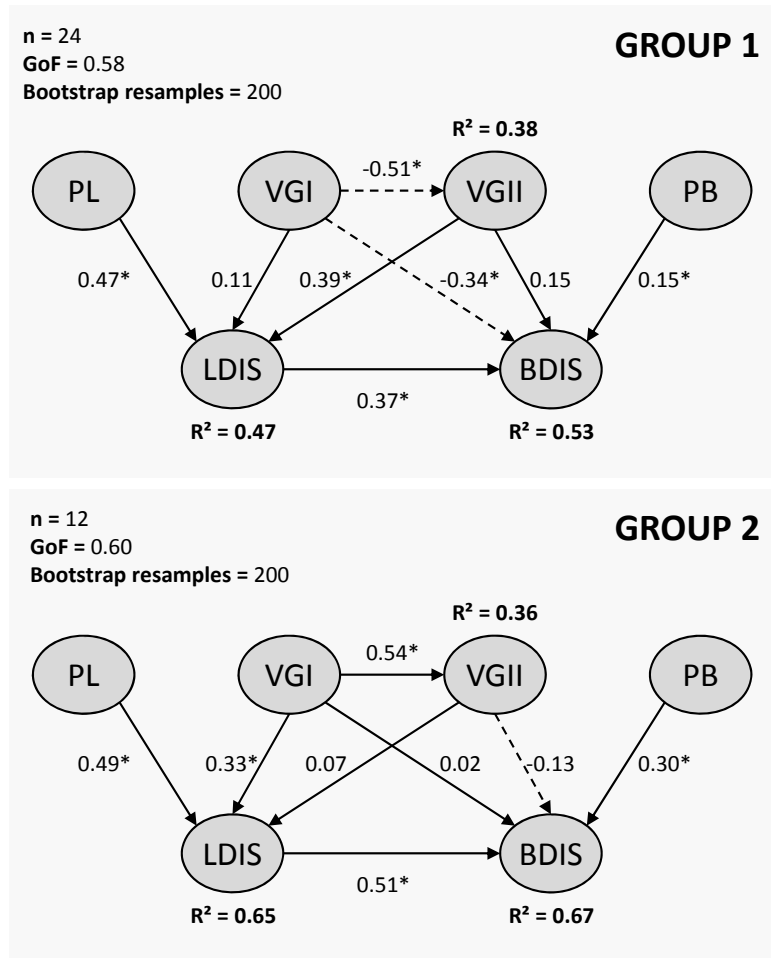


FIGURE 5.4 – Relationship between the latent variables (inner model) of the PLS-PM for "mid epidemics". "Mid-epidemics" : plots for which first symptoms on leaves were detected between stage 23 and 32 on the Eichhorn and Lorenz scale modified by Coombe (1995). Plots on which first symptoms were detected at bunch closure were not included in the PLS-PM (see text for further explanations). LDIS : disease on leaves at bunch closure. BDIS : disease on berries at bunch closure. VGI : primary grapevine vegetative growth. VGII : secondary grapevine vegetative growth. PL : epidemic earliness on leaves. PB : epidemic earliness on berries. LDIS and BDIS were measured at bunch closure. VGI and VGII were measured between flowering (stage 23) and bunch closure (stage 33). Numbers on arrows are path coefficients. * indicates path coefficients significantly different from zero, *i.e.* confidence interval based on standard error calculated from bootstrap procedure does not include zero. The REBUS-PLS algorithm was used to detect some classes in the whole dataset and Group 1 and Group 2 were retained. These two groups were described in Table 5.2. Characteristics of Group 1 could be summarized by "high secondary growth and low injuries" and those of Group 2 by "low secondary growth and high injuries" (Table 5.2). For each group, the PLS-PM was run with 200 bootstrap resamples.

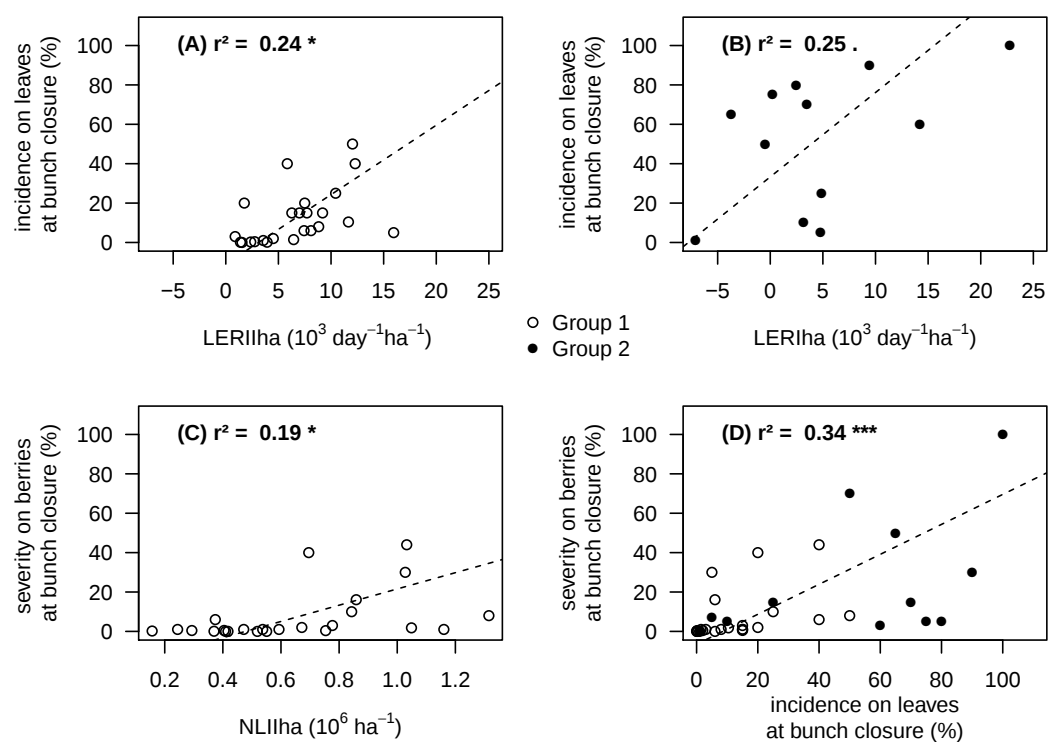


FIGURE 5.5 – Effect of vine growth on powdery mildew development. (A) Effect of leaf emergence rate on branches on disease incidence on leaves. (B) Effect of leaf emergence rate on main stem on disease incidence on leaves. (C) Effect of the number of secondary leaves on disease severity on berries. (D) Effect of disease incidence on leaves on disease severity on berries. Negative values of LERlha in graph (B) may be due to shoot topping.

on leaves that accounted for 45% (Group 1) and 40% (Group 2) of the r^2 of LDIS (Figure 5.4). However, this effect was mainly due to secondary vine growth in Group 1 and to primary vine growth in Group 2. This difference was consistent with the characteristics of the two groups (Group 1 had a higher secondary growth than Group 2) and was confirmed by the permutation test ($p = 0.14$) performed on path coefficients between the two groups (Table C.3). These effects were confirmed by significant correlations between the leaf emergence rate on branches (LERIha) and the incidence on leaves (IL) for Group 2 (Figure 5.5A) and between the leaf emergence rate on main stem (LERIha) and the incidence on leaves (IL) for Group 1 (Figure 5.5B). A direct effect of vine growth on disease on berries (BDIS) was included in the PLS-PM models to test the effect of vine growth through the canopy microclimate. In Group 1, VGI had a significant negative effect on BDIS whereas VGII had a positive but non significant effect on BDIS. In Group 2 VGI had almost no effect on BDIS and VGII had a negative but non significant effect on BDIS (Figure 5.4). However, the number of secondary leaves per hectare had a positive and significant effect on the disease on berries in Group 1 (Figure 5.5C). A direct effect of disease on leaves (LDIS) on disease on berries (BDIS) was also included for the possibility of infected leaves to infect berries close to them. This effect was significant and positive in both groups and accounted for 37% (Group 1) and 53% (Group 2) of the r^2 of BDIS (Figure 5.4 and Figure 5.5D). Symptom earliness on leaves (PL) and berries (PB) had a significant and positive effect in both Groups.

Discussion

Vine growth regulated powdery mildew development only for "mid epidemics"

Results presented in this study were consistent with the hypotheses formulated in introduction. Epidemic earliness appeared to be the main driving factor of injuries on leaves and berries at veraison, and depending on epidemic earliness, grapevine vegetative growth may regulate or not the development of powdery mildew, as observed for the so-called "mid epidemics" (Table 5.4). In contrast, in the case of a "late epidemic" almost no injuries on berries were observed at veraison. This is consistent with the literature about the ontogenic resistance of berries (Ficke et al., 2002, 2003; Gadoury et al., 2003) and confirms that this process has an important impact at the field scale. These results allow defining in which situations vine growth may matter for powdery mildew development. The implications for disease management will be discussed thereafter.

The positive effect of grapevine vegetative growth on powdery mildew development is verified over a wide range of conditions

The results of this study considerably expand the range of conditions for which the positive effect of grapevine vegetative growth on powdery mildew development has been demonstrated. Most of the studies in the literature observed such a relationship without describing it in details (Evans et al., 2006; Zahavi et al., 2001) or used artificial contaminations in field conditions (Calonnec et al., 2006, 2009; Valdés-Gómez et al., 2011) or were performed with simulation

TABLE 5.3 – Outer models description of the PLS-PM analyses performed for the two groups. Meanings of acronyms are detailed in Table 5.1. A manifest variable is a measured variable and a latent variable is a linear combination of its manifest variables. The weights are the coefficients of the manifest variables in this linear combination. Loadings are correlation coefficients between a latent variable and its indicators. Communalities are squared loadings.

Latent variables	Manifest variables	weights	loadings	communalities
Group 1				
PB	PB.doy	0.31	0.86	0.74
	PB.stade	0.70	0.98	0.95
PL	PL.doy	0.25	0.37	0.14
	PL.stade	0.80	0.86	0.74
VGI	NLIha	-0.02	0.21	0.05
	LERIha	0.86	0.88	0.78
VGII	NLIha	0.59	0.94	0.89
	LERIIha	0.48	0.91	0.83
LDIS	IL	0.54	0.96	0.92
	SL	0.50	0.95	0.91
BDIS	IB	0.56	0.96	0.93
	SB	0.48	0.95	0.91
Group 2				
PB	PB.doy	0.45	0.92	0.85
	PB.stade	0.58	0.95	0.89
PL	PL.doy	0.70	0.85	0.72
	PL.stade	0.37	0.55	0.30
VGI	NLIha	0.68	0.91	0.84
	LERIha	0.40	0.73	0.54
VGII	NLIha	0.57	0.68	0.46
	LERIIha	0.56	0.66	0.43
LDIS	IL	0.58	0.94	0.88
	SL	0.49	0.91	0.83
BDIS	IB	0.57	0.87	0.76
	SB	0.55	0.86	0.74

TABLE 5.4 – Description of the 3 types of powdery mildew epidemics and their consequences for powdery mildew development at veraison.

Type of epidemic	Stage of first symptoms detection on leaves	Level of injury on leaves and berries at veraison
early	budburst - flowering	high
mid	flowering - bunch closure	variable, depends on vine vegetative growth
late	bunch closure - veraison	low

models (Calonnec et al., 2008; Burie et al., 2011). In this study, we showed that grapevine vegetative growth positively correlated with powdery mildew development in conditions of natural contaminations similarly to what was observed with artificial contaminations by Valdés-Gómez et al. (2011). Moreover, our dataset included 5 grapevine varieties (Cabernet-Franc, Cabernet-Sauvignon, Merlot, Sauvignon, Semillon) over 7 years (from 2007 to 2013) and for plantation densities ranging from 2400 to 10000 vine stocks per hectare (Table 5.2).

Climatic and microclimatic conditions and amount of primary inoculum were not included in the analysis. This may explain the difference observed between Group 1 "high secondary growth and low injuries" and Group 2 "low secondary growth and high injuries". Indeed, Group 1 would be expected to have a higher level of injury than Group 2 due to its higher level of vegetative growth. We hypothesize that a difference in the amount of primary inoculum may explain this situation. However, the effect of vine growth on powdery mildew development was attributable to the same processes in Group 1 and Group 2 (see below). This showed the consistency of the effect of vine growth on powdery mildew development and even if some important factors were not included in the analysis, the part of the variability of LDIS ($r^2 = 0.47 - 0.65$) and BDIS ($r^2 = 0.53 - 0.67$) explained by vine growth was high. This highlighted grapevine vegetative growth as an essential process involved in powdery mildew development in vineyards.

Vine growth affected powdery mildew development mainly through tissue receptivity to infection and infection of berries by infected leaves

In Figure 5.4 vine growth contributed to the r^2 of LDIS for about 40% in both Group 1 and Group 2. In Group 1 ("high secondary growth and low injuries") this was due to secondary vine growth, and Group 2 ("low secondary growth and high injuries") this was due to primary vine growth. This could be interpreted as an effect of the amount of susceptible leaf tissue (Calonnec et al., 2013; Tivoli et al., 2013) to which primary and secondary vine growth may indifferently contribute. Our results also support the hypothesis that inoculum on infected leaves infect berries (Savary et al., 2009) the effect of LDIS on BDIS accounted for 37% (Group 1) and 53% (Group 2) of the r^2 of BDIS (Figure 5.4 and Figure 5.5D). Finally, the direct effects of primary (VGI) and secondary (VGII) vine growth on disease development on berries (BDIS) could be

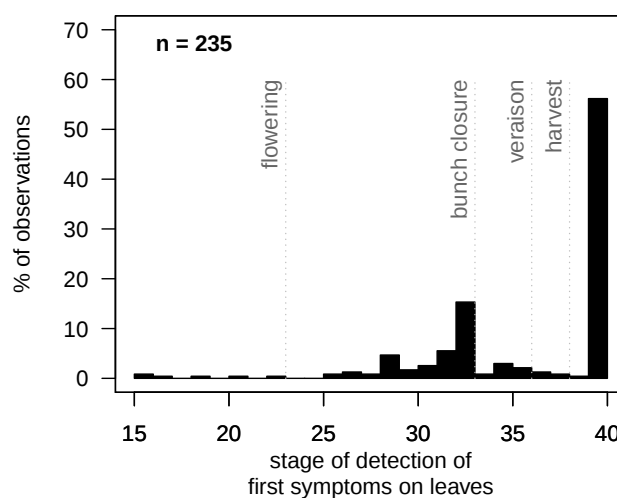


FIGURE 5.6 – Distribution of epidemic earliness according to the phenological stage of detection of first symptoms of powdery mildew on leaves. Flowering : stage 23. Bunch closure : stage 33. Veraison : stage 36. Harvest : stage 38. The phenological scale is the scale of Eichhorn and Lorenz modified by Coombe (1995)

interpreted as an effect of growth through canopy microclimate. For example in Figure 5.4 Group 1, the negative effect of VGI on BDIS may be interpreted as follows : the more primary growth, the more porosity in the grape zone, the less favorable microclimate for powdery mildew. And the positive (even if not significant) effect of VGII on BDIS may be interpreted as follows : the more secondary growth, the less porosity in grape zone and the more favorable microclimate for powdery mildew (Calonnec et al., 2013; Tivoli et al., 2013). These effects of vine growth through canopy microclimate accounted for 49% in Group 1 and 16% in Group 2 of the r^2 of BDIS.

In this study, vine growth affected powdery mildew development mainly through the amount of susceptible leaf tissue and the subsequent contamination of berries by infected leaves. These two processes were stable over the two groups. Vine growth also affected powdery mildew development through its consequences on canopy microclimate, but this effect was high in Group 1 and non-significant in Group 2. Two hypotheses may be proposed to explain this situation : (i) Group 1 had a higher level of secondary growth than Group 2 that may strengthen the effect of vine growth through canopy microclimate, (ii) as proposed earlier a higher amount of primary inoculum might have been present in plots of Group 2, which reduced the importance of canopy microclimate for powdery mildew development.

Implications for disease management

Vine growth may regulate powdery mildew development if first symptoms are detected on leaves between flowering and bunch closure (Table 5.4). Therefore, vine growth management could be a way to improve powdery mildew control and reduce pesticide use only if most

of powdery mildew epidemic belongs to the "mid epidemic" class. To our knowledge, such a characterization had never been done. The distribution of epidemic earliness is likely to change from a region to another due to climatic factors (Austin et al., 2011; Peduto et al., 2013; Willocquet et al., 1996; Carroll and Wilcox, 2003). In the Bordeaux region in France, where our data were collected, no symptoms of powdery mildew were observed until harvest in 56% of cases, and first symptoms on leaves were detected between flowering and bunch closure in 34% of cases (Figure 5.6). This suggests that in 56% of cases no fungicide treatment would have been necessary. However, in this study the non-sprayed areas were not whole plots and vineyards in the surroundings were sprayed : this could have contributed to this high proportion of disease-free cases at harvest. This also means that in 68% of epidemics management of vine growth could have been a way to better control powdery mildew. This could be achieved (i) through a reduction of total vine growth, yet this may be at the expense of yield (Andrivon et al., 2013), or (ii) through a reduction of the ratio VGII :VGI at a constant total vine growth to limit the effect of vine growth on powdery mildew through a canopy microclimate less favourable to the disease. In this study vine growth was characterized on a per hectare basis (NLIha, NLIha). The number of shoots per hectare appeared to be the main driver of primary vine growth ($r^2 = 0.61^{***}$) (Figure 5.7A). It also correlated significantly with secondary vine growth but explained a smaller part of its variance ($r^2 = 0.36^{***}$) (Figure 5.7A). When expressed on a per shoot basis, both primary and secondary vine growth decreased when the number of shoots per hectare increased (Figure 5.7B), probably because of a stronger competition between shoot for resources (Miller et al., 1997; Pallas et al., 2009, 2010). However, on a per vine basis primary vine growth increased with the number of shoots per vine while secondary vine growth decreased (Figure 5.7C). If the number of shoots per hectare appeared to be the main driver of vine growth, these results underline the need to manage factors driving grapevine shoot ramification to better control vine growth and its impact on powdery mildew. These factors would include water (Lebon et al., 2006; Pellegrino et al., 2006) and nitrogen (Keller, 2005; Magnier et al., 2013) supply and their management through irrigation, fertilization or cover cropping (Celette et al., 2008, 2009; Celette and Gary, 2013), carbon source-sink relationships (Pallas et al., 2009, 2010) and management practices such as shoot topping and pruning.

Conclusion

The hypotheses formulated in introduction were confirmed by the experiment. Epidemic earliness is the main driver of injuries caused by powdery mildew at veraison on both leaves and berries, and grapevine vegetative growth and canopy architecture regulates powdery mildew development if first symptoms on leaves are detected between flowering and bunch closure ("mid epidemics"). Fortunately, 68% of powdery mildew epidemics observed in this study fell in the class of mid epidemics, opening possibilities to include grapevine vegetative growth and canopy architecture into an integrated pest management strategy. This could be done either by taking it into account to adapt fungicides treatments or by manipulating grapevine vegetative growth to better control powdery mildew development. This underlines the need to better understand factors driving grapevine vegetative growth as water and nitrogen supply, source-sink relationships and their interactions. In this study data were collected in the Bordeaux

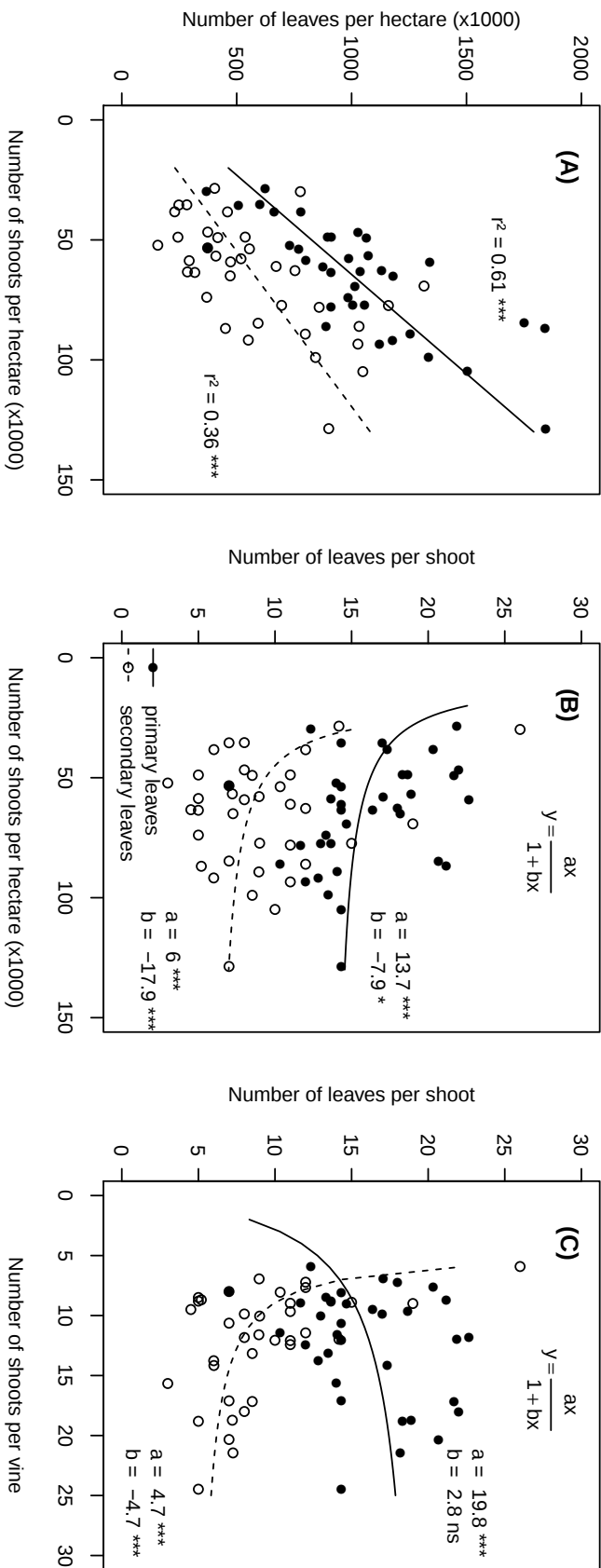


FIGURE 5.7 – Relationships between variables of grapevine vegetative growth. (A) number of shoots and leaves per hectare. (B) number of shoots per hectare and number of leaves per shoot. (C) Number of shoots per vine and number of leaves per shoot. For graph (A) r^2 was calculated with a simple linear regression. For graphs (B) and (C) non linear regressions were performed according to the equations given on the graphs.

region in France. Studying the distribution of powdery mildew epidemic earliness in other viticultural regions would be of interest to determine the potential use of grapevine vegetative growth management for controlling powdery mildew development and reduce pesticide use.

Inter-annual instability of the trade-off between two ecosystem services provided by an agroecosystem with a perennial crop

Nicolas Guilpart, Sébastien Roux, Aurélie Metay, Christian Gary

Ce Chapitre est un projet d'article. La revue ciblée n'est pas encore déterminée.

Abstract

The relationship between two ecosystem services (ES) provided by vineyards was studied. The first ES was a regulation service (powdery mildew regulation) and the second ES was a provisioning service (crop yield). The main hypothesis was that these ES may trade-off because a low grapevine vegetative development enhances powdery mildew (*Erysiphe necator*) regulation while decreasing light interception and thus biomass production through photosynthesis. As grapevine yield formation extends over two consecutive years, emphasis was put on the inter-annual stability of the provision of these two ES. A 3-year (2010-2012) field experiment (*Vitis vinifera* L. cv. Shiraz) in the south of France was used in combination with a simple mathematical model to test this hypothesis. In our experimental conditions, grapevine yield and powdery mildew regulation traded off ($p < 0.05$) and the trade-off was driven by water stress at flowering (Ψ^{flo}). The effect of water stress was most probably an effect on tissue formation (for both yield and vegetative development) rather than an effect on photosynthesis because water stress was low (Ψ^{flo} between -0.4 and -0.1 MPa). Some "win-win" scenarios (high provision of both ES in the same year) did exist, but were unstable as they could not be reached over two consecutive years. Sequences of water stress at grapevine flowering leading to "win-win" or "lose-lose" scenarios have been identified thanks to the model. This may help to adapt the disease management strategy in function of the expected scenario (pesticides use may be more easily reduced in "win-win" years) and to design relevant indicators to help farmers to adapt their practices to reach a targeted level of provision of the two ES.

Key-words : ecosystem services, grapevine, powdery mildew, water stress, trade-off, yield, canopy architecture

Introduction

Agroecosystems both provide and rely upon ecosystem services (ES). They may also provide undesirable dis-services (Swinton et al., 2007; Zhang et al., 2007). Managing agroecosystems to maximize services and minimize dis-services is recognized as one of the grand challenges in agriculture (Swinton et al., 2007; Simoncini, 2008). To address this challenge, understanding the relationships among multiple ES is a prerequisite (Bennett et al., 2009; Kremen, 2005) as it enables to identify trade-offs and synergies among them (Power, 2010). When studying the relationships among ES provided by agroecosystems, the provisioning service (*i.e.* crop yield) should always be taken into account as food, fiber or energy production are the main purposes of agriculture.

The relationships between ES provided by an agroecosystem display a temporal dimension, which can be described as the co-variation of the provision of these ES with time (Rodríguez et al., 2006). In agroecosystems with perennial crops, this temporal dimension appears to be particularly relevant for at least three reasons : (i) crop yield directly determines the farm income and its inter-annual stability is a crucial issue for farmers (Moschini and Hennessy, 2001; Menapace et al., 2012; Wang et al., 2012), (ii) yield formation of perennial crops often extends over two years (Wilkie et al., 2008; Guilpart et al., 2014), and (iii) inter-annual climatic variability is expected to increase due to climate change (Trnka et al., 2011; Fraga et al., 2013). In this paper, the inter-annual stability of the relationship between a provisioning service (crop yield) and a regulation service (disease regulation) was explored.

Disease regulation has been shown to be mediated by plant growth and architecture for a wide range of crops and diseases (Tivoli et al., 2013; Calonnec et al., 2013). In most cases, a reduction in plant growth combined with an increase in plant or crop porosity reduces infection efficiency and spore dispersal (Calonnec et al., 2013). Therefore decreasing plant growth would be a way to enhance disease regulation (Ando et al., 2007) and consequently to reduce pesticide use (Andrison et al., 2013). However, plant growth also determines light interception and biomass production by photosynthesis (Monteith and Moss, 1977) : a lower plant growth may induce a lower yield (Andrison et al., 2013). Hence, the disease regulation service (mediated by plant growth) may trade off with the provisioning service. We investigated this hypothesis on the grapevine (*Vitis vinifera* L.) – powdery mildew (*Erysiphe necator*) pathosystem.

Grapevine yield formation (provisioning service) extends over two consecutive years (Vasconcelos et al., 2009; Meneghetti et al., 2006). Thereafter, they will be referred to as *year 1* and *year 2*, *year 2* being the year of production. It is now well established that the main drivers of grapevine yield are the bunch number per vine and the berry number per bunch, accounting together for about 90% of seasonal yield variation (Dry, 2000; Clingeleffer et al., 2001; Clingeleffer, 2010; Guilpart et al., 2014). Those two components in *year 2* have been shown to be determined by temperature (Buttrose, 1970; Vasconcelos et al., 2009) and water and nitrogen stress around flowering in *year 1* (Guilpart et al., 2014). Leaf number at flowering in *year 2*, which can be used as an indicator of the powdery mildew regulation service (Valdés-Gómez et al., 2011; Calonnec et al., 2008; Burie et al., 2011) (Guilpart et al., 2014b), depends on the growing conditions between budburst and flowering in *year 2*, like temperature (Schultz, 1992)), water stress (Pellegrino et al., 2006; Lebon et al., 2006; Celette et al., 2005) and nitrogen stress (Magnier et al., 2013). Therefore it could be hypothesized that if a *year*

1 with favorable growth conditions (*e.g.* no water stress at flowering) is followed by a *year 2* with unfavorable growth conditions (*e.g.* high water stress at flowering), this would lead to a good provision of both ES (high yield and high powdery mildew regulation due to low vegetative development) in *year 2*, and conversely. Moreover, it could be proposed that the more favorable the *year 1* and the more unfavorable the *year 2*, the better the provision of both ES. Such "win-win" scenarios would be expected to occur more frequently under high inter-annual climatic variability, as well as "lose-lose" scenarios because once *year 2* has been unfavorable for growth a "win-win" scenario could not occur again.

In this paper, the temporal dimension of the relationship between grapevine yield and powdery mildew regulation was studied through the examination of the following hypotheses : (i) there is a trade-off between powdery mildew regulation and grapevine yield, (ii) under interannual climatic variability, the specific effects of water stress on the two ES leads to the existence of "win-win" scenarios, and (iii) the "win-win" scenarios are not stable over the years. These hypotheses were tested by combining an experimental and a modelling approach. Data were collected on a 3-year field experiment (2010-2012) on a vineyard (cv. Shiraz) located in the south of France, in which soil resource availability was manipulated with irrigation, fertilization and cover cropping.

Material and methods

Conceptual framework

Relationship between ES

The relationship between ES was studied according to the conceptual framework presented in Figure 6.1A. In this Figure, the position of any point is determined by the level of provision of the two ES. Given the biophysical nature of an agroecosystem, we assume that all combinations of provision levels of the two ES are not possible. The set of possible combinations is called the trade-off space (grey zone in Figure 6.1A). The vector $\vec{u}_{AB}$ represents the displacement between A (*e.g.* *year 1*) and B (*e.g.* *year 2*) in the trade-off space. Therefore $||\vec{u}_{AB}||$ is the amplitude of the displacement and Φ_{AB} the direction of the displacement. A succession of displacements in the trade-off space is called a trajectory (*e.g.* $[\vec{u}_{AB}, \vec{u}_{BC}]$). The inter-annual stability of the trade-off refers to the amplitudes of the displacements that constitute a trajectory : the smaller the amplitude, the more stable the relationship. Each ES is determined by a set of drivers (*e.g.* water or nitrogen supply). Some drivers may be shared by the two ES, like water stress in this study. A "win-win" (resp. "lose-lose") scenario is reached when the levels of the two ES are high (low) (Figure 6.1A).

Grapevine yield and regulation of powdery mildew as driven by water stress

Water stress at flowering was identified as a relevant driver shared by the two ES. On the one hand, bud fertility and berry number per bunch in *year 2* are determined by water stress at flowering in *year 1* (Guilpart et al., 2014). On the other hand, leaf number at flowering is an indicator of regulation of powdery mildew (Valdés-Gómez et al., 2008; Calonnec et al., 2008; Burie et al., 2011) (Guilpart et al., 2014b) and leaf number is driven by water stress (Pellegrino

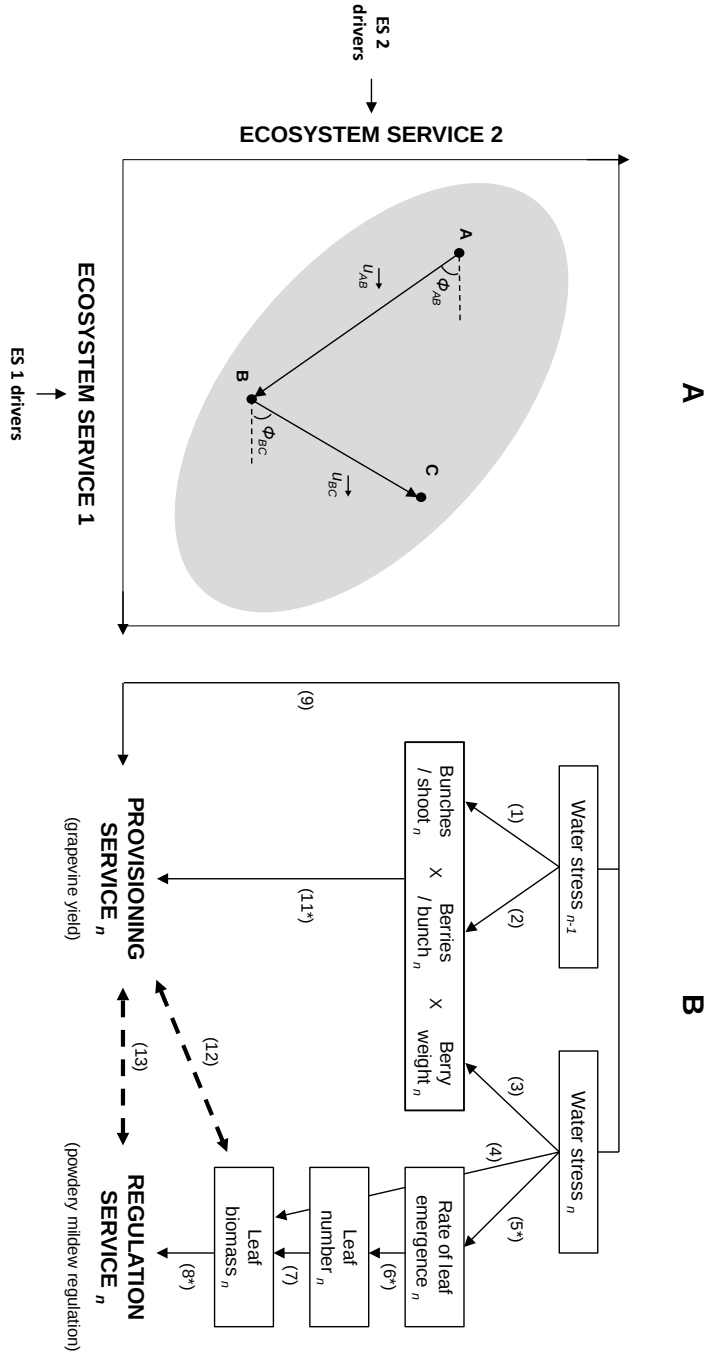


FIGURE 6.1 – Conceptual framework of the trade-off analysis. (A) Conceptual framework for the study of the relationship between two ecosystem services (ES). The grey zone represents the range of possibilities called the *trade-off space*. $\vec{u}$ illustrates the concept of displacement in the trade-off space (amplitude $\|\vec{u}\|$ and direction ϕ). A succession of displacements is called a *trajectory*. (B) Conceptual framework of the effect of water stress on the relationship between two ecosystem services to and from vineyards : a provisioning service (grapevine yield) and a regulation service (powdery mildew regulation). Each arrow is identified by a number between brackets, a number followed by an asterisk refers to published literature, otherwise it refers to a relationship studied in this paper. (5*) and (6*) : Pellegrino et al. (2006). (8*) : Valdés-Gómez et al. (2011), Guilpart et al. (2014b, in prep). (11*) : Dry (2000); Clingelet et al. (2001); Clingelet et al. (2010). Subscripts in italic refer to a chronological sequence of years. Dotted arrows represent relationships whose study is the goal of this paper. In this paper, water stress was measured at flowering (both in *year 1* and *year 2*) and leaf number and leaf biomass were also measured at flowering.

et al., 2006; Lebon et al., 2006). Water stress at flowering would therefore drive the regulation of powdery mildew. In the present study, leaf biomass was used as a proxy of leaf number. All these relationships were summarized in Figure 6.1B.

Combining experimental evidence with modelling exploration

The relationship between grapevine yield and regulation of powdery mildew was studied by combining experimental data with a simple mathematical model. The relationships between water stress at flowering and the provision of the two ES were studied on experimental data by performing linear regressions (relations 1, 2, 3, 4, 7 and 9 on Figure 6.1B). These linear regressions were then used to build a simple mathematical model that accounted for the effect of water stress at flowering on the relationship between the two ES (relations 12 and 13 on Figure 6.1B). This step will be described in details in the “model building” part of the “results” section as it relies on our experimental results. The model was qualitatively assessed against experimental data. Then, the model was used to explore the relationship between the two ES on a wider range of conditions than those observed in the experiment, with an emphasis on the inter-annual stability of the trade-off.

Description of the experiment

Experimental site and design

An experiment was carried out from 2010 to 2012, on a vineyard located near Montpellier (Domaine du Chapitre) in the south of France (43 ° 32' N ; 3 ° 50' E). The climate was Mediterranean (mean annual rainfall about 700 -750 mm). Grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. Shiraz) were planted in 2002, at a density of 3333 stocks per hectare (2.5 m × 1.2 m). Vines were spur pruned to 12 nodes per vine (6 spurs and 2 nodes per spur). About one month after bud burst, the number of shoots per vine was manually adjusted to a target of 12 shoots per vine. Contrasted levels of water and nitrogen supply were set by irrigation, fertilization and cover cropping, leading to five treatments (from low to high resource availability) : (i) cover cropping (AL) with a mix of annual medics (*Medicago truncatula*, *Medicago rigidula*, *Medicago polymorpha*) in the inter-row , (ii) bare soil (BS) obtained by mechanical weeding in the inter-row, (iii) fertilization (FERT), (iv) irrigation (IRR), and (v) irrigation plus fertilization (IRR-FERT). Mechanical weed control was applied under all vine rows. Irrigation and/or fertilization were applied in 2011 and 2012, not in 2010, but the vines were monitored over the 3 years. When applied, fertilization was provided as 120 kgN ha⁻¹ year⁻¹ divided up in three applications (budburst, flowering, harvest). When applied, irrigation accounted for between 40 to 60 % of potential evapotranspiration between budburst and harvest. Treatments were applied as strips. More details can be found in Guilpart et al. (2014).

Measurements

Grapevine yield and yield components The grape yield (*yield* in t ha⁻¹) and its components were measured once at harvest time. For the AL and BS treatments the yield, bunch number and shoot number per vine stock were measured on 16 to 30 vine stocks. On each of these vine stocks, one bunch was selected at random to count berry number per bunch and

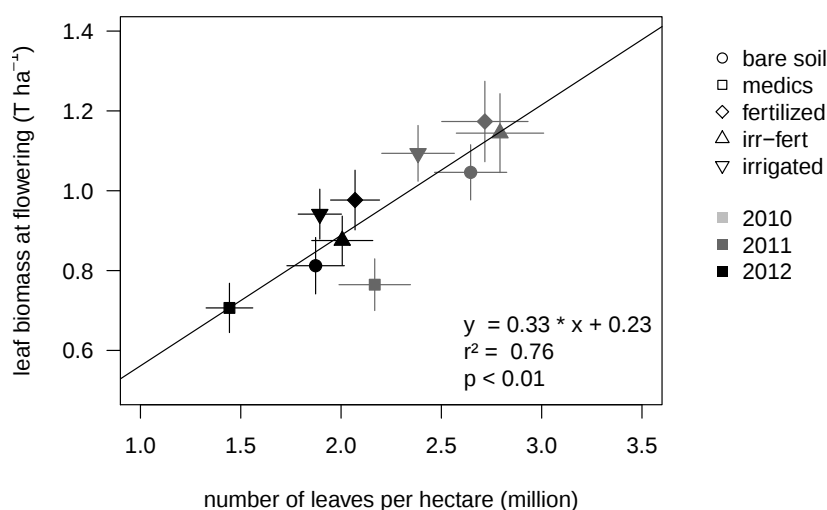


FIGURE 6.2 – Relationship between leaf number and leaf biomass at flowering. Leaf number has been shown to be an indicator of powdery mildew regulation by (Valdés-Gómez et al., 2011; Calon nec et al., 2008; Burie et al., 2011) (Guilpart et al., 2014b). The positive and significant correlation between leaf number and leaf biomass allows using leaf biomass as an indicator of powdery mildew regulation.

measure the fresh mass of 200 berries. Bud fertility, *i.e.* the number of bunches per stem, was measured on 16 to 96 randomly selected shoots. For the FERT, IRR-FERT and IRR treatments the yield, bunch number and shoot number per vine stock were measured on 8 to 23 vine stocks. On each of these vine stocks, one bunch was selected at random to count the berry number per bunch and measure the fresh mass of 200 berries. Bud fertility was measured on 8 to 96 randomly selected shoots.

Grapevine vegetative growth Leaf biomass was measured in 2010, 2011 and 2012 around flowering on 8 to 32 randomly selected shoots from each treatment (one per vine stock). Leaves of each shoot were separated from stems and grapes and dried at 60 °C for at least 72 h to calculate their dry mass. Total leaf number per shoot (leaves on main axis plus leaves on branches) was measured *in situ* around flowering in 2011 and 2012 on another set of 16 to 32 randomly selected shoots from each treatment.

Grapevine water status The grapevine water status was monitored around flowering by measuring the leaf water potential at predawn (Ψ^{fl_0}) with a pressure chamber (Soil Moisture Equipment Corp., Santa Barbara, USA) on 8 (FERT, IRR-FERT, IRR) to 32 (AL, BS) fully expanded leaves per treatment.

Results

Experimental analysis of trade-off

A trade-off between grapevine yield and regulation of powdery mildew

Leaf number and leaf biomass correlated significantly ($r^2 = 0.76^{***}$, Figure 6.2). Leaf biomass was then used as an indicator of regulation of powdery mildew (the more biomass, the less regulation). The general relationship between yield and regulation of powdery mildew was negative and significant ($r^2 = 0.32$ and $p < 0.05$, Figure 6.3), demonstrating the existence of a trade-off between these two ES.

"win-win" scenarios do exist

Even if the general relationship between the two ES was negative, the shape of the trade-off space allowed identifying "win-win" scenarios : in 2012 all treatments except AL displayed relatively high levels of both ES. An interesting variability was also identified and was represented by arrows 1 and 2 on Figure 6.3. Arrow 1 represented the possibility to maintain the level of regulation of powdery mildew whereas yield increased and arrow 2 represented the possibility to increase the regulation of powdery mildew while yield was maintained. From a general point of view, the variability of yield was higher than that of leaf biomass with coefficients of variation of 44 % and 19 %, respectively.

Water stress at flowering was a shared driver of the two ES

LDM_2^{fl} correlated significantly with water stress measured at the same time by Ψ_2^{fl} (Figure 6.4A, and relation 4 on Figure 6.1B). The average berry mass at harvest in year n also correlated significantly with Ψ_2^{fl} in a very tight relationship (Figure 6.4D and relation 3 on Figure 6.1B). Water stress at flowering in *year 1* (Ψ_1^{fl}) correlated significantly with both bud fertility (Figure 6.4B and relation 1 on Figure 6.1B) and berry number per bunch (Figure 6.4C and relation 2 on Figure 6.1B) in *year 2*. These results confirmed that water stress at flowering was an important driver of both yield and regulation of powdery mildew.

The trade-off over years : trajectories in the trade-off space

Observed trajectories over 2 years in the trade-off space were represented on Figure 6.6. All treatments displayed similar trajectories except AL, whose trajectory was much more stable than the others. Three different types of displacements were observed : (i) an increased yield and a decreased regulation of powdery mildew between 2010 and 2011 (FERT, IRR-FERT, BS), (ii) an increase in both ES between 2011 and 2012 (all treatments, except AL), (iii) a quasi-stable trajectory for the AL treatment. These trajectories were associated with an increase in Ψ^{fl} from 2010 to 2011, and a decrease in Ψ^{fl} from 2011 to 2012 for all treatments (Figure 6.5). To analyse the effects of these sequences of water stress at flowering on the trade-off between yield and powdery mildew regulation, the different effects of water stress on each ES (Figure 6.4) were considered by building the simple mathematical model described below.

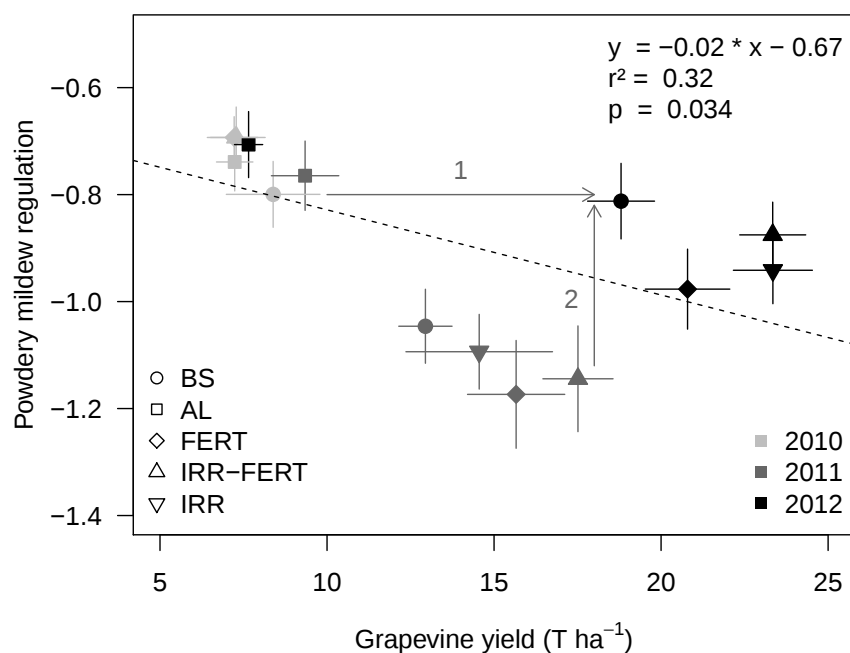


FIGURE 6.3 – Relationship between two ecosystem services (ES) to and from vineyards : grape yield and powdery mildew regulation. There was a general negative relationship between the two ES, demonstrating the existence of a trade-off between yield and powdery mildew regulation. However, some points displayed good values of both yield and powdery mildew regulation (*e.g.* all treatments in 2012 except AL) showing the existence of "win-win" scenarios. Arrow 1 represented the possibility to maintain the level of powdery mildew regulation while yield increased and arrow 2 represented the possibility to increase powdery mildew regulation while yield was maintained. Powdery mildew regulation was expressed as $-LDM^{fl_0}$ (leaf dry matter at flowering) in tons per hectare. Yield (fresh mass) was measured at harvest in tons per hectare. Yield and LDM^{fl_0} have been normalized by shoot number per vine. Error bars are standard errors.

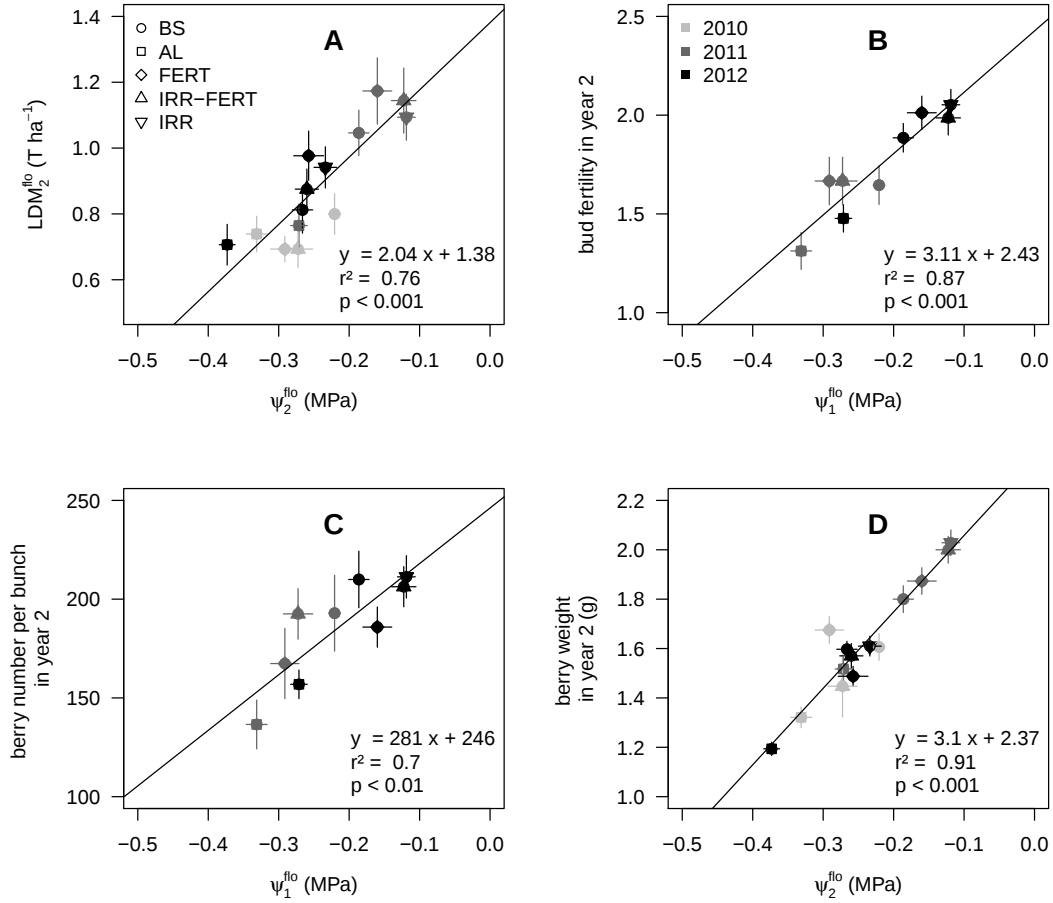


FIGURE 6.4 – Effect of water stress at flowering on yield components and leaf biomass at flowering. LDM^{flo} : leaf dry matter at flowering (t ha^{-1}). Ψ^{flo} : predawn leaf water potential at flowering (MPa). Subscripts refer to the two years of grapevine yield formation, *year 2* being the year of production. Linear regressions were performed and results given in each graph. (A) corresponds to relation 6 on Figure 6.1B. (B) corresponds to relation 1 on Figure 6.1B. (C) corresponds to relation 2 on Figure 6.1B. (D) corresponds to relation 3 on Figure 6.1B. Errors bars are standard errors.

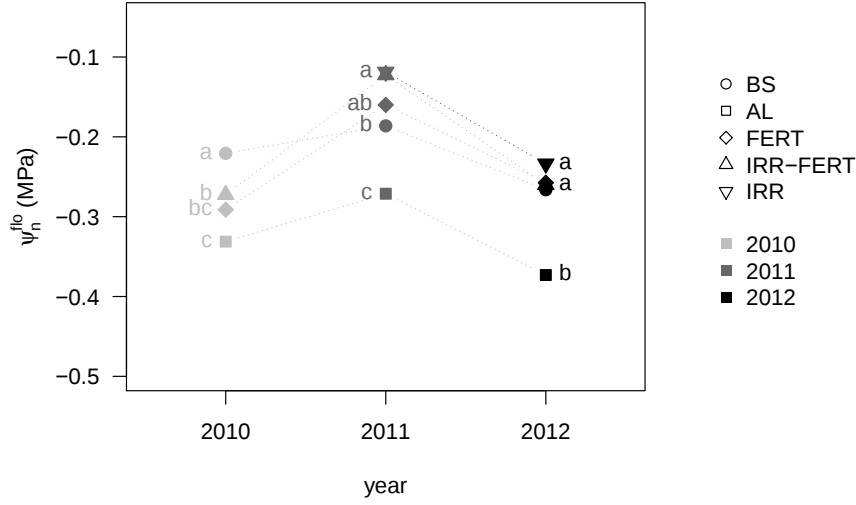


FIGURE 6.5 – Time-course of the predawn leaf water potential at flowering ($\Psi_n^{\text{fl}_0}$) from 2010 to 2012. Letters indicate significantly different treatments. Groups were calculated with a Newman-Keuls test at $\alpha = 5\%$.

A simple model to explore the relationships between ES

Model building

As yield components multiply to equal yield and as among the three studied components two were linearly related to $\Psi_1^{\text{fl}_0}$ (bunch number per shoot and berry number per bunch) and one was linearly related to $\Psi_2^{\text{fl}_0}$ (berry mass), $yield_2$ could be predicted from a linear combination of $\Psi_1^{\text{fl}_0}$, $\Psi_2^{\text{fl}_0}$, $(\Psi_2^{\text{fl}_0})^2$ and $\Psi_2^{\text{fl}_0} \times \Psi_1^{\text{fl}_0}$. Among the 10 models created by all the possible combinations of these 4 terms, model 2 was selected (relation 9 on Figure 6.1B) according to two criteria representing the amount of variance explained by the model (r^2) and parsimony of the model (AICc, Bozdogan (1987)) (Table 6.1). For the powdery mildew regulation ES, $LDM_2^{\text{fl}_0}$ was modelled from $\Psi_2^{\text{fl}_0}$ values with the coefficients estimated by the linear regression presented in Figure 6.4A. Combining the model for yield with the model for the regulation of powdery mildew allowed to build the simple model described in Eq. 6.1 and 6.2.

$$\begin{cases} yield_1 = a\Psi_0^{\text{fl}_0} + b\Psi_1^{\text{fl}_0} + c \\ LDM_1^{\text{fl}_0} = \alpha\Psi_1^{\text{fl}_0} + \beta \end{cases} \quad (6.1)$$

$$\begin{cases} yield_2 = a\Psi_1^{\text{fl}_0} + b\Psi_2^{\text{fl}_0} + c \\ LDM_2^{\text{fl}_0} = \alpha\Psi_2^{\text{fl}_0} + \beta \end{cases} \quad (6.2)$$

where $a = 65.6$, $b = 31.3$, $c = 38.4$ (coefficients of model 2 in Table 6.1), $\alpha = 1.99$, $\beta = 1.37$, and $[\Psi_0^{\text{fl}_0}, \Psi_1^{\text{fl}_0}, \Psi_2^{\text{fl}_0}]$ is a 3-year sequence of predawn leaf water potential at flowering. The model was built on a 3-year sequence of Ψ^{fl_0} to make it able to simulate the displacement in the

TABLE 6.1 – Selection of a model to predict grapevine yield in year 2 from water stress at flowering in year 1 (Ψ_1^{flo}) and water stress at flowering in year 2 (Ψ_2^{flo}). As yield components multiply to equal yield, and as among the three studied components (Figure 6.4) two were linearly related to Ψ_1^{flo} (bud fertility and berry number per bunch) and one was linearly related to Ψ_2^{flo} (berry weight), $yield_2$ could be predicted from a linear combination of Ψ_1^{flo} , $(\Psi_1^{\text{flo}})^2$, Ψ_2^{flo} and $\Psi_1^{\text{flo}} \times \Psi_2^{\text{flo}}$. The 10 models created by all the possible combinations of these 4 terms were tested. Model 2 was selected as the best model with respect to its amount of variance explained (r^2) and its parsimony (AICc). df : degrees of freedom. logLik : log(likelihood). AICc : corrected Akaike Information Criterion. Model are ranked according to their AICc values.

Model	Intercept	Ψ_1^{flo}	$(\Psi_1^{\text{flo}})^2$	Ψ_2^{flo}	$\Psi_1^{\text{flo}} \times \Psi_2^{\text{flo}}$	r^2	df	logLik	AICc
1	30.29	62.4				0.71	3	-22.42	55.64
2	38.41	65.6		31.3		0.87	4	-18.90	55.79
3	23.96		-137.9			0.67	3	-22.97	56.74
4	31.31		-143.7	29.8		0.81	4	-20.39	58.78
5	-16.96	-139.9		-190.7	-823	0.93	5	-15.77	61.55
6	37.06	132.2	159.0			0.72	4	-22.19	62.37
7	49.03	169.9	238.5	33.3		0.90	5	-17.64	65.28
8	-9.28	-36.1	277.1	-207.1	-892	0.98	6	-11.03	76.05
9	13.77					0.00	2	-44.99	95.07
10	21.36			31.6		0.14	3	-43.95	96.29

trade-off space from *year 1* to *year 2*.

Model assessment

The model was qualitatively assessed with respect to its ability to reproduce observed positions and trajectories of ES in the trade-off space (see Figure 6.1A) resulting from the observed sequences of $[\Psi_0^{\text{flo}}, \Psi_1^{\text{flo}}, \Psi_2^{\text{flo}}]$. Outputs of the model were satisfactory on both criteria. The FERT, IRR-FERT and IRR treatments were especially well simulated (Figure 6.6). The model was also able to reproduce the trajectory of the AL treatment that was very different from the others. Treatment BS in 2011 was the only point poorly simulated, even if the general simulated trajectory of BS from 2010 to 2012 was acceptable. The model was eventually considered accurate enough to be used to explore the trade-off between yield and regulation of powdery mildew as driven by water stress.

Exploration of the trade-off space by simulations

The model in Eq. 6.1 and 6.2 was used to determine the whole range of combinations of ES, *i.e.* the modelled trade-off space. Ψ^{flo} was allowed to range from -0.4 MPa to -0.1 MPa as this was the range of Ψ^{flo} observed in our experiments (Figure 6.5). The modelled trade-off space was then represented in Figure 6.8, together with observations. All observations fell in the modelled trade-off space. The shape of the modelled trade-off space was that of a parallelogram, with a general negative relationship between the two ES. Very unbalanced zones (*e.g.* very low yield with very high leaf biomass or very high yield with very low leaf biomass) were not possible according to this model. As these zones were physiologically improbable (Kliwer and Dokoozlian, 2005), this strengthened the view that the model was physiologically realistic.

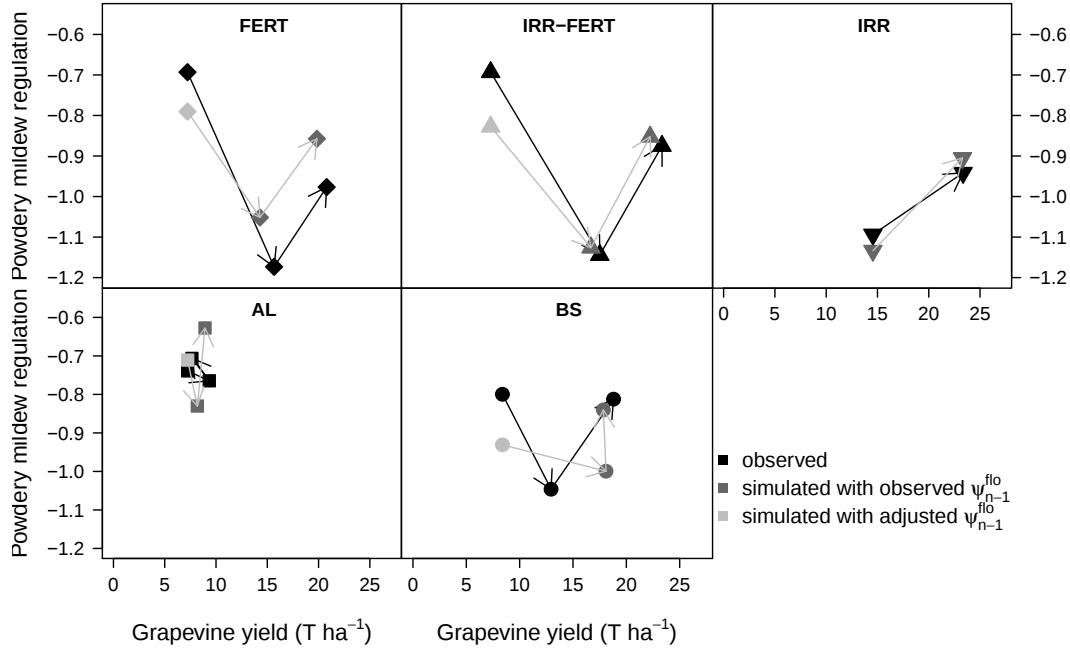


FIGURE 6.6 – Assessment of the model’s ability to reproduce observed relationships between grapevine yield and powdery mildew regulation. The model used is described in Eq. 6.1 and 6.2. Powdery mildew regulation was expressed as $-\text{LDM}^{\text{fl}_o}$ (leaf dry matter at flowering) in tons per hectare. Yield (fresh mass) is measured at harvest in tons per hectare. $yield$ and LDM^{fl_o} have been normalized by shoot number per vine. Three consecutive years were plotted : 2010, 2011 and 2012; except for the IRR treatment for which only 2011 and 2012 were plotted. Arrows indicate chronological sequences (from 2010 to 2012). Black symbols represent observed data. Dark grey symbols represent points simulated from observed $\Psi_1^{\text{fl}_o}$. Light grey symbols represent points simulated from adjusted $\Psi_1^{\text{fl}_o}$. All simulations were carried out from observed $\Psi_2^{\text{fl}_o}$. As no measurements were done in 2009, $\Psi_{2009}^{\text{fl}_o}$ was adjusted to fit observed yield in 2010 (light grey symbols) for all treatments. For treatment IRR, $\Psi_{2010}^{\text{fl}_o}$ was adjusted as this treatment was not monitored in 2010.

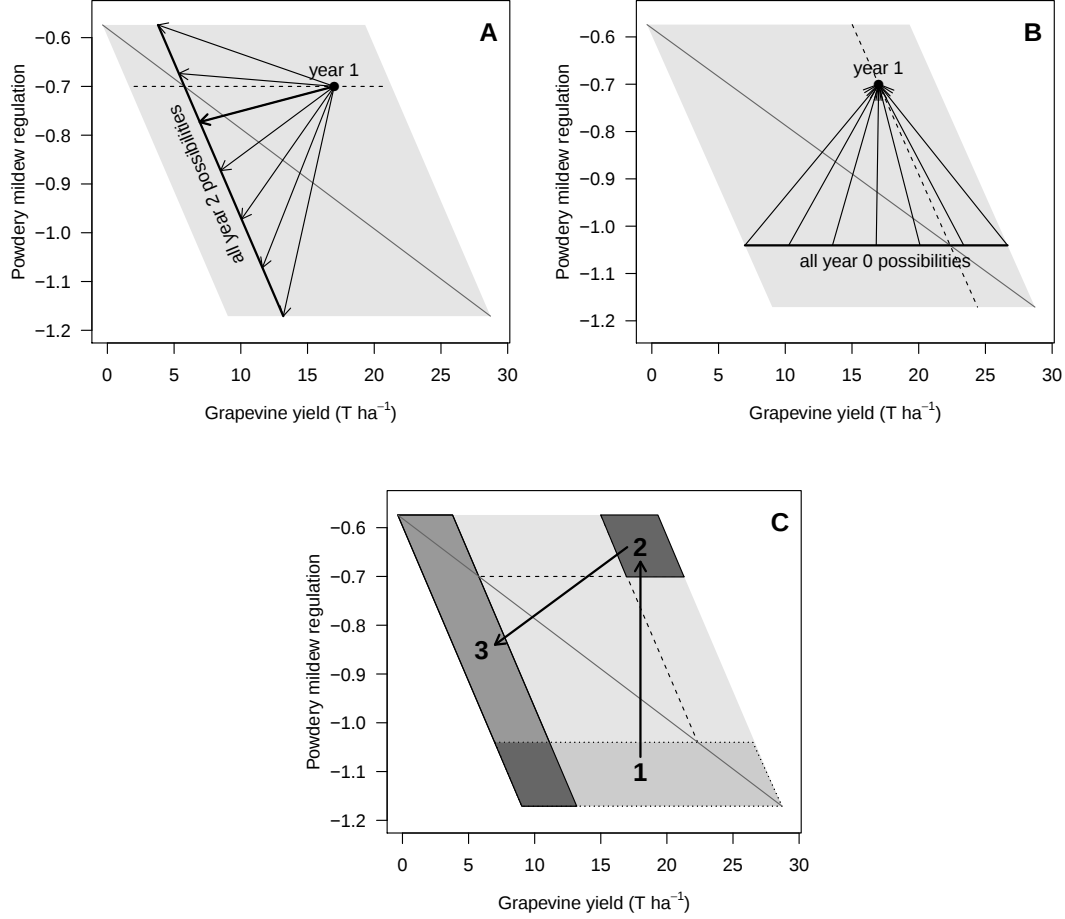


FIGURE 6.7 – Win-win scenarios cannot be reached two consecutive years. **A** : modelled possible positions in *year 2* as a function of position in *year 1*. **B** : modelled possible positions in *year 0* as a function of position in *year 1*. **C** : a "win-win" scenario (polygon 2) can be reached but this implies to be in polygon 1 the previous year and in polygon 3 the following year. "Win-win" scenarios can therefore not be reached two consecutive years. *For all graphs* : the light grey polygon represents the modelled trade-off space; the light grey solid line represents the set of stable trade-offs (Eq. 6.5). Note the geometric construction in graphs A and B. All *year 0* possibilities were given by the horizontal line defined by the intersection of the dotted line with the set of stable trade-offs (B). All *year 2* possibilities were given by the solid bold dark line defined by the intersection of the horizontal dotted line and the set of stable trade-offs. These geometric properties were derived from Eq. 6.3 and 6.4 and were used in graph C to define polygons 1 and 3. The bold arrow in graph A represents the displacement which displays the smallest amplitude among all the possible displacements from *year 1* to *year 2*.

Modelled "win-win" scenarios cannot be reached two consecutive years

The displacement between *year 1* and *year 2* in the trade-off space depended on $\Psi_0^{\text{fl}}, \Psi_1^{\text{fl}}, \Psi_2^{\text{fl}}$ (Eq. 6.1 and 6.2). Therefore because Ψ_1^{fl} determined both LDM_1^{fl} and yield_2 (Eq. 6.1) it was hypothesized that not all trajectories in the trade-off space were possible. Indeed, from Eq. 6.1 and 6.2 it was possible to show that :

$$\text{LDM}_2^{\text{fl}} = \frac{\alpha}{b} \text{yield}_2 + f(\text{LDM}_1^{\text{fl}}) \quad (6.3)$$

where $f(\text{LDM}_1^{\text{fl}})$ was a linear function of LDM_1^{fl} (see Appendix D for details). Therefore, all possibilities for *year 2* depended on *year 1* (Figure 6.7A). In the same way, from Eq. 6.1 and 6.2 it was possible to show that :

$$\text{LDM}_0^{\text{fl}} = g(\text{yield}_1, \text{LDM}_1^{\text{fl}}) \quad (6.4)$$

where $g(\text{LDM}_1^{\text{fl}}, \text{yield}_1)$ was a linear function of LDM_1^{fl} and yield_1 (see Appendix D for details). Therefore, reaching a point in *year 1* implied to reach a precise level of regulation of powdery mildew in *year 0* (Figure 6.7B). One consequence of Eq. 6.3 and 6.4 was that a "win-win" scenario could not be reached two consecutive years. This was illustrated on Figure 6.7C.

Modelled trajectories are driven by the relative values of water stress at flowering over consecutive years

The direction (Φ_{1-2}) of the vector u_{1-2} that represented the displacement from *year 1* to *year 2* in the trade-off space (see Figure 6.1A) could be analysed through the signs of $\cos(\Phi_{1-2})$ and $\sin(\Phi_{1-2})$ (see Appendix D for details). Results were given in Table 6.2. The amplitude of the vector u_{1-2} (see Figure 6.1A) could be inferred from Eq. 6.1 and 6.2 as the euclidian distance between *year 1* and *year 2* in the trade-off space (see Appendix D for details) :

$$\|u_{1-2}\| = \sqrt{a^2(\Delta\Psi_{0-1})^2 + 2ab\Delta\Psi_{0-1}\Delta\Psi_{1-2} + (\alpha^2 + b^2)(\Delta\Psi_{1-2})^2} \quad (6.5)$$

where $a = 65.6$, $b = 31.3$, $c = 38.4$ (coefficients of model 2 in Table 6.1), $\alpha = 1.99$, $\beta = 1.37$. $[\Psi_0^{\text{fl}}, \Psi_1^{\text{fl}}, \Psi_2^{\text{fl}}]$ is a 3-year sequence of predawn leaf water potential at flowering and $\Delta\Psi_{0-1} = \Psi_1^{\text{fl}} - \Psi_0^{\text{fl}}$ and $\Delta\Psi_{1-2} = \Psi_2^{\text{fl}} - \Psi_1^{\text{fl}}$.

Eq. 6.5 was graphically represented on Figure 6.9. The amplitude of the displacement between *year 1* and *year 2* was more sensitive to $\Delta\Psi_{1-2}$ than to $\Delta\Psi_{0-1}$ as extreme values of $\|u_{1-2}\|$ were only reached for extreme values of $\Delta\Psi_{1-2}$. Together the results in Figure 6.9 and Table 6.2 showed that trajectories in the trade-off space were completely driven by the relative values of water stress at flowering from year to year.

Modelled set of stable combinations of ES

From this equation, the minimum amplitude of the displacement between *year 1* and *year 2* was calculated for each possible position of year 1 in the modelled trade-off space (this was schematically represented by the bold arrow on Figure 6.7A). Results were plotted in Figure 6.8. It demonstrated that the most unbalanced situations (high yield low leaf biomass or low

TABLE 6.2 – Direction of the displacement in the trade-off space between *year 1* and *year 2* according to the relative values of water stress at flowering in *years 0, 1* and *2*. $\Delta\Psi_{0-1} = \Psi_1^{\text{fl}_0} - \Psi_0^{\text{fl}_0}$. $\Delta\Psi_{1-2} = \Psi_2^{\text{fl}_0} - \Psi_1^{\text{fl}_0}$. • indicates that distance in the trade-off space between *year 1* and *year 2* is null, *i.e.* the trade-off is stable. Direction is inferred from values of $\cos(\Phi_{1-2})$ and $\sin(\Phi_{1-2})$. See Figure 6.1A for definition of Φ_{1-2} (details can be found in appendix).

<i>condition</i>	$\Delta\Psi_{1-2} > 0$	$\Delta\Psi_{1-2} = 0$	$\Delta\Psi_{1-2} < 0$
$\Delta\Psi_{1-2} < -\frac{a}{b}\Delta\Psi_{0-1}$	↙	←	↖
$\Delta\Psi_{1-2} = -\frac{a}{b}\Delta\Psi_{0-1}$	↓	•	↑
$\Delta\Psi_{1-2} > -\frac{a}{b}\Delta\Psi_{0-1}$	↘	→	↗

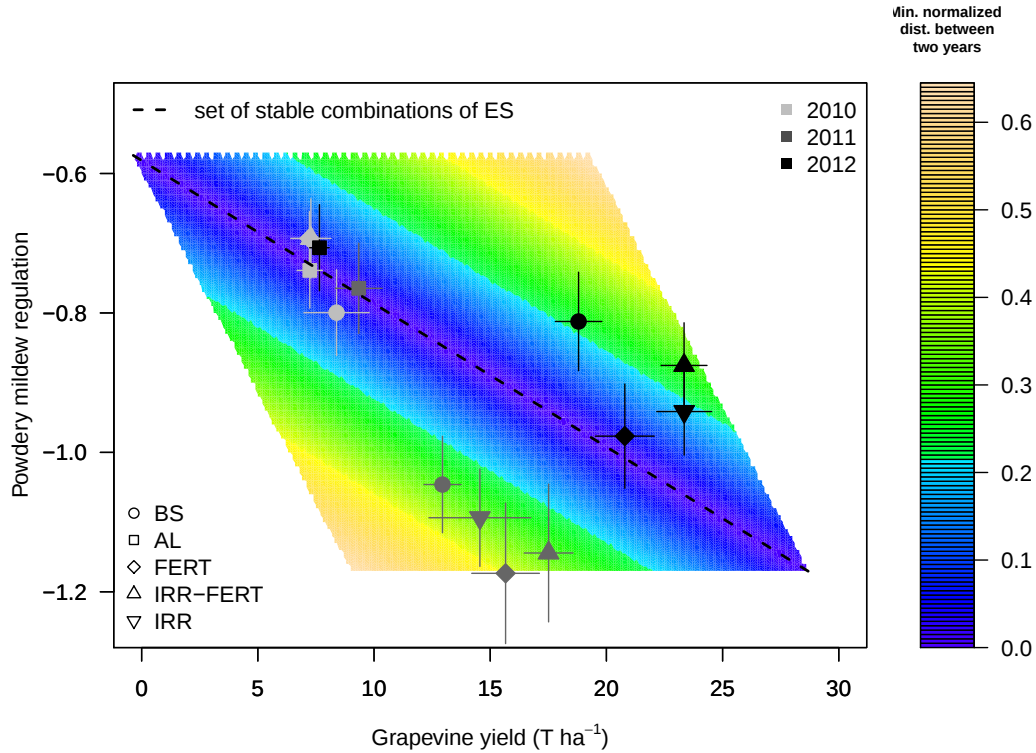


FIGURE 6.8 – Inter-annual stability of the trade-off between yield and powdery mildew regulation. Powdery mildew regulation was expressed as $-\text{LDM}^{\text{fl}_0}$ (leaf dry matter at flowering) in tons per hectare. Yield (fresh mass) was measured at harvest, and expressed in tons per hectare. Yield and LDM^{fl_0} have been normalized by shoot number per vine. A stable trade-off was defined as "reaching the same point of the trade-off space every year". It implies : $\Psi_0^{\text{fl}_0} = \Psi_1^{\text{fl}_0} = \Psi_2^{\text{fl}_0}$ (Eq. 6.5). The set of stable combinations of ES was represented by the dotted line. Background color indicates the minimum normalized distance between *year 1* and *year 2* according to the position of *year 1* in the trade-off space (calculated as $\min(\|u_{1-2}\|)$, cf. Eq. 6.5). Error bars on observed data are standard errors.

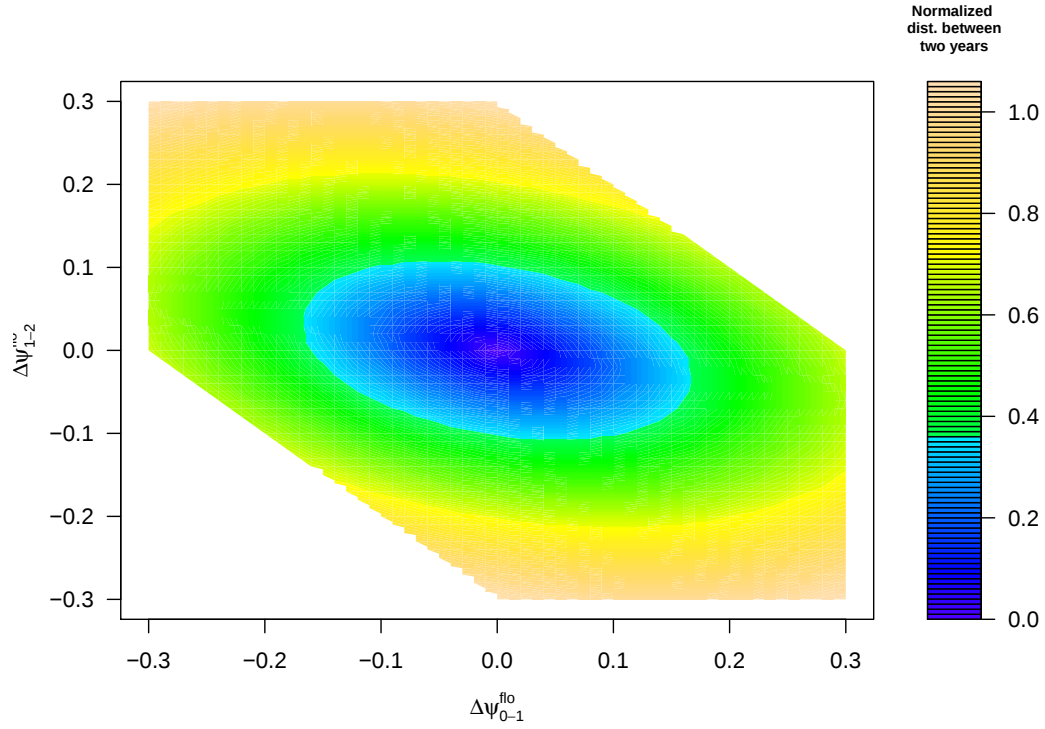


FIGURE 6.9 – Normalized distance in the trade-off space between *year 1* and *year 2* according to differences in water stress at flowering between *year 0* and *year 1*, and *year 1* and *year 2*. This is the graphical representation of Eq. 6.5. Note that the normalized distance between *year 1* and *year 2* is equal to zero only if $\Delta\Psi_{0-1}^{flo} = 0$ and $\Delta\Psi_{1-2}^{flo} = 0$, that is the definition of a stable trade-off. The main driver of the distance between year 1 and year 2 (see Figure 6.1A) is $\Delta\Psi_{1-2}^{flo}$ as high distance values are only reached for extremes values of $\Delta\Psi_{1-2}^{flo}$ independently from $\Delta\Psi_{0-1}^{flo}$.

yield high leaf biomass) were the most unstable ones. A stable combination of ES was defined as staying at the same place in the trade-off space over the years. From Eq. 6.5 it was possible to show that a combination of ES was stable only if $\Psi_0^{flo} = \Psi_1^{flo} = \Psi_2^{flo}$, *i.e.* water stress at flowering was constant (see Appendix D for details). The set of stable combination of ES was represented on Figure 6.8 as a line (dotted line).

Discussion

Validity domain of the model

The model described in Eq. 6.1 and 6.2 relies on four main hypotheses : (i) vegetative development, inflorescence and berry formation are only limited by water availability, (ii) flower formation and fruit set do not limit berry number, (iii) berry ripening does not limit berry mass, and (iv) shoot number per vine is constant. Hypotheses (i) and (iii) are likely to be verified in areas where a mild water stress occurs at flowering (Ψ^{flo} ranged from -0.4 to -0.1 MPa in our experiment) and with no severe water deficits at the end of the growing cycle that may limit berry ripening (Ginestar et al., 1998a,b; Sadras et al., 2008) ($\Psi_{predawn}$ never dropped below -0.53 MPa at veraison in our experiment (Guilpart et al., 2014)). Semiarid and subhumid regions where rainfalls fail to meet the evaporative demand in most seasons and where temperature and solar radiation do not limit growth (Passioura and Angus, 2010) are expected to fulfill these conditions. In that case, because tissue formation is more sensitive to water stress than photosynthesis, plant growth is likely to be sink-driven (Muller et al., 2011; Körner, 2013; Hsiao, 1973; Lebon et al., 2006; Pellegrino et al., 2006) . This hypothesis is consistent with our results : Ψ^{flo} ranged from -0.4 to -0.1 MPa, which was not reported to impair photosynthesis (Medrano et al., 2003; Schultz, 1996; Chaves et al., 2010). That is why photosynthesis was not simulated in our model.

Nitrogen availability could also limit vine growth (Magnier et al., 2013) (Chapin, 1980; Aerts and Chapin, 2000), especially when water supply is abundant (then water is no more a limiting factor) or when soil water content is low, as drought reduces both nitrogen mineralization and inorganic nitrogen availability in soil (Gonzalez-Dugo et al., 2010; Celette and Gary, 2013). In that cases, yield and leaf biomass at flowering might be over-estimated by the model. Temperature may also affect plant growth, but its effect on grapevine vegetative growth rate was accounted for by measuring leaf biomass at a precise phenological stage (*i.e.* flowering) (Parent et al., 2010). However, heat or frost waves are out of the scope of the model, as well as adverse climatic events at flowering that would disrupt fruit set, insuring validation of hypothesis (ii). Finally, hypothesis (iv) may always be considered true because shoot number is mostly controlled by pruning, except for minimal or non-pruned vineyards (Clingeleffer, 2010).

Temporal dimension of the trade-off between yield and powdery mildew regulation : inter-annual stability of ES provision

The stability of ES provision over years appeared to be a key point as it defined the possibility to reach or not a "win-win" scenario. The set of stable combinations of yield and powdery mildew regulation was shown to be a line (dotted line on Figure 6.8). No "win-win"

scenario could be reached in that case and every increase in yield implied a decrease in the level of powdery mildew regulation. However, if the level of ES provision was allowed to change from year to year some "win-win" scenarios could be reached, but not two consecutive years (Figure 6.7). Indeed, a "win-win" scenario implies a low level of vegetative development in the same year, which means a high level of water stress at flowering (*e.g.* $\Psi_n^{flo} = -0.4MPa$) and therefore a low yield the following year. In that case, a trade-off takes place between years : a "win-win" scenario can be reached in *year 1* only at the expense of ES provision in *years 0* and *2*. These results may be of great value from a risk management point of view : a risk averse strategy would increase inter-annual stability of the trade-off, but this would limit the probability to ever reach a "win-win" scenario.

Implications for management

Understanding climatic sequences to adapt disease management

Some sequences of Ψ^{flo} lead to "win-win" scenarios and others to "lose-lose" ones. Eq. 6.1 and 6.2 allowed identifying these sequences : a "wet" year ($\Psi^{flo} = -0.1$) followed by a "dry" year ($\Psi^{flo} = -0.4$) will lead to a "win-win" scenario, and conversely. Which kind of scenario is likely to occur may be anticipated as early as at budburst because water stress at flowering is correlated to soil water content at budburst (Gaudin and Gary, 2012; Roux et al., 2014). This information may be relevant to adapt disease management depending on the expected scenario. We propose that pesticide use may be more easily reduced in "win-win" years than in "lose-lose" ones because of (i) a higher regulation of powdery mildew that would lower the probability to fail the disease control and (ii) a high yield that may allow some yield loss without important economic risk.

Cultural practices to buffer climatic variability

Water stress at flowering depends on climatic conditions but can also be managed through cultural practices. Irrigation can be used to lower water stress, whereas cover cropping can be used to increase water stress through cover crop transpiration or to lower water stress through increased rain infiltration (Celette et al., 2008). Moreover, adapting cultural practices to climate variability has been shown to increase the stability of ES provided by agroecosystems (Ripoche et al., 2011b). The model proposed in this study would help to quantify a target water stress at flowering in order to reach a desirable level of both ES provision, both in the current and next year. Analysis of displacement amplitude (Figure 6.9) and direction (Table 6.2) between *year 1* and *year 2* in the trade-off space with respect to the relative values of water stress at flowering in *years 0*, *1* and *2* could be used as tools to help to quantify the water stress to be reached according to farmer's objectives.

A framework that may apply to other abiotic stresses

Relative values of water stress at flowering were shown to drive trajectories in the trade-off space (Table 6.2 and Figure 6.9). This was primarily due to the specific effects of water stress on yield and vegetative development, yield being mainly sensitive to conditions in *year 1* when inflorescences are formed, and vegetative development being mainly sensitive to conditions

in *year 2*. Yield was about two times more variable (CV=44%) than vegetative development (CV=19%) and was therefore the most important driving variable of the trade-off. Similar results were shown with temperature by Sadras and Moran (2013). In this study, response of yield to pruning mass ratios were shown to result from seasonal influences of warming effects, mainly driven by the effect of temperature on inflorescence formation in the preceding season. Together, the study by Sadras and Moran (2013) and the present paper highlight (i) the relevance of a framework accounting for the specific effects of abiotic stresses on yield and vegetative development of grapevine to study the provision of ES by vineyards, and (ii) the need to assess current and future climate effects on grapevine physiology in the light of inter-annual climatic variability. This framework may be of interest for other perennial fruit crops whose yield formation extends over two years (Wilkie et al., 2008). The fact that plant respond to many abiotic stress (water stress, flooding stress, nitrogen stress, low temperature stress) in comparable ways strengthens this view (Chapin, 1991; Körner, 2013).

Conclusion

The relationship between two ES, a provisioning service (grapevine yield) and a regulation service (regulation of powdery mildew), have been studied in details with an emphasis on the temporal dimension of the relationship. The hypotheses proposed in introduction were confirmed : there is a significant trade-off between yield and powdery mildew regulation of grapevine and it includes some "win-win" scenarios which are unstable as they can't be reached two consecutive years. The model that was developed in this paper may be of interest to detect which type of scenario is likely to occur ("win-win" vs. "lose-lose"), what could be used to adapt the disease management strategy as pesticides use may be more easily reduced in "win-win" years. It would also help to design relevant indicators to help farmers to adapt their practices to reach of a targeted level of both ES provision.

Describing specific effects of water stress on yield and vegetative development at key phenostage over two years appeared to be a relevant framework, which may apply to other abiotic stress like temperature (Sadras and Moran, 2013) and other perennial crops whose yield formation takes place over two consecutive years. This highlighted the need to assess current and future climate effects on grapevine physiology in the light of inter-annual climatic variability.

Quatrième partie

Discussion générale

Discussion générale

Synthèse des principaux résultats

L'objectif principal de cette thèse était de tester l'hypothèse de l'existence d'une relation de compromis entre deux services (ES) fournis par les agroécosystèmes viticoles : le rendement de la vigne et la régulation de l'oïdium. Cette problématique nous a amené, en premier lieu, à étudier de manière séparée l'élaboration du rendement de la vigne (Chapitre 4) et l'effet des interactions entre la précocité des épidémies et le développement végétatif de la vigne sur le développement de l'oïdium (Chapitre 5). D'une part, cela nous a permis de montrer que 65 à 70 % du rendement de la vigne à l'année n étaient déterminés par l'effet des stress hydrique et azoté sur la formation des inflorescences dans les bourgeons latents durant une période de 300 °Cj débutant à la floraison de l'année $n-1$. D'autre part, l'analyse des témoins non traités a permis de mettre en évidence que la précocité des épidémies d'oïdium était le principal facteur déterminant les dégâts causés par la maladie sur feuilles et sur grappes à la véraison, mais que dans le cas d'épidémies de précocité moyenne (*i.e.* dont les premiers symptômes sont détectés sur feuilles entre la floraison et la fermeture de la grappe), le développement végétatif de la vigne a un effet significatif sur le développement de l'oïdium.

Dans un second temps, la relation entre le rendement de la vigne et la régulation de l'oïdium a pu être testée expérimentalement en utilisant le développement végétatif de la vigne à la floraison comme indicateur de la régulation de l'oïdium. L'hypothèse d'un compromis entre ces deux ES a alors été validée expérimentalement (Chapitre 6). En s'appuyant notamment sur les résultats du Chapitre 4, le stress hydrique à la floraison a ensuite été identifié comme un déterminant partagé des deux ES. Cela a permis de construire un modèle simple dans lequel le rendement de la vigne était principalement déterminé par le stress hydrique à la floraison de l'année $n-1$, et la régulation de l'oïdium seulement par le stress hydrique à la floraison de l'année n . L'analyse des propriétés mathématiques de ce modèle a alors permis de montrer qu'il était possible d'atteindre des compromis favorables (fourniture élevée des deux ES). La réalisation de ces compromis favorables s'est avérée déterminée par l'occurrence de séquences climatiques particulières (une année humide suivie d'une année sèche). Cela a permis de montrer que les meilleurs compromis ne pouvaient donc être atteints tous les ans (instabilité).

Organisation de la discussion générale

La discussion générale des résultats produits dans les Chapitres 4 à 6 est organisée autour de 4 thèmes : (i) les connaissances produites à l'échelle du système de culture (7.1) et de la plante (7.2), (ii) les apports méthodologiques en termes d'analyse dynamique de l'élaboration du rendement (7.3) et de diagnostic des performances des systèmes de cultures (7.4), (iii) les implications en termes de conceptions de systèmes de culture conciliant productivité et réduction de l'usage des pesticides (7.5), et enfin (iv) les perspectives de recherche et de transfert de connaissances vers la profession viticole ouvertes par ce travail (7.6).

7.1 Relations entre services écosystémiques liées à la dynamique inter et intra-annuelle du rapport feuilles - fruits

7.1.1 Le rapport feuilles - fruits détermine les relations entre plusieurs services écosystémiques fournis par la vigne

Les résultats présentés dans le Chapitre 5 ont permis de mettre en évidence qu'un faible niveau de développement végétatif de la vigne pouvait limiter la progression d'une épidémie d'oïdium entre la floraison et la fermeture de la grappe. Entre ces deux stades, le niveau de développement végétatif de la vigne détermine donc la fourniture d'un service écosystémique (ES) de régulation d'un bioagresseur (l'oïdium). C'est également le cas en fin de cycle, période à laquelle le niveau de développement végétatif détermine un autre ES de régulation d'un bioagresseur : le botrytis (Valdés-Gómez et al., 2008; Calonnec et al., 2013; Tivoli et al., 2013). De plus, l'équilibre entre rendement et développement végétatif à la vendange est associé à un ES de qualité de la production. Ainsi, un rapport masse des bois de taille / rendement compris entre 4 et 10 (kg kg^{-1}) est considéré comme nécessaire pour porter à maturité des raisins de bonne qualité œnologique (teneur en sucres, coloration des baies) (Kliewer and Dokoozlian, 2005). Le rapport entre le niveau de développement végétatif (à différents moments du cycle) et le rendement détermine donc les relations entre plusieurs ES (Figure 7.1). Dans un souci de concision, ce rapport sera désigné, ci-après, par le terme "rapport feuilles - fruits".

Le rapport feuilles - fruits de la vigne est très variable (Kliewer and Dokoozlian, 2005; Sadras and Moran, 2013; Miller et al., 1997). Selon Kliewer and Dokoozlian (2005), des variations du rapport rendement / masse des bois de taille allant du simple au triple sont couramment observées. Cette forte variabilité a été confirmée dans cette thèse : sur les trois ans d'expérimentation, les coefficients de variation des rapports rendement / masse de bois de taille et rendement / matière sèche des feuilles à floraison se sont élevés à 40 et 45 %, respectivement, pour le traitement BS (sol nu). La compréhension des variations du rapport feuilles - fruits apparaît donc comme essentielle dans un objectif de pilotage des ES qu'il détermine.

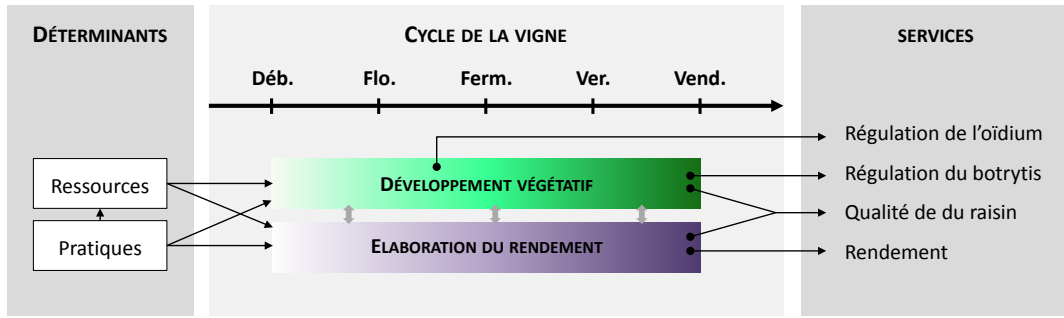


FIGURE 7.1 – Services écosystémiques (ES) fournis par la vigne dont les relations sont déterminées par le rapport feuilles - fruits à différents moment du cycle. Sont représentés : deux ES de régulation des bioagresseurs (oïdium et botrytis), et deux ES d’approvisionnement, l’un lié à la quantité (rendement) et l’autre à la qualité (teneur en sucres et coloration des baies) de la production. Le rapport feuilles - fruits désigne le rapport entre le développement végétatif et la quantité de fruits. L’ES de régulation de l’oïdium dépend du niveau de développement végétatif entre la floraison et la fermeture de la grappe. L’ES de régulation du botrytis dépend du niveau de développement végétatif en fin de cycle. La teneur en sucres et la coloration des baies (pour les vins rouges) dépendent du rapport feuilles - fruits en fin de cycle. Déb : débourrement. Flo : floraison. Ferm : fermeture. Vér : véraison. Vend : vendange.

7.1.2 La variabilité climatique inter-annuelle est un déterminant fort des variations du rapport feuilles - fruits

L’exemple du stress hydrique

Les résultats du Chapitre 6 montrent que la formation du rapport feuilles - fruits de la vigne doit s’analyser sur deux ans. En effet, le rendement de la vigne s’élabore sur deux années consécutives (Vasconcelos et al., 2009) et est principalement déterminé la première année (Guilpart et al., 2014), tandis que le développement végétatif s’élabore principalement sur une année (Lebon et al., 2006; Pallas et al., 2010; Pellegrino et al., 2006). Le rapport feuilles - fruits est donc fortement déterminé par les caractéristiques des années climatiques les unes relativement aux autres. Dans notre expérimentation au champ, les rapports rendement / matière sèche des feuilles à floraison ($r^2 = 0.64^{**}$) et rendement / pois de bois de taille ($r^2 = 0.77^{**}$) sont significativement corrélés au rapport $\Psi_n^{\text{flo}} / \Psi_{n-1}^{\text{flo}}$ (Figure 7.2A et B). Ainsi, plus l’année n est sèche relativement à l’année $n-1$, plus le rapport $\Psi_n^{\text{flo}} / \Psi_{n-1}^{\text{flo}}$ est élevé et plus les rapports rendement / matière sèche des feuilles à floraison et rendement / masse des bois de taille sont élevés.

Le fait que le rapport rendement / masse des bois de taille *après la vendange* soit expliqué par le rapport $\Psi_n^{\text{flo}} / \Psi_{n-1}^{\text{flo}}$ à la floraison (Figure 7.2B) s’explique (i) par l’effet du stress hydrique à la floraison sur l’élaboration du rendement détaillé dans le Chapitre 4, et (ii) par la cinétique de croissance des rameaux au cours du cycle de la vigne. Cette dernière présente une allure générale de type sigmoïde (Araujo and Williams, 1988; Araujo et al., 1995; Lopes and Pinto, 2005; Keller and Tarara, 2010), habituellement caractéristique d’une croissance de type déterminé (Yin et al., 2003; Erickson, 1976). Cependant, en climat méditerranéen, un arrêt

de croissance des rameaux est fréquemment observé avant la vendange (Huglin and Schneider, 1998; Rodriguez Lovelle et al., 2009). Le développement végétatif de la vigne à la vendange est alors fortement corrélé au développement végétatif durant la période floraison-fermeture de la grappe, et ce d'autant plus que l'arrêt de croissance arrive tôt dans le cycle (*e.g.* dans le cas d'un été sec). Dans ce cas, les masses des bois de taille sont aussi corrélés au stress hydrique à floraison (Figure 7.3).

Autres facteurs limitants et interventions techniques

D'autres facteurs peuvent également intervenir dans l'élaboration du rendement. Ainsi, l'occurrence d'un stress azoté (Guilpart et al., 2014; Keller, 2005) ou de faibles températures (Dunn, 2005; Sadras and Moran, 2013) peuvent limiter la formation des inflorescences dans les bourgeons latents à l'année $n-1$. Les conditions climatiques à la floraison de l'année n sont également susceptibles de modifier l'importance relative des années $n-1$ et n dans la détermination du rendement de la vigne. Ainsi, des températures froides et de fortes précipitations au moment de la floraison de l'année n peuvent entraîner d'important problèmes de coulure et limiter fortement le taux de nouaison (Vasconcelos et al., 2009). Ces problèmes sont plus fréquents dans les climats septentrionaux que dans les climats méditerranéens.

En ce qui concerne le développement végétatif, les conditions de l'année précédente peuvent aussi jouer un rôle par l'intermédiaire des réserves : constituées l'année $n-1$, elles assurent la croissance en début de cycle l'année n (Holzapfel et al., 2010). Cependant, aucune étude à notre connaissance ne permet réellement d'éclairer de manière quantitative l'ampleur potentielle de l'effet des réserves constituées l'année $n-1$ sur le développement végétatif de l'année n en comparaison des conditions de croissance l'année n (Holzapfel et al., 2006; Smith and Holzapfel, 2009; Holzapfel and Smith, 2012; Cheng et al., 2004; Weyand and Schultz, 2006; Zapata et al., 2004) : les processus liés aux réserves semblent avoir plus de conséquences à long terme qu'à court terme (Holzapfel and Smith, 2012).

Enfin, de nombreuses interventions techniques peuvent modifier de manière importante le rapport feuilles - fruits de la vigne, comme la taille hivernale, l'ébourgeonnage, le rognage et l'écimage, l'effeuillage ou encore l'égrappage. Les changements induits par la mise en œuvre de ces pratiques font intervenir d'autres processus que ceux présentés ci-dessus et ne sont pas discutés ici.

7.1.3 Les variations inter-annuelles du rapport feuilles - fruits sont contraintes par le caractère pérenne de la vigne

Les variations inter-annuelles du rapport feuilles - fruits de la vigne peuvent être visualisées dans un plan dont un axe représente le rendement et l'autre représente le développement végétatif de la vigne à un moment du cycle, comme cela a été fait dans le Chapitre 6. La succession de plusieurs points dans ce plan représente alors une trajectoire. Le fait que l'élaboration du rendement se déroule sur deux années consécutives alors que le développement végétatif est essentiellement déterminé par les conditions de l'année en cours réduit le nombre de trajectoires possibles. Ce point a été démontré dans le Chapitre 6 : les conditions de croissance de l'année n déterminent à la fois le développement végétatif de l'année n et une partie du rendement

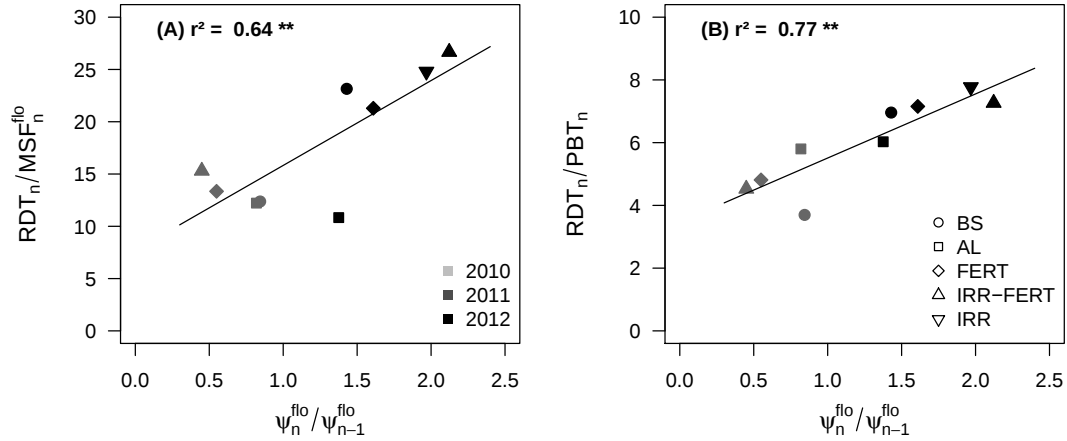


FIGURE 7.2 – La variabilité inter-annuelle du stress hydrique à floraison détermine les variations du rapport feuilles - fruits de la vigne. (A) le développement végétatif est mesuré à la floraison et (B) le développement végétatif est mesuré après la vendange. RDT : rendement de la vigne mesuré à la vendange ($t\ ha^{-1}$). MSF^{flo} : matière sèche des feuilles à floraison ($t\ ha^{-1}$). PBT : Masse des bois de taille ($t\ ha^{-1}$). Ψ^{flo} : potentiel hydrique foliaire de base à la floraison (MPa). Les indices $n-1$ et n désignent deux années successives. Les r^2 indiqués ont été calculés par régression linéaire. Le rapport $\Psi_n^{flo} / \Psi_{n-1}^{flo}$ est utilisé comme une mesure de la variabilité inter-annuelle du stress hydrique à la floraison : plus il est élevé, plus l'année n est sèche relativement à l'année $n-1$. Signification des acronymes des traitements : BS : sol nu, AL : enherbement de luzernes annuelles dans l'inter-rang, FERT : fertilisation, IRR-FERT : irrigation et fertilisation, IRR : irrigation.

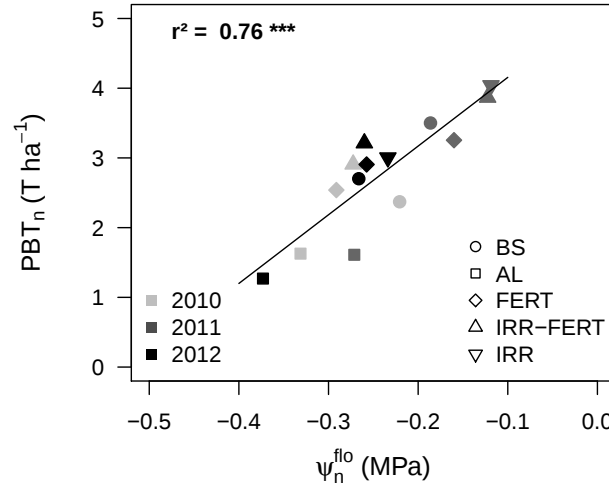


FIGURE 7.3 – Relation entre le potentiel hydrique foliaire de base à la floraison et la masse des bois de taille. PBT_n : Masse des bois de taille de l'année n . Ψ_n^{flo} : potentiel hydrique foliaire de base à la floraison de l'année n . Le r^2 a été calculé par régression linéaire. La signification des acronymes des traitements est détaillée dans la légende de la Figure 7.2.

de l'année $n+1$. Ainsi, l'ensemble des points de l'espace des compromis atteignables au cours de l'année $n+1$ dépend de la position de l'année n dans ce même espace des compromis (cf Chapitre 6). Cela a pour conséquence que certains points de l'espace des compromis ne peuvent être atteints que suite à des séquences climatiques particulières. C'est notamment le cas des rapports feuilles - fruits "extrêmes" : une situation caractérisée par un fort rendement et un faible développement végétatif ne peut être atteinte que suite à une année très humide suivie d'une année très sèche.

Les caractéristiques de la vigne à l'origine de ce comportement semblent pouvoir être retrouvées dans le cas d'autres cultures pérennes dont le rendement s'élabore sur deux ans. C'est notamment le cas de nombreuses cultures pérennes à fruits comme le pommier, le cerisier, l'abricotier ou le manguier (Wilkie et al., 2008). Cependant, une caractéristique de la vigne est la superposition, au cours de l'année n , des phases de croissance végétative rapide et d'initiation et de différenciation des inflorescences pour l'année $n+1$ (Chapitre 6), rendant ces deux processus sensibles aux conditions de croissance au même moment du cycle. Cette situation se retrouve dans le cas du pommier mais pas dans le cas de l'abricotier pour lequel l'initiation et la différenciation des organes floraux a lieu durant l'année n mais seulement après la récolte (Ruiz-Sanchez et al., 1999). Un examen du cycle de développement est donc nécessaire pour identifier les cultures dont le comportement pourrait être similaire à celui de la vigne.

7.1.4 Instabilité du compromis entre rendement et régulation des maladies cryptogamiques

Les deux paragraphes précédents ont permis de mettre en évidence que les variations du rapport feuilles - fruits sont à la fois fortement déterminées par la variabilité climatique inter-annuelle, et contraintes par le caractère pérenne de la vigne (élaboration du rendement sur deux ans, élaboration du développement végétatif sur un an). Ces caractéristiques ont pour conséquence l'instabilité inter-annuelle du compromis entre les services de régulation des maladies cryptogamiques liées au niveau de développement végétatif (oïdium et botrytis) et le service d'approvisionnement représenté par le rendement de la vigne.

Le Chapitre 6 a ainsi permis de mettre en évidence deux dimensions de ce compromis : la dimension statique et la dimension dynamique. Dans la première, le niveau de fourniture de chaque ES est stable d'année en année. Un compromis sans marge de manœuvre est alors observé : toute augmentation du rendement s'accompagne d'une réduction du niveau de régulation des maladies cryptogamiques. Dans le second cas (dimension dynamique), le niveau de fourniture de chaque ES varie d'une année sur l'autre selon les "règles" mise en évidence ci-dessus. La réalisation une année n d'un niveau élevé de fourniture de chaque ES implique (i) un faible niveau de fourniture des ES de régulation l'année $n-1$, et (ii) un faible rendement l'année $n+1$. Le compromis prend alors une dimension inter-annuelle puisque la réalisation d'un niveau élevé de fourniture de chaque ES à l'année n se fait au dépend de leur fourniture durant les années $n-1$ et $n+1$: le compromis entre rendement et services de régulation des maladies cryptogamiques n'est donc pas stable.

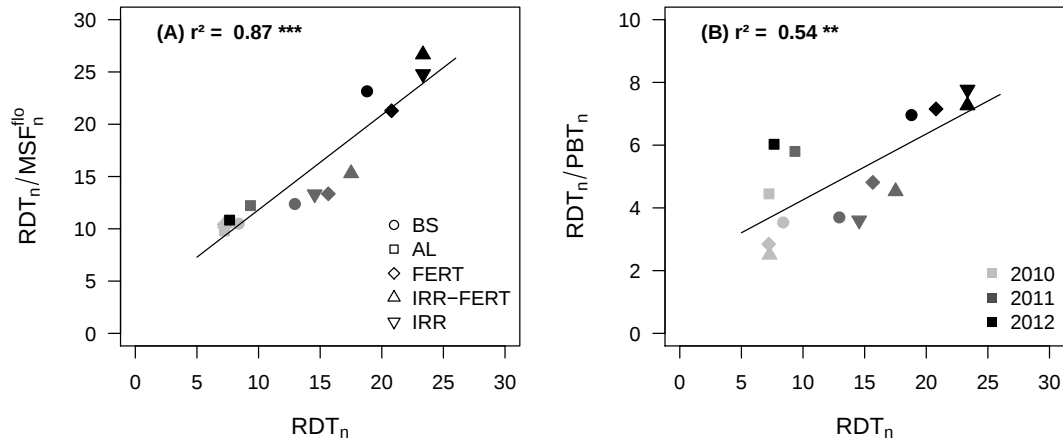


FIGURE 7.4 – Les variations du rapport feuilles - fruits sont principalement déterminées par les variations du rendement. (A) le développement végétatif est mesuré à la floraison et (B) le développement végétatif est mesuré après la vendange. RDT_n : rendement de la vigne mesuré à la vendange de l'année n ($t\ ha^{-1}$). MSF_n^{flor} : matière sèche des feuilles à floraison de l'année n ($t\ ha^{-1}$). PBT_n : Masse des bois de taille de l'année n ($t\ ha^{-1}$). Ψ_n^{flor} : potentiel hydrique foliaire de base à la floraison de l'année n (MPa). Les r^2 indiqués ont été calculés par régression linéaire. La signification des acronymes des traitements est détaillée dans la légende de la Figure 7.2.

7.1.5 Les variations du rapport feuilles - fruits sont principalement déterminées par les variations du rendement

Le rapport feuilles - fruits est le résultat de deux processus : le développement végétatif et l'élaboration du rendement. Les variations de ce rapport dépendent donc des variations de chacun de ces processus. Dans l'expérimentation au champ mobilisée dans cette thèse, le coefficient de variation du rendement (44%) est plus élevé que celui des indicateurs de développement végétatif mesuré à la floraison (matière sèche des feuilles : 19%) et après la vendange (masse des bois de taille : 30%). Ainsi, la plasticité de l'élaboration du rendement apparaît plus forte que celle du développement végétatif et les variations du rapport feuilles - fruits sont principalement déterminées par les variations du rendement, que le développement végétatif soit mesuré à la floraison (Figure 7.4A) ou à la vendange (Figure 7.4B). Des résultats similaires ont été rapportés par Sadras and Moran (2013) concernant le rapport feuilles - fruits mesuré après la vendange. Ces résultats montrent l'importance de la compréhension des processus impliqués dans l'élaboration du rendement pour analyser et piloter la formation du rapport feuilles - fruits et la fourniture des ES qui lui sont associés.

7.2 Contrôle de la croissance de la vigne par la régulation de l'activité des puits

7.2.1 La formation des organes est plus sensible au stress hydrique que la photosynthèse

Dans l'expérimentation au champ mobilisée dans les Chapitres 4 et 6, le stress hydrique à la floraison a été identifié comme le principal facteur limitant le rendement et le développement végétatif (Figure 7.5). Les valeurs de potentiel foliaire de base qui ont été observées étaient comprises entre -0.1 et -0.4 MPa (Figure 7.5). De nombreuses études ont montré qu'à de telles valeurs, l'activité photosynthétique de la vigne est très peu affectée (Chaves et al., 2007, 2010; Schultz, 2003; Medrano et al., 2003; Baeza et al., 2007), tandis que le développement végétatif peut être fortement réduit. Ainsi, Baeza et al. (2007) ont observé une forte diminution de la vitesse de croissance des rameaux entre -0.1 et -0.5 MPa (avec une croissance nulle à -0.5 MPa) tandis que la photosynthèse était relativement maintenue sur cette gamme de valeurs. Ces résultats sont cohérents avec de nombreuses études qui ont mis en évidence que les processus de formation des organes étaient plus sensibles au stress hydrique que la photosynthèse (Pellegrino et al., 2006; Lebon et al., 2006; Muller et al., 2011). L'effet du stress hydrique observé dans notre expérimentation a donc été interprété comme un effet sur les processus d'organogénèse et de morphogénèse des organes (feuilles, inflorescences et baies). Cette interprétation est renforcée par la comparaison de l'effet du stress hydrique sur les différents processus étudiés : lorsque ces derniers sont exprimés en pourcentage de la valeur maximale observée, l'effet du stress hydrique n'est pas significativement différent entre les processus (Figure 7.5). Cela renforce l'hypothèse que ce sont les mêmes processus d'organogénèse et de morphogénèse qui sont concernés par l'effet du stress hydrique sur le développement végétatif et l'élaboration du rendement.

7.2.2 Le rendement de la vigne est limité par les puits

L'interprétation qui vient d'être donnée de l'effet du stress hydrique sur le rendement et le développement végétatif de la vigne a pour corollaire la proposition suivante : dans nos conditions expérimentales, la croissance de la vigne a été limitée par les puits. Cela est très marqué pour le rendement. En effet, le modèle développé dans le Chapitre 6 comporte un modèle de prévision du rendement de l'année n en fonction du stress hydrique à la floraison des années n et $n-1$ (Eq. 6.1 et Eq. 6.2). Ce modèle traduit donc l'effet du stress hydrique sur les phases d'organogénèse et de morphogénèse des inflorescences au cours de l'année $n-1$ (Guilpart et al., 2014) et de morphogénèse des baies au cours de l'année n . Or, le rendement simulé à partir de cette équation explique une part très importante du rendement observé ($r^2 = 0.87^{***}$, Figure 4.4). Le rendement de la vigne est donc limité par les puits. Cette situation est également fréquente dans d'autres cultures, notamment les céréales (Bingham et al., 2007a,b; Reynolds et al., 2005, 2009; Miralles and Slafer, 2007), ainsi que chez des plantes sauvages (Körner, 2013). De ce point de vue, l'étude des agroécosystèmes apparaît comme une opportunité intéressante pour tester des hypothèses relevant d'autres champs disciplinaires que l'agronomie. C'est notamment le cas en écologie avec la question de la régulation de la croissance par les puits soulignée par Körner (2013).

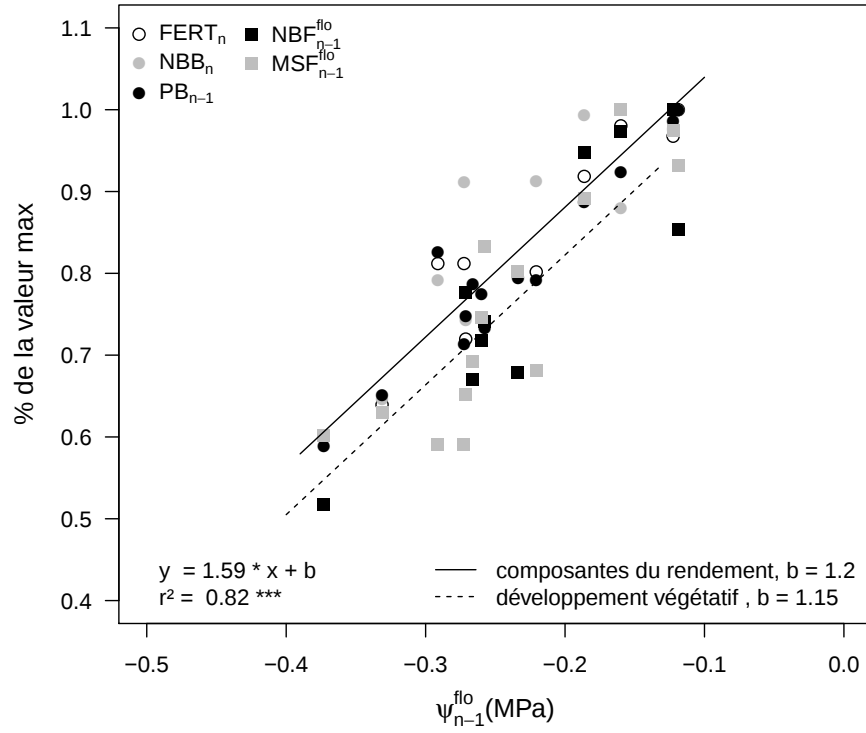


FIGURE 7.5 – Effet du stress hydrique à la floraison sur les composantes du rendement et le développement végétatif de la vigne. Le stress hydrique à la floraison de l'année $n-1$ (Ψ_{n-1}^{flo}) a un impact sur le développement végétatif à la floraison de la même année, mesuré par le nombre total de feuilles par rameau ($\text{NBF}_{n-1}^{\text{flo}}$) ou leur biomasse par rameau ($\text{MSF}_{n-1}^{\text{flo}}$), sur la masse des baies de la même année (PB_{n-1}) ainsi que sur la fertilité des rameaux de l'année n (FERT_n) et sur le nombre de baies par grappes de l'année n (NBB_n). Les valeurs sont exprimées en % de la valeur maximale observée. Une comparaison de l'effet du stress hydrique sur chaque variable a été réalisée par ANCOVA : toutes les pentes sont égales et l'ordonnée à l'origine est significativement différente ($p < 0.05$) entre d'une part les variables liées au développement végétatif ($\text{NBF}_{n-1}^{\text{flo}}$ et $\text{MSF}_{n-1}^{\text{flo}}$) et d'autre part les composantes du rendement (FERT_n , NBB_n , PB_{n-1}).

7.2.3 Quelles conséquences en termes de modélisation des cultures ?

Cette situation a des implications importantes en termes de modélisation des cultures. En effet, les résultats obtenus montrent que les niveaux de stress hydrique en jeu sont faibles ($-0.1 < \Psi < -0.4$ MPa) mais ont un impact important sur le fonctionnement de la vigne : une réduction de Ψ_{n-1}^{flo} de -0.12 à -0.37 MPa a ainsi engendré une réduction de fertilité des rameaux de 36% l'année n (Guilpart et al., 2014). Cela signifie que les modèles de culture développés pour étudier ce type de système doivent (i) être capables de simuler précisément des niveaux de stress hydrique faibles et (ii) n'ont pas besoin d'inclure la photosynthèse comme processus puisque cette dernière n'est pas limitante à ces niveaux de stress. Les modèles de bilan hydrique actuellement utilisés en vigne simulent l'évolution du stock d'eau du sol et en déduisent des indicateurs de stress comme la FTSW (Celette et al., 2010; Pallas et al., 2011; Nendel and Kersebaum, 2004). Si la relation entre le potentiel foliaire de base et la FTSW a été établie, l'incertitude associée à la relation est relativement élevée, notamment pour de faibles valeurs de potentiel de base (Pellegrino et al., 2004). L'utilisation de ce type de modèle dans des cas où la croissance est limitée par les puits demande donc à être évaluée.

7.2.4 Le contrôle de la croissance par la régulation de l'activité des puits est une situation potentiellement très fréquente

Les situations dans lesquelles la croissance de la vigne (rendement et développement végétatif) est pilotée par la régulation de l'activité des puits (organogénèse et morphogénèse) par le stress hydrique sont potentiellement très fréquentes pour plusieurs raisons. Tout d'abord, une part importante du vignoble mondial est concernée par des problèmes de stress hydrique, soit en raison du climat, soit en raison du type de sol. Ainsi, la majorité des surfaces en production au niveau mondial se trouvent dans des climats de type méditerranéen (Jones et al., 2005), et deux tiers des surfaces en production reçoivent un montant de précipitations annuel inférieur à 700 mm (Flexas et al., 2010). Caractérisés par des précipitations irrégulières et concentrées en automne-hiver et des été chauds et secs, les climats de type méditerranéen se caractérisent par un stress hydrique modéré et une température non limitante à la floraison de la vigne, caractéristiques favorables à l'occurrence d'une limitation du rendement par les puits selon les critères énoncés plus haut. De plus, la sensibilité de la photosynthèse au stress azoté étant plus faible que celle du développement végétatif (Chapin, 1991), il est possible de faire l'hypothèse qu'une carence modérée en azote pourrait avoir les mêmes conséquences, ce qui augmente la probabilité d'occurrence d'une limitation par les puits (Celette and Gary, 2013)¹. Les situations caractérisées par un déficit modéré des ressources du sol (eau, azote) sont donc potentiellement concernées une limitation de la croissance par la régulation de l'activité des puits de carbone.

D'une manière générale, la forte détermination du rendement de la vigne par le nombre de grappes (Clingeleffer et al., 2001; Clingeleffer, 2010; Dry, 2000) suggère que la limitation du rendement de la vigne par la régulation de l'activité des puits peut concerner un nombre

1. Ces réflexions ont motivé la mise en place d'une expérimentation en pots (collaboration UMR System - UMR Lepse) dont l'objectif est la quantification de l'effet du stress azoté sur la croissance de la vigne. Cette expérimentation a été suivie en 2012 et 2013 et une publication est en préparation : Metay A., Magnier J., Guilpart N., Christophe A. 2014 Nitrogen supply controls vegetative growth, biomass and nitrogen allocation for *Vitis vinifera* L. cv. Shiraz grown in pots, *en préparation pour une soumission Annals of Botanny*

important de situation viticoles. Des travaux de recherche ayant pour objectif d'étudier la fréquence des situations viticoles concernées par la limitation de la croissance par les puits apparaissent donc nécessaires et pourraient déboucher sur des améliorations notables en termes de prévision précoce du rendement de la vigne.

7.3 Un cadre d'analyse de l'élaboration du rendement orienté vers le pilotage du système de culture

7.3.1 Élaboration d'une composante du rendement

Chaque composante du rendement de la vigne s'élabore sur une période de temps plus ou moins longue. Au sein de cette période, et pour chaque composante, deux phases peuvent être distinguées : (i) une phase de détermination de la valeur maximale de la composante, et (ii) une phase de réalisation totale ou partielle de ce maximum (Figure 7.6). Chacune de ces phases peut être affectée par l'occurrence de facteurs limitants. Si la phase d'élaboration du maximum n'est réduite par aucun facteur limitant, la composante peut atteindre son potentiel déterminé génétiquement. A l'inverse, l'occurrence d'un facteur limitant durant la phase de détermination du maximum limite la valeur finale que pourra atteindre la composante.

L'élaboration des principales composantes du rendement de la vigne peut être décrite par ces deux phases (Figure 7.6). Ainsi, les résultats du Chapitre 4 (Guilpart et al., 2014) ont permis d'identifier la période de détermination de la valeur maximale du nombre d'inflorescences par rameau et du nombre de fleurs par inflorescence (période commune aux deux composantes allant de 400 à 700°Cj après le débourrement de l'année $n-1$) et de quantifier l'effet du stress hydrique et du stress azoté sur la valeur maximale de ces deux composantes. La valeur finale du nombre d'inflorescences par rameau est généralement peu différente de la valeur maximale, sauf dans le cas de problèmes affectant les bourgeons latents (*e.g. primary bud necrosis*, gel) (Dry, 2000) ou lorsqu'un égrappage est pratiqué durant l'année n . La valeur finale du nombre de fleurs par inflorescence dépend de l'étape de formation des fleurs au débourrement de l'année n (Keller and Tarara, 2010; Petrie and Clingeleffer, 2005) et des éventuels avortements de fleurs avant fécondation, notamment au moment de la méiose (Lebon et al., 2008). La détermination du taux de nouaison peut également être découpée en deux phases : la fertilisation des ovules et l'avortement des ovules fécondés. Enfin, la masse maximum d'une baie est déterminé par les divisions cellulaires ayant lieu dans les trois semaines suivant la floraison puis par l'expansion cellulaire jusqu'à la véraison (Ollat et al., 2002; Coombe and McCarthy, 2000), la phase de maturation des baies correspondant à la phase de réalisation totale ou partielle de ce maximum.

7.3.2 Du rendement potentiel au rendement final : adapter les pratiques culturales en fonction des prévisions de récolte

Les dynamiques individuelles d'élaboration de chaque composante du rendement peuvent être intégrées sur l'ensemble du cycle de la vigne. Ainsi, si on considère que le rendement potentiel d'une parcelle est déterminé par le climat, le type de sol, la densité de plantation et le cépage (van Ittersum et al., 2013), alors chaque étape de l'élaboration du rendement (ainsi que

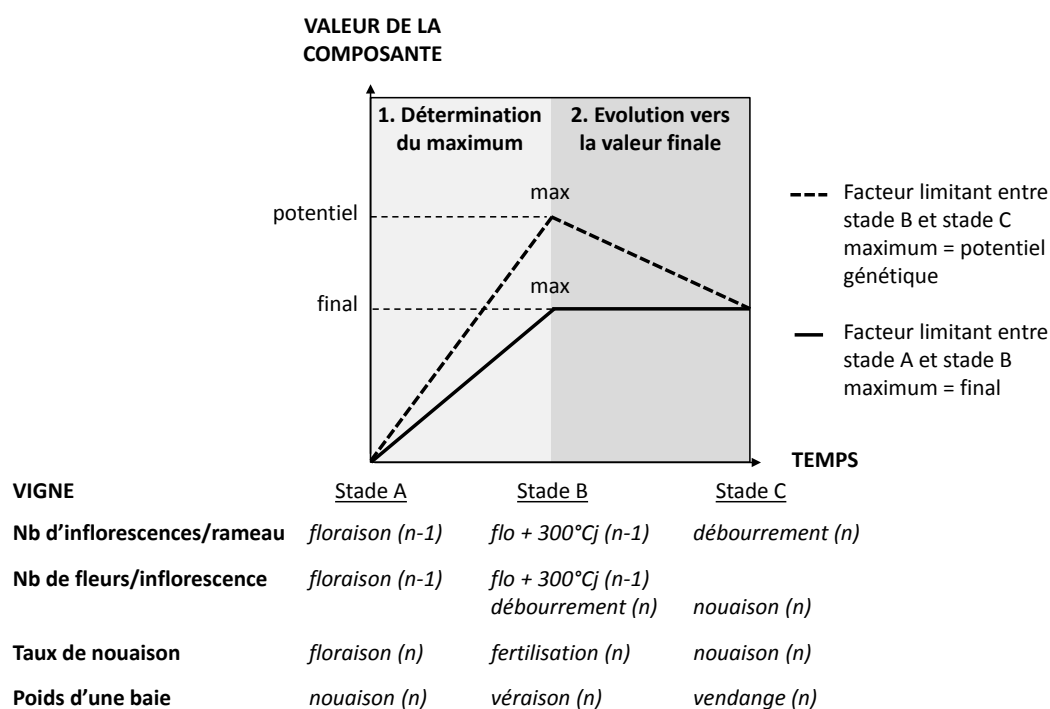


FIGURE 7.6 – L'élaboration d'une composante du rendement se déroule en deux phases : la détermination du maximum et l'évolution du maximum vers la valeur finale. Le graphique indique deux cas : (i) occurrence d'un facteur limitant seulement durant la phase de détermination du maximum (trait plein), dans ce cas la valeur finale est égale à la valeur du maximum, (ii) occurrence d'un facteur limitant seulement durant la phase d'évolution du maximum vers la valeur finale, dans ce cas la valeur maximum qui est atteinte est égale au potentiel génétique de la composante du rendement considérée. Le panneau du bas indique les stades phénologiques délimitant les deux phases de l'élaboration des principales composantes du rendement de la vigne. Les indices $n-1$ et n désignent les deux années de l'élaboration du rendement de la vigne, l'année n étant l'année de production.

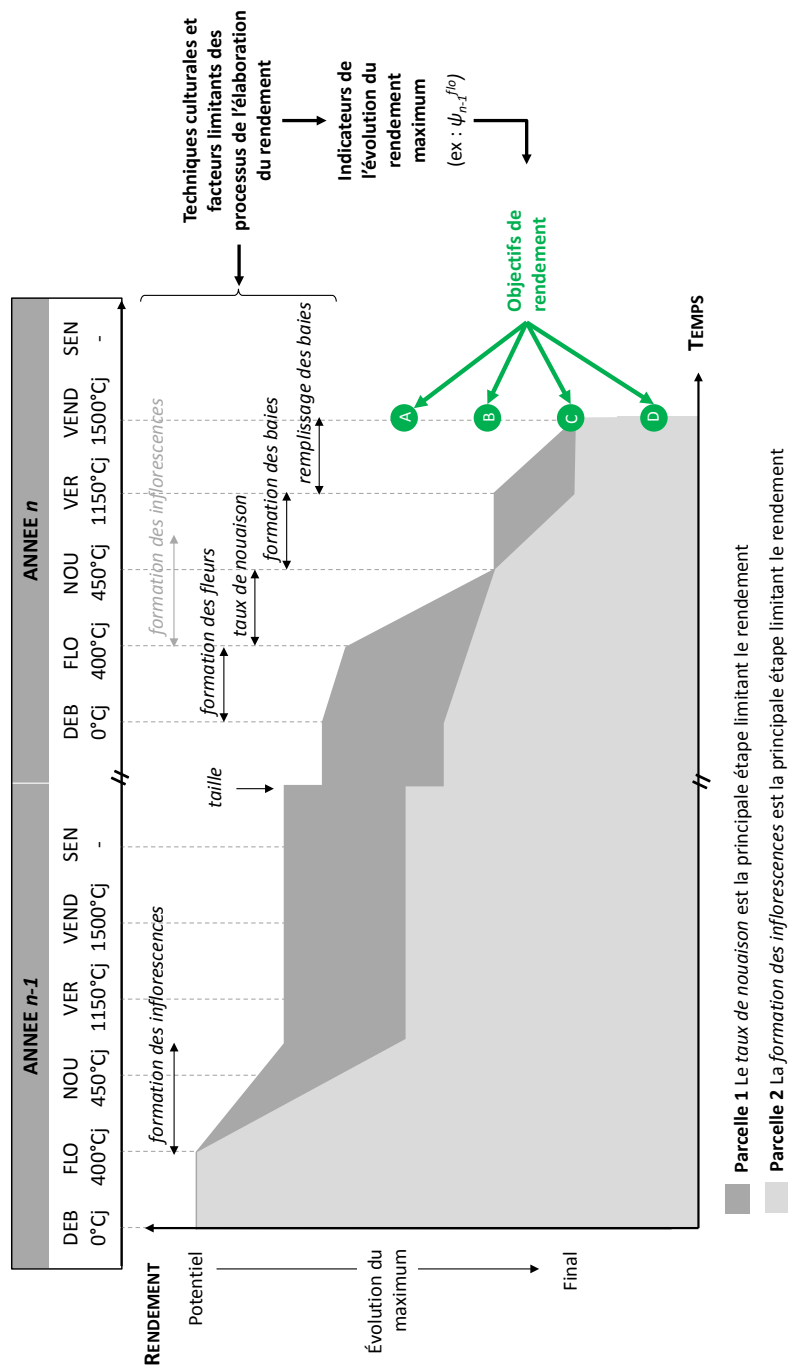


FIGURE 7.7 – Du rendement potentiel au rendement final : l'évolution du maximum comme un indicateur de pilotage du rendement de la vigne. Le rendement potentiel d'une parcelle est défini par le climat, le type de sol, la densité de plantation et le cépage (van Ittersum et al., 2013). Ensuite chaque étape de l'élaboration du rendement, si elle est limitée par l'occurrence d'un facteur limitant, réduit successivement le rendement potentiel à une valeur maximum atteignable à la vendange. Si l'effet des facteurs limitants sur chaque étape de l'élaboration du rendement est connu et quantifié (par exemple : effet du stress hydrique à la floraison de l'année $n-1$ (ψ_{n-1}^{f10}) sur la formation des inflorescences (Guilpart et al., 2014)), alors des indicateurs de l'évolution du rendement maximum peuvent être calculés et confrontés à l'objectif de rendement. Cette confrontation peut être une base pour raisonner l'adaptation des pratiques culturales afin d'atteindre l'objectif de rendement. La Figure représente deux parcelles qui diffèrent par l'intensité de la réduction du maximum associée à chaque étape du rendement et 4 objectifs de rendements, dont deux ne peuvent être atteints (A et B), un est atteint (C) et un dépassé (D). La parcelle 1 représente un cas dans lequel le taux de nouaison est la principale étape limitant le rendement (par exemple dans les vignobles septentrionaux). La parcelle 2 représente un cas dans lequel la formation des inflorescences est la principale étape limitant le rendement (par exemple en climat méditerranéen comme dans notre expérimentation au champ).

certaines pratiques comme la taille) peut successivement, si elle est affectée par l'occurrence d'un facteur limitant, réduire ce potentiel à une valeur maximale atteignable à la vendange. Cette évolution de la valeur maximale du rendement est représentée schématiquement sur la Figure 7.7. Si l'effet des facteurs limitant sur chaque étape de l'élaboration du rendement est connu, alors l'évolution du rendement maximal peut être quantifiée. Les résultats présentés dans le Chapitre 4 ont ainsi permis de quantifier l'effet du stress hydrique sur la formation des inflorescences au cours de l'année $n-1$ et les résultats du Chapitre 6 ont permis de mettre en évidence l'effet du stress hydrique sur la formation des baies.

L'ajustement des pratiques culturales en cours de cycle pour atteindre l'objectif de rendement est réalisé couramment par les viticulteurs. L'ébourgeonnage ou l'égrappage sont par exemple réalisés durant l'année n en fonction du taux de débourrement et du nombre de grappes effectivement observés. L'intensité de ces pratiques est généralement décidée de manière empirique, en fonction de la connaissance qu'a le viticulteur de ses parcelles. C'est également le cas pour la taille hivernale : à Bordeaux, pour compenser un printemps 2013 froid pouvant avoir eu un impact sur la formation des inflorescences, une taille plus longue est conseillée pour augmenter le nombre de rameaux et donc de grappes en 2014². Le cadre conceptuel présenté en Figure 7.7 pourrait constituer une base utile au raisonnement de ces décisions empiriques. Il s'agit, en confrontant l'objectif de rendement au rendement maximum et à son évolution, (i) d'apprécier, en cours de cycle, la possibilité d'atteindre l'objectif de rendement à la vendange, et (ii) de fonder l'ajustement en cours de cycle des pratiques mises œuvre pour atteindre cet objectif (taille, ébourgeonnage, égrappage, irrigation, etc.) sur un diagnostic de l'élaboration du rendement.

Les résultats du Chapitre 4 permettent d'illustrer une partie de cette démarche. L'effet du stress hydrique sur la formation des inflorescences a été quantifié, ce qui constitue la base d'une estimation très précoce, dès la floraison de l'année $n-1$, du rendement maximum de l'année n . Cette information pourrait permettre de stabiliser les rendements par un ajustement de la sévérité de la taille (Dunn, 2005). Ainsi, les années de production excessive pourraient être évitées par une taille hivernale plus sévère, tandis que les années de faible production pourraient être compensées par une taille moins sévère. De plus, l'utilisation du potentiel de base à la floraison comme indicateur du rendement maximum de l'année suivante est une alternative intéressante à la dissection des bourgeons latents réalisée pour évaluer leur fertilité. Les résultats du Chapitre 4 ont ainsi permis d'éclairer l'effet d'un facteur sur une étape de l'élaboration du rendement. La genericité de ce cadre conceptuel pourrait être améliorée en étudiant l'effet d'autres facteurs sur cette étape, notamment la température (Sadras and Moran, 2013; Dunn, 2005) et l'azote (Guilpart et al., 2014; Keller, 2005). La quantification de l'effet des facteurs limitants sur d'autres étapes de l'élaboration du rendement, comme l'effet des conditions climatiques sur le taux de nouaison ou le stress hydrique sur la phase de remplissage des baies (Ginestar et al., 1998a,b), apparaît également nécessaire. Dans tous les cas, la période de la floraison est une période clé dans le cas des tailles courtes car plusieurs étapes importantes de l'élaboration du rendement sont concentrées à ce moment (Figure 7.7).

2. Réussir "La Vigne" n°259, 2013

7.4 L'analyse des compromis entre services écosystémiques comme outil de diagnostic des performances des systèmes de culture

7.4.1 Retour sur la méthode

Les objectifs de durabilité assignés à l'agriculture par la société rendent nécessaire une évaluation des systèmes de culture existants afin de les positionner par rapport à ces objectifs. Cette évaluation permet de repérer les cas dans lesquels les objectifs ne sont pas atteints, puis d'identifier et éventuellement de hiérarchiser les causes de leur échec. Cette étape de diagnostic est un préalable indispensable à la proposition d'améliorations débouchant sur la conception de nouveaux systèmes de culture (Meynard et al., 2001). Elle est toutefois rendue délicate par le fait que les performances des systèmes de culture sont rarement indépendantes les unes des autres (Power, 2010). La méthode d'analyse des relations entre services écosystémiques (ES) mise en œuvre dans le Chapitre 6 nous semble être un moyen de tenir compte de ces interactions entre performances dans une démarche de diagnostic.

L'analyse des relations entre ES a été peu développée en agronomie. Cela nous a conduit à adapter les propositions méthodologiques de Rodríguez et al. (2006) en distinguant les étapes suivantes :

1. définir les ES d'intérêt et les indicateurs du niveau de leur fourniture
2. déterminer expérimentalement le type de relation entre les ES
3. identifier les déterminants des ES et quantifier leurs effets
4. définir l'espace des compromis en fonction des gammes de variation des déterminants
5. analyser les trajectoires possibles dans l'espace des compromis
6. étudier l'effet du climat sur les déterminants des ES
7. étudier l'effet des pratiques culturales sur les déterminants des ES

Les trois premières étapes sont entièrement basées sur des observations et des mesures, tandis que les étapes suivantes nécessitent, en partie au moins, de la modélisation.

7.4.2 Exploration complète de l'espace des compromis et identification de la frontière de Pareto

L'exploration complète de l'espace des compromis est une difficulté rencontrée fréquemment dans les problèmes d'optimisation multicritère (Kennedy et al., 2008; Groot et al., 2010). Or, cette exploration complète de l'espace des compromis représente un enjeu important puisqu'elle permet l'identification de la frontière de Pareto. Cette frontière regroupe l'ensemble des solutions pour lesquelles l'augmentation de la fourniture d'un ES implique forcément la diminution d'un autre ES (Groot and Rossing, 2011). Elle représente ainsi un ensemble de solutions optimales. La distance d'un système de culture à cette frontière permet donc de quantifier la marge d'amélioration de ce système de culture, ce qui est un but de la démarche de diagnostic.

L'étape 4 de la méthode d'analyse des relations entre ES proposée ci-dessus permet d'explorer de manière complète l'espace des compromis, comme cela a été réalisé dans le Chapitre

6. L'espace des compromis est extrapolé à partir (i) de la relation observée entre les ES et leurs déterminants et (ii) de la gamme de variations observée de ces déterminants. Cette méthode présente l'avantage de permettre l'identification de l'espace des compromis à partir d'un nombre relativement faible d'observations. De plus, le respect des gammes de variation observées des déterminants des compromis ($-0.4 < \Psi^{\text{fo}} < -0.1$ MPa dans le Chapitre 6) devrait limiter les risques d'erreurs. Cependant, des expérimentations resteront nécessaires pour valider les situations "extrêmes", *i.e.* aux limites des gammes de variation des déterminants des ES, et donc la réalité de la frontière de Pareto ainsi déterminée.

7.4.3 Intégrer la dimension temporelle : la notion de trajectoire

Dans le cas des cultures pérennes, la dimension temporelle du niveau de fourniture des ES est essentielle. Ainsi, nous avons montré que la variabilité climatique inter-annuelle était un déterminant fort des variations du rapport feuilles - fruits de la vigne et donc des ES qui lui sont associés, et que les variations inter-annuelles de ce rapport feuilles - fruits étaient contraintes par le caractère pérenne de la vigne. Il s'agit donc d'intégrer cette dimension temporelle dans la démarche de diagnostic afin de concevoir des systèmes dont les trajectoires temporelles sont le plus proche possible de la frontière de Pareto (*cf* paragraphe ci-dessus). En effet, cette dernière n'est peut-être pas atteignable de manière stable, comme cela a été montré dans le cas du compromis entre rendement et régulation de l'oïdium dans le Chapitre 6. Il est donc important d'identifier les dynamiques des déterminants des compromis qui génèrent les trajectoires maximisant la fourniture d'ES à long terme.

L'analyse de cette dimension temporelle des relations entre ES est l'objet de l'étape 5 de la démarche proposée ci-dessus. Cette étape repose sur une extrapolation temporelle des relations entre les ES et leurs déterminants : (i) l'effet de séquences temporelles spécifiques des déterminants des ES sur les trajectoires peut être testé (même si ces séquences n'ont pas été observées), et (ii) les propriétés des trajectoires peuvent être étudiées d'un point de vue mathématique si les relations entre les ES et leurs déterminants sont assez simples, comme cela a été le cas dans le Chapitre 6. Cette étape ouvre ensuite la discussion vers l'étude des effets, combinés ou non, du climat et des pratiques culturales sur les trajectoires (voire la partie perspectives à la fin de la discussion générale). Comme dans le cas de l'étape 4, le respect des gammes de variation observées des déterminants des ES devrait limiter les risques d'erreurs, sans exclure toutefois le besoin d'expérimentation pour valider les résultats obtenus par extrapolation.

7.5 Implications pour la conception de systèmes de culture conciliant productivité et réduction de l'usage des pesticides

7.5.1 Caractériser les épidémies pour évaluer l'opportunité de réguler les maladies par le développement végétatif

L'opportunité d'inclure la gestion du développement végétatif et de l'architecture du couvert végétal dans une stratégie de protection phytosanitaire dépend des caractéristiques des épidémies des maladies visées dans la région concernée. L'exemple de l'oïdium est, à ce titre, illustratif. Les résultats du Chapitre 5 montrent que le développement d'une épidémie d'oïdium peut être régulé de manière significative par le développement végétatif de la vigne à conditions que les premiers symptômes d'oïdium soient détectés sur feuilles entre la floraison et la fermeture de la grappe. Les données dont nous disposons ont permis de montrer que, dans la région de Bordeaux, la majorité (68%) des épidémies d'oïdium étaient détectées entre la floraison et la fermeture de la grappe. Dans ce cas, la gestion du développement végétatif de la vigne peut être un levier important de la gestion de l'oïdium. Dans une situation où les épidémies d'oïdium seraient régulièrement détectées avant la floraison, les marges de manœuvres offertes par la gestion du développement végétatif de la vigne seraient beaucoup plus réduites.

A notre connaissance, la distribution de précocité des épidémies d'oïdium n'a pas été caractérisée rigoureusement dans les autres bassins viticoles. Les données collectées dans le cadre de la surveillance biologique du territoire et publiées dans les Bulletin de Santé du Végétal (BSV) pourraient être valorisées dans cet objectif. Cela constituerait une information importante dans l'optique d'évaluer, d'abord à l'échelle des bassins viticoles puis à l'échelle nationale, l'intérêt de la gestion de l'architecture du couvert pour améliorer le contrôle de l'oïdium. Cela apparaît particulièrement judicieux dans le cas des bassins viticoles pour lesquels l'oïdium est un problème important, comme le Languedoc-Roussillon (Molot et al., 2013).

Dans le cas de la pourriture grise (*Botrytis cinerea*), la situation est différente puisque cette maladie concerne principalement la fin du cycle et notamment la période des vendanges. Dans ce cas, la gestion de du développement végétatif de la vigne apparaît de toute façon intéressante puisqu'elle interfère forcément avec la maladie dans le cas où celle-ci est présente (Valdés-Gómez et al., 2008; Calonnec et al., 2013).

7.5.2 Vers des règles de décision phytosanitaires adaptées aux séquences climatiques inter-annuelles

Comme énoncé dans l'introduction générale, la notion de risque est particulièrement importante dans la gestion de la protection des cultures. De ce point de vue, les résultats présentés dans le Chapitre 6 nous semblent apporter des éléments en faveur d'une gestion pluriannuelle de la réduction de l'usage des pesticides en lien avec l'état de développement végétatif et l'architecture du couvert de la vigne. En effet, il a été montré que la réalisation d'un compromis favorable entre rendement et régulation des maladies cryptogamiques dépend de l'occurrence de séquences climatiques particulières. Ainsi une année "humide" ($\Psi^{\text{flo}} = -0.1$ MPa) suivie

d'une année "sèche" ($\Psi^{\text{flo}} = -0.4$ MPa) conduit à un compromis favorable, et inversement. Il est donc possible d'anticiper, dès la floraison de l'année $n-1$, si on se dirige vers un compromis favorable ou défavorable au cours de l'année n . Cette projection peut ensuite être précisée au débourrement de l'année n car le stress hydrique à la floraison est corrélé au niveau de remplissage du stock d'eau du sol au débourrement (Gaudin and Gary, 2012).

Cette information paraît intéressante car il est possible de faire l'hypothèse qu'une réduction des quantités de pesticides utilisés serait moins risquée dans le cas d'un compromis favorable que d'un compromis défavorable. En effet, dans le cas d'un compromis favorable, une meilleure régulation de l'oïdium (éventuellement du botrytis) devrait limiter le risque d'échec du contrôle de la maladie, et un rendement plus élevé devrait rendre moins critique, d'un point de vue économique, la perte d'une partie de la récolte. De plus, les conditions climatiques conduisant à la réalisation d'un compromis défavorable l'année n peuvent également être favorables au développement des maladies l'année n (année n humide). Cela a été le cas en 2012 en Languedoc-Roussillon pour l'oïdium (Molot et al., 2013). Des travaux supplémentaires sont nécessaires pour explorer cette voie, dans l'objectif de formaliser des règles de décisions d'application des traitements phytosanitaires permettant de tirer parti des "bonnes années" (compromis favorables) tout en s'assurant de limiter les risques lors des "mauvaises années" (compromis défavorables).

7.5.3 Piloter le compromis entre rendement et régulation des maladies cryptogamiques

Le pilotage des ES rendus par les agroécosystèmes comprend deux dimensions : une dimension stratégique, à long terme, et une dimension tactique, à court terme. D'un point de vue stratégique, les résultats du Chapitre 5 suggèrent qu'à charge en rameaux égale à l'hectare, augmenter le nombre de rangs de vigne (et donc augmenter la densité de plantation), permettrait de mieux contrôler l'oïdium. En effet, le couvert devrait alors être moins dense alors que la quantité de feuilles à l'hectare ne devrait pas ou peu changer, le nombre de rameaux par hectare en étant le principal déterminant. L'effet "quantité de tissus sensibles" devrait donc être maintenu au même niveau, tandis que l'effet "microclimat du couvert" devrait être diminué. Cependant, l'effet d'une augmentation de la porosité du couvert peut également avoir un effet positif sur les pathogènes dont la dispersion des spores est causée par le vent, comme c'est le cas pour l'oïdium (Calonnec et al., 2013). Cet aspect a peu été étudié dans la littérature et des expérimentations supplémentaires (au champ ou par modélisation) sont donc nécessaires (Burie et al., 2011).

D'un point de vue tactique, l'analyse de l'élaboration du rapport feuilles - fruits de la vigne a permis de mettre en évidence les deux points suivants : (i) le rendement est plus variable que le niveau de développement végétatif et les variations du rendement déterminent donc la majeure partie des variations du rapport feuilles - fruits, et (ii) d'un point de vue chronologique, la majeure partie du rendement s'élabore avant le développement végétatif, au moment de la formation des inflorescences dans les bourgeons latents et au moment de la taille hivernale. Ainsi, le pilotage du rendement semble être le principal levier de pilotage des compromis entre rendement et régulation des maladies cryptogamiques. Cela renforce l'intérêt du cadre conceptuel proposé en Figure 7.7 comme aide au pilotage du rendement.

7.6 Perspectives

7.6.1 Prévisions précoces du rendement de l'année n à partir du potentiel de base à la floraison de l'année $n-1$

Une part importante des résultats de cette thèse est liée au fait que la majeure partie du rendement de la vigne est déterminée lors de la première des deux années au cours desquelles le rendement s'élabore. L'effet des stress sur la formation des inflorescences dans les bourgeons latents est donc un élément essentiel de la compréhension du fonctionnement de la vigne. La quantification de ces effets peut améliorer de manière significative la prévision précoce des rendements, ce qui présente de nombreux avantages en termes d'anticipation et d'organisation de l'activité vitivinicole. Les résultats présentés dans le Chapitre 4 et publiés par Guilpart et al. (2014) ont été obtenus sur deux cépages différents (Syrah et Aranel), mais sur deux parcelles du même îlot. La généralité de ces résultats doit donc être évaluée. Dans cet objectif nous proposons les trois étapes de travail suivantes :

1. **valider les relations entre fertilité des rameaux de l'année n et le potentiel de base à la floraison de l'année $n-1$** Cette première étape vise à valider les relations présentées dans le Chapitre 4 sur une gamme plus étendue de cépages, de type de sols et de conditions climatiques. Elle peut être réalisée soit (i) par la mise en place de suivis dédiés : dans ce cas, les mesures nécessaires sont faciles à mettre en œuvre puisque la mesure du potentiel foliaire de base à la floraison et la mesure du nombre de grappes par rameau suffisent ; soit (ii) par l'utilisation de jeux de données existants. La mesure du potentiel de base est courante en viticulture : le recensement et l'analyse des jeux de données disponibles dans les différentes régions viticoles peut permettre de tester ces relations à moindre frais. Enfin il apparaît également nécessaire de tester ces relations sur des vignes conduites en taille longue, mais dans ce cas, la période de sensibilité des bourgeons latents de rangs supérieur à ceux observés en Chapitre 4 (*i.e.* rangs 1 à 2) devra être réévaluée.
2. **évaluer la capacité prédictive de ces relations sur des jeux de données indépendants** Une fois validées, les relations en question doivent être évaluées sur leur capacité prédictive. Cela doit être réalisé sur des jeux de données indépendants de ceux sur lesquels les relations ont été établies. Les données nécessaires à cette étape peuvent également provenir soit de nouveaux suivis soit de l'exploitation de jeux de données existant, ces derniers pouvant être coupés en deux : une partie servant à l'établissement des relations, l'autre à l'évaluation de la capacité prédictive.
3. **tester la faisabilité d'ajustement de la taille sur la base des prédictions de fertilité des rameaux** Cette étape finale est nécessaire pour évaluer l'intérêt du potentiel foliaire de base à la floraison comme indicateur précoce du rendement maximum servant de base à l'ajustement des pratiques culturales. En effet, des modifications de la sévérité de la taille pourraient engendrer des différences de taux de débourrement et modifier les rapports sources - puits au sein de la plante et affecter par conséquent l'effet attendu. Pour cette étape, la mise en place d'expérimentations spécifiques apparaît nécessaire.

7.6.2 Exploration par modélisation de l'effet du changement climatique et des pratiques culturales sur les compromis entre rendement et régulation des maladies cryptogamiques

De nombreuses études concernant le changement climatique font état d'une augmentation probable de la variabilité climatique inter-annuelle associée à une augmentation de la contrainte hydrique (diminution des précipitations, augmentation de la température) au cours des années à venir (Trnka et al., 2011; Fraga et al., 2013). Or, nous avons montré que la variabilité climatique inter-annuelle est un déterminant fort des variations du rapport feuilles - fruits de la vigne. La stabilité inter-annuelle de la fourniture des ES liés au rapport feuilles - fruits, dont font partie le rendement, certains paramètres de qualité des baies et la régulation des maladies cryptogamiques, est donc susceptible d'être modifiée par ces effets du changement climatique. Le modèle développé dans le Chapitre 6 ouvre des perspectives pour l'étude des effets climatiques sur la fourniture des ES liés au rapport feuilles - fruits et des possibilités de pilotage offertes par l'adaptation des pratiques culturales, illustrées ci-dessous.

1. **Effet de la variabilité climatique inter-annuelle sur le compromis entre rendement et régulation de l'oïdium** Sous l'hypothèse que la variabilité climatique inter-annuelle se traduit par une variabilité inter-annuelle du potentiel de base à la floraison, il est possible d'étudier l'effet de la variabilité climatique sur le compromis entre le rendement de la vigne et la régulation de l'oïdium. Ainsi, la Figure 7.8 montre que la fréquence d'occurrence des compromis favorables entre ces deux services augmente avec la variabilité climatique autant que la fréquence d'occurrence des compromis défavorables. Ce type d'analyse pourrait donc être réalisée sur des séquences climatiques projetées par les modèles dans le cas de différents scénarios de changement climatiques. L'effet d'une augmentation du déficit hydrique pourrait également être étudié en couplant une diminution de la moyenne du potentiel foliaire de base à la floraison à l'augmentation de sa variabilité présentée en Figure 7.8.
2. **Évaluer les possibilités de pilotage** Un autre point de vue peut être adopté en étudiant les marges de manœuvre que pourrait permettre un pilotage précis du stress hydrique à floraison. La Figure 7.9 présente ainsi quatre trajectoires incluant la réalisation d'un compromis favorable entre rendement et régulation de l'oïdium. Parmi ces trajectoires, trois évitent tout compromis défavorable. Cependant, la seule trajectoire réalisant un compromis défavorable est aussi celle dont le temps de retour à un compromis favorable est le plus court. Ainsi cette figure montre que plus le temps de retour à un compromis favorable est court, plus la trajectoire inclut la réalisation fréquente de compromis défavorable. Cependant ces trajectoires restent théoriques, mais possibles, et la faisabilité technique du pilotage qu'elles supposent reste à tester expérimentalement.

Les Figures 7.8 et 7.9 ont été présentées à titre d'illustration des perspectives d'utilisation du type de modèle développé dans le Chapitre 6 et ne constituent pas des exemples aboutis. Un des intérêts de ce type d'approche nous semble résider dans le fait de pouvoir identifier des dynamiques de l'état du milieu (des ressources) favorables ou non à la fourniture des services écosystémiques attendus et de discuter des possibilités d'atteindre ces dynamiques par un pilotage adapté en fonction de la variabilité climatique.

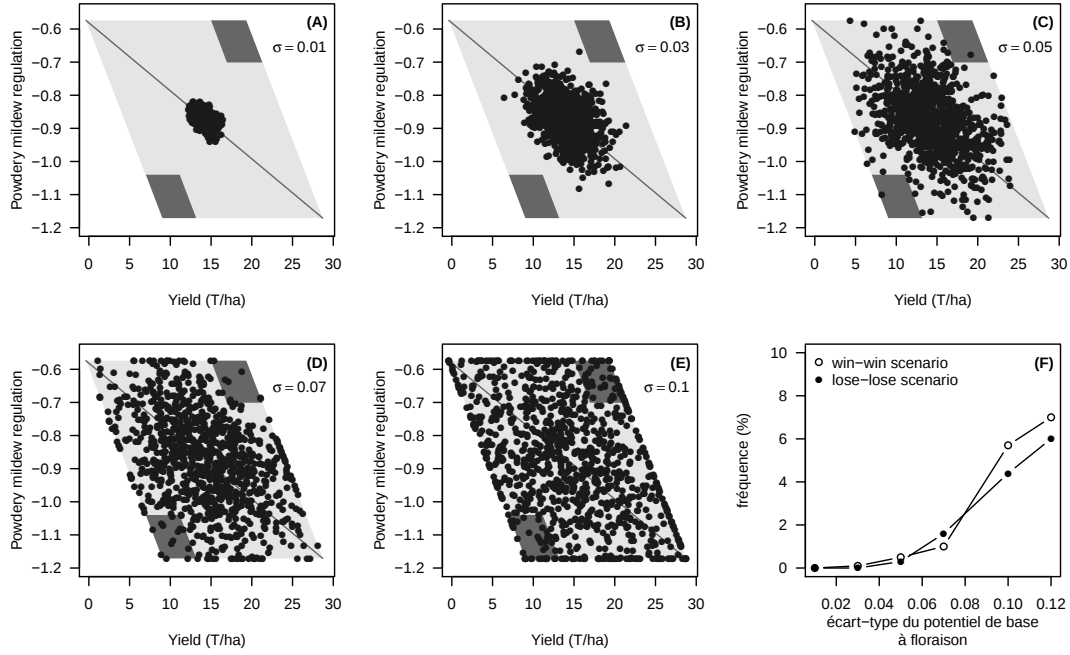


FIGURE 7.8 – La variabilité du potentiel de base à la floraison détermine la fréquence d'occurrence de compromis favorables et défavorables entre rendement de la vigne et régulation de l'oïdium. Powdery mildew regulation : indicateur du niveau de régulation de l'oïdium par l'architecture du couvert exprimé par $-\text{MSF}^{\text{flo}}$ où MSF^{flo} est la biomasse de feuilles à floraison en t ha^{-1} . L'impact de la variabilité du potentiel de base à la floraison sur la fréquence de réalisation des compromis favorables (zone gris foncée en haut à droite de l'espace des compromis) et défavorables (zone gris foncée en bas à gauche de l'espace des compromis) a été étudiée. Pour cela, six séquences de Ψ^{flo} de 1000 ans ont été générées aléatoirement, selon une loi normale de moyenne $m = -0.25$ (MPa) et d'écart-type $\sigma \in [0.01, 0.03, 0.05, 0.07, 0.1, 0.12]$ définissant les six séquences. Ensuite le modèle présenté dans le Chapitre 6 (Eq. 6.1 and Eq. 6.2) a été utilisé pour calculer la trajectoire de chaque séquence dans l'espace des compromis (gris clair) et la fréquence d'occurrence des compromis favorables ("win-win" scenarios) et défavorables ("lose-lose" scenarios) a été calculée (F). Les cinq premières séquences sont représentées sur les graphiques (A) à (E).

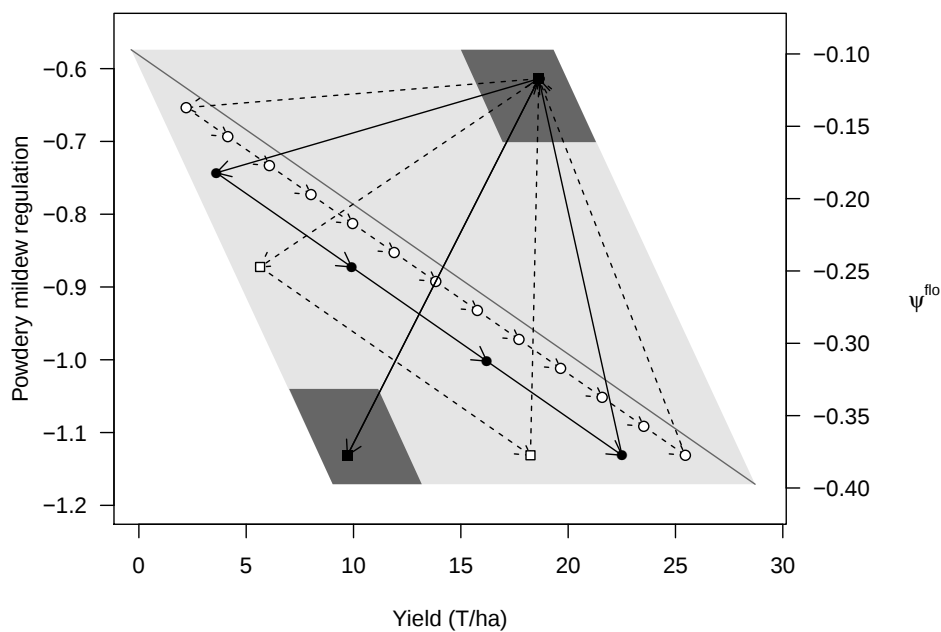


FIGURE 7.9 – Des trajectoires théoriques permettent d’atteindre les zones de compromis favorables entre le rendement de la vigne et la régulation de l’oïdium tout en évitant les zones de compromis défavorables. Ψ^{flo} : potentiel foliaire de base à la floraison (MPa). Yield : rendement de la vigne en t ha^{-1} . Powdery mildew regulation : indicateur du niveau de régulation de l’oïdium par le développement végétatif et l’architecture du couvert, exprimé par $-\text{MSF}^{\text{flo}}$ où MSF^{flo} est la biomasse de feuilles à floraison en t ha^{-1} . Quatre trajectoires théoriques sont représentées (chaque point représente une année) : elles passent toutes par la zone des meilleurs compromis (gris foncé en haut à droite). Plus le temps de retour dans la zone de compromis favorables est court, plus la trajectoire s’approche de la zone de compromis défavorables (gris foncé en bas à gauche). Les trajectoires ont été identifiées à l’aide du modèle présenté dans le Chapitre 6 (Eq. 6.1 and Eq. 6.2). En raison de la relation linéaire qui relie ces deux variables, un niveau de régulation de l’oïdium (axe des ordonnées à gauche du graphique) correspond à un niveau de stress hydrique représenté par le potentiel foliaire de base à la floraison (axe des ordonnées à droite du graphique). Il est donc possible de lire la séquence de stress hydrique à floraison associée à chaque trajectoire. DEB : débourrement. FLO : floraison. NOU : nouaison. VER : véraison. VEND : vendange. SEN : sénescence.

Pour aller plus loin

Les résultats obtenus dans cette thèse ont permis de mettre en évidence des caractéristiques du comportement de la vigne qui sont directement liées à son caractère pérenne et qui prennent toute leur importance lorsque la variabilité climatique inter-annuelle est forte. L'instabilité inter-annuelle du rapport feuilles-fruits et donc des services écosystémiques qu'il détermine est à ce titre un résultat majeur de ce travail. De nombreux processus physiologiques et de nombreux facteurs (climat, pratiques) sont impliqués dans la formation de ce rapport feuilles-fruits au cours des deux années qui le déterminent. Il est remarquable que ce comportement, qui paraît *a priori* être le résultat d'interactions complexes, ait pu être décrit dans nos conditions par un indicateur aussi simple que le potentiel foliaire de base à la floraison. La possibilité d'atteindre un tel niveau de simplification est-elle une particularité du système étudié ici, une "anomalie de notre cas d'étude", ou une propriété générale des agroécosystèmes? Cette question nous paraît être d'un intérêt agronomique fort, à la fois théorique et pratique, une représentation simple du fonctionnement des agroécosystèmes pouvant présenter de nombreux avantages vis-à-vis de leur pilotage. Un des intérêts de ce travail de thèse est d'avoir montré, au moins dans nos conditions expérimentales, qu'une telle simplification est possible.

Cinquième partie

Références bibliographiques

Bibliographie

- Adger, W. N. (2006). Vulnerability. *Global Environmental Change*, 16(3) :268–281.
- Aerts, R. and Chapin, F. S. (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited : a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in ecological research*, 30 :1–67.
- Agrios, G. (2005). *Plant Pathology*. Academic Press.
- Allen, R., Pereira, L., Raes, D., and Smith, M. (1998). Crop evapotranspiration-Guidelines for computing crop water requirements. *FAO irrigation and drainage, Rome*, 56.
- Alleweldt, G. and Hofäcker, W. (1975). Influence of environmental factors on bud burst inflorescences fertility and shoot growth of vines. *Vitis*, 14 :103–115.
- Ando, K., Grumet, R., Terpstra, K., and Kelly, J. D. (2007). Manipulation of plant architecture to enhance crop disease control. *CAB Reviews*, 2(26) :1–8.
- Andrивon, D., Giorgetti, C., Baranger, A., Calonnec, A., Cartolaro, P., Faivre, R., Guyader, S., Lauri, P. E., Lescourret, F., Parisi, L., Ney, B., Tivoli, B., and Sache, I. (2013). Defining and designing plant architectural ideotypes to control epidemics ? *European Journal of Plant Pathology*, 135(3) :611–617.
- Antcliff, A. (1965). A comparison of cropping levels in the Sultana. *Vitis*, 5 :1–9.
- Araujo, F. and Williams, L. E. (1988). Dry matter and nitrogen partitioning and root growth of young field-grown Thompson Seedless grapevines. *Vitis*, 27 :21–32.
- Araujo, F., Williams, L. E., and Matthews, M. A. (1995). A comparative study of young ‘ Thompson Seedless ’ grapevines (*Vitis vinifera* L .) under drip and furrow irrigation . II . Growth , water use efficiency and nitrogen partitioning. *Scientia Horticulturae*, 60 :251–265.
- Aubertot, J.-N., Barbier, J.-M., Carpentier, A., Gril, J.-J., Guichard, L., Lucas, P., Savary, S., and Voltz, M. (2005). Pesticides, agriculture et environnement. Réduire l’utilisation des pesticides et limiter leurs impacts environnementaux. Rapport d’Expertise scientifique collective. Technical report, Inra - Cemagref, France.

-
- Austin, C., Grove, G., Meyers, J., and Wilcox, W. (2011). Powdery mildew severity as a function of canopy density : Associated impacts on sunlight penetration and spray coverage. *American Journal of Enology and Viticulture*, 62(1) :23–31.
- Austin, C. and Wilcox, W. (2012). Effects of Sunlight Exposure on Grapevine Powdery Mildew Development. *Phytopathology*, 102(9) :857–866.
- Baeza, P., Sánchez-de Miguel, P., Centeno, A., Junquera, P., Linares, R., and Lissarrague, J. R. (2007). Water relations between leaf water potential, photosynthesis and agronomic vine response as a tool for establishing thresholds in irrigation scheduling. *Scientia Horticulturae*, 114(3) :151–158.
- Baldwin, J. (1966). Dormancy and time of bud burst in the Sultana vine. *Australian Journal of Agricultural Research*, 17 :55–68.
- Barbagallo, M. G., Guidoni, S., and Hunter, J. J. (2011). Berry Size and Qualitative Characteristics of *Vitis vinifera* L. cv. Syrah. *South African Journal of Enology and Viticulture*, 32(1) :129–136.
- Barthélémy, D. and Caraglio, Y. (2007). Plant architecture : a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of botany*, 99(3) :375–407.
- Belaygue, C., Wery, J., Cowan, A., and Tardieu, F. (1996). Contribution of leaf expansion, rate of leaf appearance, and stolon branching to growth of plant leaf area under water deficit in white clover. *Crop science*, 36(5) :1240–1246.
- Bell, S.-J. and Henschke, P. A. (2005). Implications of nitrogen nutrition for grapes , fermentation and wine. *Australian Journal Of Grape And Wine Research*, 11 :242–295.
- Bennett, E. M., Peterson, G. D., and Gordon, L. J. (2009). Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology letters*, 12(12) :1394–404.
- Bingham, I. J., Blake, J., Foulkes, M. J., and Spink, J. (2007a). Is barley yield in the UK sink limited ? I. Post-anthesis radiation interception, radiation-use efficiency and source-sink balance. *Field Crops Research*, 101(2) :198–211.
- Bingham, I. J., Blake, J., Foulkes, M. J., and Spink, J. (2007b). Is barley yield in the UK sink limited ? II. Factors affecting potential grain size. *Field Crops Research*, 101(2) :212–220.
- Bissuel-Belaygue, C., Cowan, A., Marshall, A., and Wery, J. (2002a). Reproductive Development of White Clover (*Trifolium repens* L.) is Not Impaired by a Moderate Water Deficit That Reduces Vegetative Growth : I. Inflorescence, Floret, and Ovule Production. *Crop Science*, 42(2) :406–414.
- Bissuel-Belaygue, C., Cowan, A., Marshall, A., and Wery, J. (2002b). Reproductive development of white clover (*Trifolium repens* L.) is not impaired by a moderate water deficit that reduces vegetative growth : II. fertilization efficiency and fruit set. *Crop science*, 42(2) :414–422.

-
- Bozdogan, H. (1987). Model selection and akaike's information criterion (AIC) : the general theory and its analytical extensions. *Psychometrika*, 52(3) :345–370.
- Burie, J., Langlais, M., and Calonnec, A. (2011). Switching from a mechanistic model to a continuous model to study at different scales the effect of vine growth on the dynamic of a powdery mildew epidemic. *Annals of Botany*, 107 :885–895.
- Butault, J., Dedryver, C., Gary, C., Guichard, L., Jacquet, F., Meynard, J., Nicot, P., Pitrat, M., Reau, R., Sauphanor, B., Savini, I., and Volay, T. (2010). Synthèse du rapport de l'étude Ecophyto R&D : Quelles voies pour réduire l'usage des pesticides? Technical report, INRA.
- Buttrose, M. (1970). Fruitfulness in grapevines : the response of different cultivars to light, temperature and day length. *Vitis*, 9 :121–125.
- Buttrose, M. (1974a). Climatic factors and fruitfulness in grapevines. *Horticultural Abstracts*, 44(6) :319–326.
- Buttrose, M. (1974b). Fruitfulness in grapesvines : Effects of water stress. *Vitis*, 12 :299–305.
- Calonnec, A., Burie, J.-B., and Langlais, M. (2013). Impacts of plant growth and architecture on pathogen processes and their consequences for epidemic behaviour. *European Journal of Plant Pathology*, 135(3) :479–497.
- Calonnec, A., Cartolaro, P., and Chadoeuf, J. (2009). Highlighting features of spatiotemporal spread of powdery mildew epidemics in the vineyard using statistical modeling on field experimental data. *Phytopathology*, 99(4) :411–22.
- Calonnec, A., Cartolaro, P., Deliere, L., and Chadoeuf, J. (2006). Powdery mildew on grapevine : the date of primary contamination affects disease development on leaves and damage on grape. In *IOBC/WPRS Bulletin*, volume 29, pages 67–73.
- Calonnec, A., Cartolaro, P., Naulin, J.-M., Bailey, D., and Langlais, M. (2008). A host-pathogen simulation model : powdery mildew of grapevine. *Plant Pathology*, 57(3) :493–508.
- Calonnec, A., Cartolaro, P., Poupot, C., Dubourdieu, D., and Darriet, P. (2004). Effects of *Uncinula necator* on the yield and quality of grapes (*Vitis vinifera*) and wine. *Plant Pathology*, 53(4).
- Calonnec, A., Jolivet, J., Cartolaro, P., and Schnee, S. (2010). Effect of the grapevine growth on the dynamics of a powdery mildew epidemic : field trials and simulations. In *6th international workshop of grapevine downy and powdery mildew*, number Figure 1, pages 95–98.
- Carbonneau, A., Deloire, A., and Jaillard, B. (2007). *La vigne : physiologie, terroir, culture*. DUNOD.
- Carmona, M. J., Chaïb, J., Martínez-Zapater, J. M., and Thomas, M. R. (2008). A molecular genetic perspective of reproductive development in grapevine. *Journal of experimental botany*, 59(10) :2579–96.
- Carroll, J. E. and Wilcox, W. F. (2003). Effects of humidity on the development of grapevine powdery mildew. *Phytopathology*, 93(9) :1137–44.

-
- Celette, F. (2007). *Dynamique des fonctionnements hydrique et azoté dans une vigne enherbée sous le climat méditerranéen*. PhD thesis, Montpellier SupAgro.
- Celette, F., Findeling, A., and Gary, C. (2009). Competition for nitrogen in an unfertilized intercropping system : The case of an association of grapevine and grass cover in a Mediterranean climate. *European Journal of Agronomy*, 30(1) :41–51.
- Celette, F. and Gary, C. (2013). Dynamics of water and nitrogen stress along the grapevine cycle as affected by cover cropping. *European Journal of Agronomy*, 45 :142–152.
- Celette, F., Gaudin, R., and Gary, C. (2008). Spatial and temporal changes to the water regime of a Mediterranean vineyard due to the adoption of cover cropping. *European Journal of Agronomy*, 29(4) :153–162.
- Celette, F., Ripoche, A., and Gary, C. (2010). WaLIS - A simple model to simulate water partitioning in a crop association : The example of an intercropped vineyard. *Agricultural Water Management*, 97(11) :1749–1759.
- Celette, F., Wery, J., Chantelot, E., Celette, J., and Gary, C. (2005). Belowground interactions in a vine (*Vitis vinifera* L.)-tall fescue (*Festuca arundinacea* Shreb.) intercropping system : water relations and growth. *Plant and Soil*, 276(1/2).
- Chapin, F. S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual reviews of Ecology and systematics*, 11 :233–260.
- Chapin, F. S. (1991). Integrated responses of plants to stress. *BioScience*, 41(1) :29–36.
- Chaves, M., Santos, T., Souza, C., Ortuño, M., Rodrigues, M., Lopes, C., Maroco, J., and Pereira, J. (2007). Deficit irrigation in grapevine improves water-use efficiency while controlling vigour and production quality. *Annals of Applied Biology*, 150(2) :237–252.
- Chaves, M. M., Zarrouk, O., Francisco, R., Costa, J. M., Santos, T., Regalado, a. P., Rodrigues, M. L., and Lopes, C. M. (2010). Grapevine under deficit irrigation : hints from physiological and molecular data. *Annals of botany*, 105(5) :661–76.
- Cheng, L., Xia, G., and Bates, T. (2004). Growth and Fruiting of Young "Concord" Grapevines in Relation to Reserve Nitrogen and Carbohydrates. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 129(5) :660–666.
- Chloupek, O., Hrstkova, P., and Schweigert, P. (2004). Yield and its stability, crop diversity, adaptability and response to climate change, weather and fertilisation over 75 years in the Czech Republic in comparison to some European. *Field Crops Research*, 85(2-3) :167–190.
- Christensen, P. (1984). Nutrient level comparisons of leaf petioles and blades in twenty-six grape cultivars over three years (1979 through 1981). *American Journal of Enology and Viticulture*, 35(3) :124–133.
- Clerjeau, M. (2005). La vigne. In Jean-Noël, A., Barbier, J.-M., Carpentier, A., Gril, J.-J., Guichard, L., Lucas, P., Savary, S., and Voltz, M., editors, *Pesticides, agriculture et environnement. Réduire l'utilisation des pesticides et limiter leurs impacts environnementaux. Rapport d'Expertise scientifique collective*. Inra - Cemagref, France.

-
- Clingeleffer, P. (2010). Plant management research : status and what it can offer to address challenges and limitations. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16 :25–32.
- Clingeleffer, P. R., Dunn, G., Krstic, M., and Martin, S. (2001). Crop Development , Crop Estimation and Crop Control to Secure Quality and Production of Major Wine Grape Varieties. Technical Report September, CSIRO and NRE - Project Number : CSH 96.
- Coombe, B. and McCarthy, M. (2000). Dynamics of grape berry growth and physiology of ripening. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 6(2) :131–135.
- Coombe, B. G. (1995). Adoption of a system for identifying grapevine growth stages. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 1(1995) :104–110.
- Cramer, G. R., Van Sluyter, S. C., Hopper, D. W., Pascovici, D., Keighley, T., and Haynes, P. a. (2013). Proteomic analysis indicates massive changes in metabolism prior to the inhibition of growth and photosynthesis of grapevine (*Vitis vinifera* L.) in response to water deficit. *BMC plant biology*, 13(1) :49.
- Davy, A. (2007). Le programme OPTIDOSE : optimisation agronomique et environnementale de la pulvérisation. In *Euroviti 2007*, pages 157–162.
- de Groot, R. S., Wilson, M. a., and Boumans, R. M. (2002). A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics*, 41(3) :393–408.
- Dokoozlian, N. K. (2000). Grape Berry Growth and Development. In Christensen, L., editor, *Raisin production manual*, pages 30–37. UCANR Publications.
- Dosio, G. a. a., Rey, H., Lecoeur, J., Izquierdo, N. G., Aguirrezábal, L. a. N., Tardieu, F., and Turc, O. (2003). A whole-plant analysis of the dynamics of expansion of individual leaves of two sunflower hybrids. *Journal of experimental botany*, 54(392) :2541–52.
- Doster, M. A. and Schnathorst, W. C. W. C. (1985). Effects of leaf maturity and cultivar resistance on development of the powdery mildew fungus on grapevines. *Phytopathology*, 75(3).
- Dry, P. (2000). Canopy management for fruitfulness. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 6 :109–115.
- Dunn, G. and Martin, S. (2007). A functional association in *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon between the extent of primary branching and the number of flowers formed per inflorescence. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 13 :95–100.
- Dunn, G. M. (2005). Factors that control flower formation in grapevines. In *Australian society for Viticulture and Oenology Workshop Proceedings*, pages 11–18, Mildura, Australia. Australian society for Viticulture and Oenology.
- Dunn, G. M. and Martin, S. R. (2000). Do temperature conditions at budburst affect flower number in *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon? *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 6 :116–124.

-
- Duru, M., Adam, M., Cruz, P., Martin, G., Ansquer, P., Ducourtieux, C., Jouany, C., Theau, J., and Viegas, J. (2009). Modelling above-ground herbage mass for a wide range of grassland community types. *Ecological Modelling*, 220(2) :209–225.
- Erickson, R. (1976). Modeling of plant growth. *Annual Review of Plant Physiology*, 27 :407–434.
- Escolà, A., Rosell-Polo, J., Planas, S., Gil, E., Pomar, J., Camp, F., Llorens, J., and Solanelles, F. (2013). Variable rate sprayer. Part 1 – Orchard prototype : Design, implementation and validation. *Computers and Electronics in Agriculture*, 95 :122–135.
- Esposito Vinzi, V., Trinchera, L., Squillacciotti, S., and Tenenhaus, M. (2008). REBUS-PLS : A response-based procedure for detecting unit segments in PLS path modelling. *Applied Stochastic Models in Business and Industry*, 24 :439–458.
- Evans, K., Crisp, P., and Scott, E. (2006). Applying spatial information in a whole-of-block experiment to evaluate spray programs for powdery mildew in organic viticulture. In *5th international workshop of grapevine downy and powdery mildew*, pages 169–171.
- Ezzili, B. (1993). Modification du programme floral après la mise en place des inflorescences dans les bourgeons latents principaux chez *Vitis vinifera* L. *Bulletin de L'O.I.V.*, 16 :5–17.
- Fabre, F., Plantegenest, M., and Yuen, J. (2007). Financial benefit of using crop protection decision rules over systematic spraying strategies. *Phytopathology*, 97(11) :1484–90.
- Fawcett, T. (2006). An introduction to ROC analysis. *Pattern Recognition Letters*, 27(8) :861–874.
- Feechan, A., Anderson, C., Torregrosa, L., Jermakow, A., Mestre, P., Wiedemann-Merdinoglu, S., Merdinoglu, D., Walker, A. R., Cadle-Davidson, L., Reisch, B., Aubourg, S., Bentahar, N., Shrestha, B., Bouquet, A., Adam-Blondon, A.-F., Thomas, M. R., and Dry, I. B. (2013). Genetic dissection of a TIR-NB-LRR locus from the wild North American grapevine species *Muscadinia rotundifolia* identifies paralogous genes conferring resistance to major fungal and oomycete pathogens in cultivated grapevine. *The Plant Journal*, 76(4) :661–74.
- Ficke, A., Gadoury, D. M., and Seem, R. C. (2002). Ontogenic Resistance and Plant Disease Management : A Case Study of Grape Powdery Mildew. *The American Phytopathological Society*, 92(6) :671–675.
- Ficke, A., Gadoury, D. M., Seem, R. C., and Dry, I. B. (2003). Effects of Ontogenic Resistance upon Establishment and Growth of *Uncinula necator* on Grape Berries. *Phytopathology*, 93(5) :556–63.
- Flexas, J., Galmés, J., Gallé, A., Gulias, J., Pou, A., Ribas-Carbo, M., Tomàs, M., and Medrano, H. (2010). Improving water use efficiency in grapevines : potential physiological targets for biotechnological improvement. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16 :106–121.
- Fournier, C. (2000). Dynamics of the Elongation of Internodes in Maize (*Zea mays* L.) : Analysis of Phases of Elongation and their Relationships to Phytomer Development. *Annals of Botany*, 86(3) :551–563.

-
- Fraga, H., Malheiro, a. C., Moutinho-Pereira, J., and Santos, J. a. (2013). Future scenarios for viticultural zoning in Europe : ensemble projections and uncertainties. *International Journal of Biometeorology*, 57(6) :909–925.
- Gadoury, D., Cadle-Davidson, L., Wilcox, W. F., Dry, I., Seem, R. C., and Milgroom, M. (2012). Grapevine powdery mildew (*Erysiphe necator*) : a fascinating system for the study of the biology, ecology and epidemiology of an obligate biotroph. *Molecular plant pathology*, 13(1) :1–16.
- Gadoury, D., Seem, R., Pearson, R., Wilcox, W. F., and Dunst, R. (2001). Effects of powdery mildew on vine growth, yield, and quality of Concord grapes. *Plant Disease*, 85(2) :137–140.
- Gadoury, D. M., Seem, R. C., Ficke, A., and Wilcox, W. F. (2003). Ontogenic resistance to powdery mildew in grape berries. *Phytopathology*, 93(5) :547–55.
- Gallopin, G. C. (2006). Linkages between vulnerability, resilience, and adaptive capacity. *Global Environmental Change*, 16(3) :293–303.
- Gardebroek, C. (2006). Comparing risk attitudes of organic and non-organic farmers with a Bayesian random coefficient model. *European Review of Agricultural Economics*, 33(4) :485–510.
- Gastal, F. and Lemaire, G. (2002). N uptake and distribution in crops : an agronomical and ecophysiological perspective. *Journal of experimental botany*, 53(370) :789–99.
- Gaudillere, J. P., Chantelot, E., Soyer, J. P., Molot, C., and Milin, S. (2003). Leaf and must nitrogen content two complementary indicators of grapevine nitrogen status. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin*, 37(2).
- Gaudin, R. and Gary, C. (2012). Model-based evaluation of irrigation needs in Mediterranean vineyards. *Irrigation Science*, 30(5) :449–459.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W. W., Emmerson, M., Morales, M. B., Ceryngier, P., Liira, J., Tscharntke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L. W., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J. J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P. W., and Inchausti, P. (2010). Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology*, 11(2) :97–105.
- Gent, D. H., De Wolf, E., and Pethybridge, S. J. (2011). Perceptions of risk, risk aversion, and barriers to adoption of decision support systems and integrated pest management : an introduction. *Phytopathology*, 101(6) :640–3.
- Gent, D. H., Mahaffee, W. F., McRoberts, N., and Pfender, W. F. (2013). The use and role of predictive systems in disease management. *Annual review of phytopathology*, 51 :267–89.
- Gifford, R. M. and Evans, L. T. (1981). Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Annual Review of Plant Physiology*, 32 :485–509.

-
- Gil, E., Llorens, J., Llop, J., Fàbregas, X., Escolà, a., and Rosell-Polo, J. (2013). Variable rate sprayer. Part 2 – Vineyard prototype : Design, implementation, and validation. *Computers and Electronics in Agriculture*, 95 :136–150.
- Ginestar, C., Eastham, J., Gray, S., and Iland, P. (1998a). Use of sap-flow sensors to schedule vineyard irrigation. I. Effects of post-veraison water deficits on water relations, vine growth, and yield of Shiraz grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture*, 49(4) :413–421.
- Ginestar, C., Eastham, J., Gray, S., and Iland, P. (1998b). Use of sap-flow sensors to schedule vineyard irrigation. II. Effects of post-veraison water deficits on composition of Shiraz grapes. *American Journal of Enology and Viticulture*, 49(4) :421–428.
- Gonzalez-Dugo, V., Durand, J.-L., and Gastal, F. (2010). Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, page 16.
- Groot, J. C. J., Jellema, A., and Rossing, W. A. (2010). Designing a hedgerow network in a multifunctional agricultural landscape : Balancing trade-offs among ecological quality, landscape character and implementation costs. *European Journal of Agronomy*, 32(1) :112–119.
- Groot, J. C. J. and Rossing, W. A. H. (2011). Model-aided learning for adaptive management of natural resources : an evolutionary design perspective. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(6) :643–650.
- Guillou, M., Guyomard, H., Huyghe, C., and Peyraud, J.-l. (2013). Vers des agricultures doublement performantes pour concilier compétitivité et respect de l ’ environnement. Technical report, Agreenium.
- Guilpart, N., Metay, A., and Gary, C. (2014). Grapevine bud fertility and number of berries per bunch are determined by water and nitrogen stress around flowering in the previous year. *European Journal of Agronomy*, 54 :9–20.
- Halsall, C., Bailey, R., Stern, G., Barrie, L., Fellin, P., Muir, D., Rosenberg, B., Rovinsky, F., Kononov, E., and Pastukhov, B. (1998). Multi-year observations of organohalogen pesticides in the Arctic atmosphere. *Environmental Pollution*, 102(1) :51–62.
- Hanke, M., Flachowsky, H., Peil, A., and Hättasch, C. (2007). No flower no fruit—genetic potentials to trigger flowering in fruit trees. *Genes, Genomes and Genomics*, 1(1) :1–20.
- Hannin, H., Couderc, J.-P., D’Hauteville, F., and Montaigne, E. (2010). *La vigne et le vin : Mutations économiques en France et dans le monde*. La Documentation française.
- Hardaker, J., Huirne, R., Anderson, J., and Lien, G. (2004). *Coping with risk in agriculture*. CABI, cabi publi edition.
- Harris, J., Kriedemann, P., and Possingham, J. (1968). Anatomical aspects of grape berry development.pdf. *Vitis*, 7 :106–119.
- Hellman, E. (2003). *Oregon viticulture*. Oregon State University Press.

-
- Hénin, S. (1944). *De la méthode en agronomie*. PhD thesis, Faculté des Lettres de Paris.
- Hole, D., Perkins, A., Wilson, J., Alexander, I., Grice, P., and Evans, A. (2005). Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation*, 122(1) :113–130.
- Holzapfel, B. and Smith, J. (2012). Developmental stage and climatic factors impact more on carbohydrate reserve dynamics of Shiraz than cultural practice. *American Journal of Enology and Viticulture*, 63(3) :333–342.
- Holzapfel, B., Smith, J., Field, S., and Hardie, W. (2010). Dynamics of Carbohydrate Reserves in Cultivated Grapevines. *Horticultural Reviews*, 37 :143–211.
- Holzapfel, B. P., Smith, J. P., Mandel, R. M., and Keller, M. (2006). Manipulating the Postharvest Period and Its Impact on Vine Productivity of Semillon Grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture*, 57(2) :148–157.
- Howell, G. (2001). Sustainable grape productivity and the growth-yield relationship : A review. *American Journal of Enology and Viticulture*.
- Hsiao, T. C. (1973). Plant responses to water stress. *Annual Reviews of Plant Physiology*, 24 :519–570.
- Huglin, P. and Schneider, C. (1998). *Biologie et écologie de la vigne*. Editions Tech&Doc Lavoisier, Paris, 2e edition.
- Imfeld, G. and Vuilleumier, S. (2012). Measuring the effects of pesticides on bacterial communities in soil : A critical review. *European Journal of Soil Biology*, 49 :22–30.
- Intrieri, C., Poni, S., Lia, G., and CAMPO, M. G. D. (2001). Vine performance and leaf physiology of conventionally and minimally pruned Sangiovese grapevines. *Vitis*, 40(3) :123–130.
- Jaward, F. M., Farrar, N. J., Harner, T., Sweetman, A. J., and Jones, K. C. (2004). Passive air sampling of PCBs, PBDEs, and organochlorine pesticides across Europe. *Environmental science & technology*, 38(1) :34–41.
- Jones, G. V., White, M. a., Cooper, O. R., and Storchmann, K. (2005). Climate Change and Global Wine Quality. *Climatic Change*, 73(3) :319–343.
- Jouve, P. (2004). Périodes et ruptures dans l’évolution des savoirs agronomiques et de leur enseignement. In Robin, P., Aeschlimann, J.-P., and Feller, C., editors, *Histoire et agronomie : entre ruptures et durée*, pages 109–120. IRD Editions.
- Keating, B. a., Carberry, P. S., Bindraban, P. S., Asseng, S., Meinke, H., and Dixon, J. (2010). Eco-efficient Agriculture : Concepts, Challenges, and Opportunities. *Crop Science*, 50(Supplement 1) :S–109–S–119.
- Keller, M. (2005). Deficit irrigation and vine mineral nutrition. *American Journal of Enology and Viticulture*, 56(3) :267–283.

-
- Keller, M. (2010). Managing grapevines to optimise fruit development in a challenging environment : a climate change primer for viticulturists. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16 :56–69.
- Keller, M. and Koblet, W. (1994). Is carbon starvation rather than excessive nitrogen supply the cause of inflorescence necrosis in *Vitis vinifera* L. ? *Vitis*, 34(2) :77–83.
- Keller, M. and Koblet, W. (1995). Dry matter and leaf area partitioning, bud fertility and second season growth of *Vitis vinifera* L. : Responses to nitrogen supply and limiting irradiance. *Vitis*, 34(2) :77–83.
- Keller, M. and Mills, L. (2004). Crop load management in Concord grapes using different pruning techniques. *American Journal of Enology and Viticulture*, 55(35-50).
- Keller, M. and Tarara, J. M. (2010). Warm spring temperatures induce persistent season-long changes in shoot development in grapevines. *Annals of botany*, 106(1) :131–41.
- Keller, M., Tarara, J. M., and Mills, L. J. (2010). Spring temperatures alter reproductive development in grapevines. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16(3) :445–454.
- Kennedy, M. C., Ford, E. D., Singleton, P., Finney, M., and Agee, J. K. (2008). Informed multi-objective decision-making in environmental management using Pareto optimality. *Journal of Applied Ecology*, 45(1) :181–192.
- Khanduja, S. and Balasubrahmanyam, V. (1972). Fruitfulness of grape vine buds. *Economic Botany*, 26(3) :280–294.
- Kliewer, W. and Dokoozlian, N. (2005). Leaf area/crop weight ratios of grapevines : Influence on fruit composition and wine quality. *American Journal of Enology and Viticulture*, 56(2) :170–181.
- Köhler, H.-R. and Triebskorn, R. (2013). Wildlife ecotoxicology of pesticides : can we track effects to the population level and beyond ? *Science*, 341(6147) :759–65.
- Komárek, M., Cadková, E., Chrástný, V., Bordas, F., and Bollinger, J.-C. (2010). Contamination of vineyard soils with fungicides : a review of environmental and toxicological aspects. *Environment international*, 36(1) :138–51.
- Körner, C. (2013). Growth Controls Photosynthesis – Mostly. *Nova Acta Leopoldina*, 114(391) :273–283.
- Kremen, C. (2005). Managing ecosystem services : what do we need to know about their ecology ? *Ecology letters*, 8(5) :468–79.
- Lawlor, D. W. (2002). Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield : mechanisms are the key to understanding production systems. *Journal of experimental botany*, 53(370) :773–87.

-
- Lebon, E., Pellegrino, A., Louarn, G., and Lecoeur, J. (2006). Branch development controls leaf area dynamics in grapevine (*Vitis vinifera*) growing in drying soil. *Annals of Botany*, 98(1) :175–185.
- Lebon, E., Pellegrino, A., Tardieu, F., and Lecoeur, J. (2004). Shoot development in grapevine (*Vitis vinifera*) is affected by the modular branching pattern of the stem and intra- and inter-shoot trophic competition. *Annals of botany*, 93(3) :263–74.
- Lebon, G., Wojnarowicz, G., Holzapfel, B., Fontaine, F., Vaillant-Gaveau, N., and Clément, C. (2008). Sugars and flowering in the grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Journal of Experimental Botany*, 59(10) :2565 –2578.
- Léger, B., Naud, O., Bellon-Maurel, V., Clerjeau, M., Deliere, L., Cartolaro, P., and Delbac, L. (2010). GrapeMilDeWS : a formally designed integrated pest management decision process against grapevine powdery and downy mildews. In Manos, B., Paparrizos, K., Matsatsinis, N., and Papathanasiou, J., editors, *Decision support systems in agriculture, food and the environment : Trends, applications and advances*, pages 244–269. IGI Global, Hershey, USA.
- Legler, S. E., Caffi, T., and Rossi, V. (2012). A nonlinear model for temperature-dependent development of *Erysiphe necator* chasmothecia on grapevine leaves. *Plant pathology*, 61 :96–105.
- Lemaire, G. and Millard, P. (1999). An ecophysiological approach to modelling resource fluxes in competing plants. *Journal of Experimental Botany*, 50(330) :15–28.
- Lescourret, F. and Génard, M. (2003). A multi-level theory of competition for resources applied to fruit production 1. *Ecoscience*, 10(3) :334–341.
- Lopes, C. and Pinto, P. (2005). Easy and accurate estimation of grapevine leaf area with simple mathematical models. *Vitis*, 44(2) :55–61.
- Louarn, G., Cheze, C., Jacquet, O., Boutin, F., Lecoeur, J., and Lebon, E. (2005). Estimation of light interception efficiency of a vineyard with hemispherical photographs. In *XIV International GESCO Viticulture Congress, Geisenheim, Germany*.
- Louarn, G., Guedon, Y., Lecoeur, J., and Lebon, E. (2007). Quantitative analysis of the phenotypic variability of shoot architecture in two grapevine (*Vitis vinifera*) cultivars. *Annals of botany*, 99(3) :425–37.
- Magnier, J., Christophe, A., Guilpart, N., and Metay, A. (2013). Quantitative analysis of vegetative growth in response to nitrogen stress for *Vitis Vinifera* L. cv. Syrah from pot experiments. In *18th Giesco International Symposium*, Porto.
- Marcelis, L., Heuvelink, E., and Goudriaan, J. (1998). Modelling biomass production and yield of horticultural crops : a review. *Scientia Horticulturae*, 74(1-2) :83–111.
- Marcelis, L. F. (1996). Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal of experimental botany*, 47 Spec No(August) :1281–91.

-
- Mathieu, A., Cournède, P.-H., Barthélémy, D., and de Reffye, P. (2008). Rhythms and alternating patterns in plants as emergent properties of a model of interaction between development and functioning. *Annals of botany*, 101(8) :1233–42.
- Matthews, M. and Anderson, M. (1989). Reproductive development in grape (*Vitis vinifera* L.) : responses to seasonal water deficits. *American Journal of Enology and Viticulture*, 40(1) :52–60.
- Matthews, M. A. and Nuzzo, V. (2007). Berry Size and Yield Paradigms on Grapes and Wines Quality. In *Proceedings of the International Workshop on Advances in Grapevine and Wine Research*, pages 423–436, Venosa, Italy.
- May, P. (1961). The value of an estimate of fruiting potential in the Sultana. *Vitis*, 3 :15–26.
- May, P. (2000). From bud to berry, with special reference to inflorescence and bunch morphology in *Vitis vinifera* L. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 6(2).
- McRoberts, N., Hall, C., Madden, L. V., and Hughes, G. (2011). Perceptions of disease risk : from social construction of subjective judgments to rational decision making. *Phytopathology*, 101(6) :654–65.
- Médiène, S., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., Tourdonnet, S., Gosme, M., Bertrand, M., Roger-Estrade, J., Aubertot, J.-N., Rusch, A., Motisi, N., Pelosi, C., and Doré, T. (2011). Agroecosystem management and biotic interactions : a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 31(3) :491–514.
- Medrano, H., Escalona, J., Cifre, J., Bota, J., and Flexas, J. (2003). A ten year study on the physiology of two spanish grapevine cultivars under field conditions : effects of water availability from leaf photosynthesis to grape yield and quality. *Functional Plant Biology*, 30 :607–619.
- Meilan, R. (1997). Floral induction in woody angiosperms. *New Forests*, 14 :179–202.
- Menapace, L., Colson, G., and Raffaelli, R. (2012). Risk Aversion, Subjective Beliefs, and Farmer Risk Management Strategies. *American Journal of Agricultural Economics*, 95(2) :384–389.
- Meneghetti, S., Gardiman, M., and Calò, A. (2006). Flower biology of grapevine. A review. *Advances in horticultural science*, 20(4) :317–325.
- Merry, a. M., Evans, K. J., Corkrey, R., and Wilson, S. J. (2013). Coincidence of maximum severity of powdery mildew on grape leaves and the carbohydrate sink-to-source transition. *Plant Pathology*, 62(4) :842–850.
- Meynard, J. (2003). Approche agronomique : systèmes de culture et maladies des plantes. *Comptes Rendus Biologies*, 326(1) :37–46.
- Meynard, J., Doré, T., and Habib, R. (2001). L'évaluation et la conception de systèmes de culture pour une agriculture durable. *Compte-rendus de l'Académie d'Agriculture de France*, 87(4) :223–236.

-
- Mézière, D., Gary, C., Barbier, J., Rio, P., Bernos, L., Clément, C., Constant, N., Delière, L., Forget, D., Grosman, J., Molot, B., Sauvage, D., and G., S. (2009). Ecophyto R&D : vers des systèmes de culture économes en produits phytosanitaires. Tome III, analyse comparative de différents systèmes en viticulture. Technical report, MEEDDAT-MAP-INRA, France.
- Miller, D., Howell, G., and Flore, J. (1997). Influence of shoot number and crop load on potted Chambourcin grapevines . II : Whole-vine vs . single-leaf photosynthesis. *Vitis*, 36(3) :109–114.
- Miralles, D. J. and Slafer, G. a. (2007). Sink limitations to yield in wheat : how could it be reduced ? *The Journal of Agricultural Science*, 145(02) :139.
- Molot, B., Courserand, P., and Grosman, J. (2013). Oïdium 2012 : météo, pulvérisation, stratégies, fongicides. A qui la faute ? In *Entretiens vigne vin Languedoc-Roussillon*, pages 2–3, Nîmes. Paysan du midi.
- Monselise, S. and Goldschmidt, E. (1982). Alternate Bearing in Fruit Trees. *Horticultural Reviews*, 4 :128–173.
- Monteith, J. L. and Moss, C. J. (1977). Climate and the Efficiency of Crop Production in Britain [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 281(980) :277–294.
- Moschini, G. and Hennessy, D. A. (2001). Uncertainty, risk aversion, and risk management for agricultural producers. In Gardner, B. and Raussier, G., editors, *Handbook of agricultural economics*, volume 1, chapter 2. Elsevier Science B.V.
- Moyer, M. M., Gadoury, D. M., Cadle-Davidson, L., Dry, I. B., Magarey, P. a., Wilcox, W. F., and Seem, R. C. (2010). Effects of acute low-temperature events on development of Erysiphe necator and susceptibility of Vitis vinifera. *Phytopathology*, 100(11) :1240–9.
- Muller, B., Pantin, F., Génard, M., Turc, O., Freixes, S., Piques, M., and Gibon, Y. (2011). Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of experimental botany*, 62(6) :1715–29.
- Mumford, J. D. and Norton, G. A. (1984). Economics of decision making in pest management. *Annual reviews of entomology*, 29 :157–74.
- Nendel, C. and Kersebaum, K. (2004). A simple model approach to simulate nitrogen dynamics in vineyard soils. *Ecological Modelling*, 177 :1–15.
- Ney, B., Bancal, M. O., Bancal, P., Bingham, I. J., Foulkes, J., Gouache, D., Paveley, N., and Smith, J. (2013). Crop architecture and crop tolerance to fungal diseases and insect herbivory. Mechanisms to limit crop losses. *European Journal of Plant Pathology*, 135(3) :561–580.
- Nougarède, A. and Rembur, J. (1978). Variations of the cell cycle phases in the shoot apex of Chrysanthemum segetum L. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 90 :379–389.
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(01) :31.

-
- Ojeda, H., Deloire, A., and Carbonneau, A. (2001). Influence of water deficits on grape berry growth. *Vitis*, 40(3) :141–145.
- Ollat, N., Diakou-Verdin, P., Carde, J., Barrieu, F., Gaudillere, J., and Moing, A. (2002). Grape berry development : a review. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin*, 36(3) :109–131.
- Pallas, B., Christophe, A., Cournède, P.-H., and Lecoeur, J. (2009). Using a mathematical model to evaluate the trophic and non-trophic determinants of axis development in grapevine. *Functional Plant Biology*, 36(2) :156.
- Pallas, B., Christophe, A., and Lecoeur, J. (2010). Are the common assimilate pool and trophic relationships appropriate for dealing with the observed plasticity of grapevine development ? *Annals of botany*, 105(2) :233–247.
- Pallas, B., Loi, C., Christophe, A., Cournède, P. H., and Lecoeur, J. (2011). Comparison of three approaches to model grapevine organogenesis in conditions of fluctuating temperature, solar radiation and soil water content. *Annals of botany*, 107(5) :729–45.
- Pallas, B., Louarn, G., Christophe, A., Lebon, E., and Lecoeur, J. (2008). Influence of intra-shoot trophic competition on shoot development in two grapevine cultivars (*Vitis vinifera*). *Physiologia Plantarum*, 134(1) :49–63.
- Pallas, B., Mialet-Serra, I., Rouan, L., Clément-Vidal, A., Caliman, J.-P., and Dingkuhn, M. (2013). Effect of source/sink ratios on yield components, growth dynamics and structural characteristics of oil palm (*Elaeis guineensis*) bunches. *Tree physiology*, 33(4) :409–24.
- Parent, B., Turc, O., Gibon, Y., Stitt, M., and Tardieu, F. (2010). Modelling temperature-compensated physiological rates, based on the co-ordination of responses to temperature of developmental processes. *Journal of experimental botany*, 61(8) :2057–69.
- Passioura, J. and Angus, J. (2010). Improving productivity of crops in water-limited environments. *Advances in agronomy*, 106 :37–76.
- Paul, M. J. and Foyer, C. H. (2001). Sink regulation of photosynthesis. *Journal of experimental botany*, 52(360) :1383–400.
- Peduto, F., Backup, P., Hand, E. K., Janousek, C. N., and Gubler, W. D. (2013). Effect of high temperature and exposure time on *Erysiphe necator* growth and reproduction : revisions to the UC Davis Powdery mildew Risk Index. *Plant Disease*, 97(11) :1438–1447.
- Pellegrino, A., Goze, E., Lebon, E., and Wery, J. (2006). A model-based diagnosis tool to evaluate the water stress experienced by grapevine in field sites. *European Journal of Agronomy*, 25(1) :49–59.
- Pellegrino, A., Lebon, E., Voltz, M., and Wery, J. (2004). Relationships between plant and soil water status in vine (*Vitis vinifera* L .). *Plant and Soil*, 266 :129–142.
- Peltonen-Sainio, P., Kangas, A., Salo, Y., and Jauhiainen, L. (2007). Grain number dominates grain weight in temperate cereal yield determination : Evidence based on 30 years of multi-location trials. *Field Crops Research*, 100 :179–188.

-
- Petrie, P. R. and Clingeleffer, P. R. (2005). Effects of temperature and light (before and after budburst) on inflorescence morphology and flower number of Chardonnay grapevines (*Vitis vinifera* L.). *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 11 :59–65.
- Pool, R., Pearson, R., and Welser, M. (1984). Influence of powdery mildew on yield and growth of rosette grapevines. *Plant Disease*, 68(7) :590–593.
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., and Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines : trends, impacts and drivers. *Trends in ecology & evolution*, 25(6) :345–53.
- Pouget, R. (1981). Action de la température sur la différenciation des inflorescences et des fleurs durant les phases de pré-bourrement et de post-debourrement des bourgeons latents de la vigne. *Connaissance de la vigne et du vin*, 15 :65–69.
- Power, A. G. (2010). Ecosystem services and agriculture : tradeoffs and synergies. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 365(1554) :2959–71.
- Renting, H., Rossing, W. a. H., Groot, J. C. J., Van der Ploeg, J. D., Laurent, C., Perraud, D., Stobbelaar, D. J., and Van Ittersum, M. K. (2009). Exploring multifunctional agriculture. A review of conceptual approaches and prospects for an integrative transitional framework. *Journal of environmental management*, 90(Suppl 2) :S112–23.
- Reynolds, M., Foulkes, M. J., Slafer, G. a., Berry, P., Parry, M. a. J., Snape, J. W., and Angus, W. J. (2009). Raising yield potential in wheat. *Journal of experimental botany*, 60(7) :1899–918.
- Reynolds, M. P., Pellegrineschi, A., and Skovmand, B. (2005). Sink-limitation to yield and biomass : a summary of some investigations in spring wheat. *Annals of Applied Biology*, 146(1) :39–49.
- Ripoche, A., Celette, F., Cinna, J.-P., and Gary, C. (2010). Design of intercrop management plans to fulfil production and environmental objectives in vineyards. *European Journal of Agronomy*, 32(1) :30–39.
- Ripoche, A., Metay, A., Celette, F., and Gary, C. (2011a). Changing the soil surface management in vineyards : immediate and delayed effects on the growth and yield of grapevine. *Plant and soil*, 339 :259–271.
- Ripoche, A., Rellier, J.-P., Martin-Clouaire, R., Paré, N., Biarnès, A., and Gary, C. (2011b). Modelling adaptive management of intercropping in vineyards to satisfy agronomic and environmental performances under Mediterranean climate. *Environmental Modelling & Software*, 26(12) :1467–1480.
- Rodríguez, J. P., Beard, T. D., Bennett, E. M., Cumming, G. S., Cork, S. J., Agard, J., Dobson, A. P., and Peterson, G. D. (2006). Trade-offs across Space , Time , and Ecosystem Services. *Ecology and society*, 11(1).

-
- Rodriguez Lovelle, B., Trambouze, W., and Jacquet, O. (2009). Evaluation of the vine growth status by the "shoot tip method". *Progrès Agricole et Viticole*, 126(4) :77–88.
- Roux, S., Brun, F., and Wallach, D. (2014). Combining input uncertainty and residual error in crop model predictions : A case study on vineyards. *European Journal of Agronomy*, 52 :191–197.
- Ruiz-Sanchez, M., Egea, J., Galego, R., and Torrecillas, A. (1999). Floral biology of "Búlida" apricot trees subjected to postharvest drought stress. *Annals of Applied Biology*, 135 :523–528.
- Sadras, V. O. (2007). Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Research*, 100 :125–138.
- Sadras, V. O., Collins, M., and Soar, C. J. (2008). Modelling variety-dependent dynamics of soluble solids and water in berries of *Vitis vinifera*. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 14 :250–259.
- Sadras, V. O. and Denison, R. F. (2009). Do plant parts compete for resources ? An evolutionary viewpoint. *The New phytologist*, 183(3) :565–74.
- Sadras, V. O. and Moran, M. a. (2013). Asymmetric warming effect on the yield and source :sink ratio of field-grown grapevine. *Agricultural and Forest Meteorology*, 173 :116–126.
- Sadras, V. O. and Soar, C. J. (2009). Shiraz vines maintain yield in response to a 2–4°C increase in maximum temperature using an open-top heating system at key phenostages. *European Journal of Agronomy*, 31(4) :250–258.
- Sarigiannis, D., Kontoroupi, P., Solomou, E., Nikolaki, S., and Karabelas, A. (2013). Inventory of pesticide emissions into the air in Europe. *Atmospheric Environment*, 75 :6–14.
- Savary, S., Delbac, L., Rochas, A., Taisant, G., and Willocquet, L. (2009). Analysis of nonlinear relationships in dual epidemics, and its application to the management of grapevine downy and powdery mildews. *Phytopathology*, 99(8) :930–42.
- Schultz, H. R. (1992). An empirical model for the simulation of leaf appearance and leaf area development of primary shoots of several grapevine (*Vitis vinifera* L.) canopy-systems. *Scientia Horticulturae*, 52(3) :179–200.
- Schultz, H. R. (1996). Water relations and photosynthetic responses of two grapevine cultivars of different geographical origin during water stress. *Acta Horticulturae*, 427 :251–266.
- Schultz, H. R. (2003). Differences in hydraulic architecture account for near- isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L . cultivars during drought. *Plant, Cell and Environment*, 26 :1393–1405.
- Schultz, H. R. and Matthews, M. A. (1988). Vegetative growth distribution during water deficits in *vitis vinifera*.pdf. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15 :641–656.
- Sebillotte, M. (1974). Agronomie et agriculture. Essai d’analyse des tâches de l’agronome. *Cahier de l’ORSTOM sér. Biol.*, 24 :3–25.

-
- Seleznova, A. N., Thorp, T. G., Barnett, A. M., and Costes, E. (2002). Quantitative Analysis of Shoot Development and Branching Patterns in Actinidia. *Annals of Botany*, 89(4) :471–482.
- Simoncini, R. (2008). Developing an integrated approach to enhance the delivering of environmental goods and services by agro-ecosystems. *Regional Environmental Change*, 9(3) :153–167.
- Sing, T., Sander, O., Beerenwinkel, N., and Lengauer, T. (2005). ROCr : visualizing classifier performance in R. *Bioinformatics*, 21(20) :3940–3941.
- Smith, J. and Holzapfel, B. (2009). Cumulative responses of Semillon grapevines to late season perturbation of carbohydrate reserve status. *American Journal of Enology and Viticulture*, 60(4) :461–470.
- Srinivasan, C. and Mullins, M. (1981). Physiology of flowering in the grapevine—a review. *American Journal of Enology and Viticulture*, 32(1) :47–63.
- Srinivasan, C., Muthukrishnan, C., and Shivashankara, K. (1972). Influence of the nutrients on the size of cluster primordial in grape buds (*Vitis vinifera* L.). *Potash Review*, 29 :1–4.
- Swanepoel, J. and Archer, E. (1988). The ontogeny and development of *Vitis vinifera* L. cv. Chenin blanc rapevine inflorescence in relation to phenological stages. *Vitis*, 27 :133–141.
- Swinton, S. M., Lupi, F., Robertson, G. P., and Hamilton, S. K. (2007). Ecosystem services and agriculture : Cultivating agricultural ecosystems for diverse benefits. *Ecological Economics*, 64(2) :245–252.
- Tenenhaus, M., Vinzi, V. E., Chatelin, Y.-M., and Lauro, C. (2005). PLS path modeling. *Computational Statistics & Data Analysis*, 48(1) :159–205.
- Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., and Befort, B. L. (2011). Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(50) :20260–20264.
- Tivoli, B., Calonnec, A., Richard, B., Ney, B., and Andrivon, D. (2013). Current knowledge on plant/canopy architectural traits that reduce the expression and development of epidemics. *European Journal of Plant Pathology*, 135(3) :471–478.
- Tréguët, B., Dubois, A., and Lacouture, L. (2011). Bilan de présence des micropolluants dans les milieux aquatiques continentaux. Période 2007-2009. Technical report, Commissariat général au développement durable - Service de l’observation et de la statistique, France.
- Trnka, M., Olesen, J. r. E., Kersebaum, K. C., Skjelvå g, a. O., Eitzinger, J., Seguin, B., Peltonen-Sainio, P., Rötter, R., Iglesias, A., Orlandini, S., Dubrovský, M., Hlavinka, P., Balek, J., Eckersten, H., Cloppet, E., Calanca, P., Gobin, A., Vučetić, V., Nejedlik, P., Kumar, S., Lalic, B., Mestre, A., Rossi, F., Kozyra, J., Alexandrov, V., Semerádová, D., and Žalud, Z. (2011). Agroclimatic conditions in Europe under climate change. *Global Change Biology*, 17(7) :2298–2318.

-
- Turc, O. and Lecoeur, J. (1997). Leaf Primordium Initiation and Expanded Leaf Production are Co-ordinated through Similar Response to Air Temperature in Pea (*Pisum sativum* L.). *Annals of botany*, 80(1995) :265–273.
- Turner, B. L., Kasperson, R. E., Matson, P. a., McCarthy, J. J., Corell, R. W., Christensen, L., Eckley, N., Kasperson, J. X., Luers, A., Martello, M. L., Polsky, C., Pulsipher, A., and Schiller, A. (2003). A framework for vulnerability analysis in sustainability science. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(14) :8074–9.
- Valdés-Gómez, H., Fermaud, M., Roudet, J., Calon nec, A., and Gary, C. (2008). Grey mould incidence is reduced on grapevines with lower vegetative and reproductive growth. *Crop Protection*, 27(8) :1174–1186.
- Valdés-Gómez, H., Gary, C., Cartolaro, P., Lolas-Caneo, M., and Calon nec, A. (2011). Powdery mildew development is positively influenced by grapevine vegetative growth induced by different soil management strategies. *Crop Protection*, 30(9) :1168–1177.
- van Ittersum, M. K., Cassman, K. G., Grassini, P., Wolf, J., Titt onell, P., and Hochman, Z. (2013). Yield gap analysis with local to global relevance—A review. *Field Crops Research*, 143 :4–17.
- Vasconcelos, M., Greven, M., Winefield, C., Trought, M., and Raw, V. (2009). The flowering process of *Vitis vinifera* : a review. *American Journal of Enology and Viticulture*, 60(4) :411–434.
- Wang, S., Krajbich, I., Adolphs, R., and Tsuchiya, N. (2012). The role of risk aversion in non-conscious decision making. *Frontiers in psychology*, 3(50) :1–17.
- Wardlaw, I. F. (1990). The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist*, 116(3) :341–381.
- Watt, A., Dunn, G., May, P., Crawford, S., and Barlow, E. (2008). Development of inflorescence primordia in *Vitis vinifera* L. cv. Chardonnay from hot and cool climates. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 14(1) :46–53.
- Wery, J. (2005). Differential effects of soil water deficit on the basic plant functions and their significance to analyse crop responses to water deficit in indeterminate plants. *Australian Journal of Agricultural Research*, 56(11) :1201–1209.
- Weyand, K. M. and Schultz, H. R. (2006). Long-term dynamics of nitrogen and carbohydrate reserves in woody parts of minimally and severely pruned Riesling vines in a cool climate. *American Journal of Enology and Viticulture*, 57(2) :172–173.
- Wilkie, J. D., Sedgley, M., and Olesen, T. (2008). Regulation of floral initiation in horticultural trees. *Journal of experimental botany*, 59(12) :3215–28.
- Willocquet, L., Colombet, D., Rougier, M., Fargues, J., and Clerjeau, M. (1996). Effects of radiation, especially ultraviolet B, on conidial germination and mycelial growth of grape powdery mildew. *European Journal of Plant Pathology*, 102(5) :441–449.

-
- Yin, X., Goudriaan, J., Lantinga, E., Vos, J., and Spiertz, H. (2003). A Flexible Sigmoid Function of Determinate Growth. *Annals of Botany*, 91(3) :361–371.
- Zahavi, T., Reuveni, M., Scheglov, D., and Lavee, S. (2001). Effect of grapevine training systems on development of powdery mildew. *European Journal of Plant Pathology*, 107(5) :495–501.
- Zapata, C., Deleens, E., Chaillou, S., and Magne, C. (2004). Partitioning and mobilization of starch and N reserves in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Journal of Plant Physiology*, 161(9) :1031–1040.
- Zhang, W., Ricketts, T. H., Kremen, C., Carney, K., and Swinton, S. M. (2007). Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics*, 64(2) :253–260.

Sixième partie

Annexes



Annexes du Chapitre 2

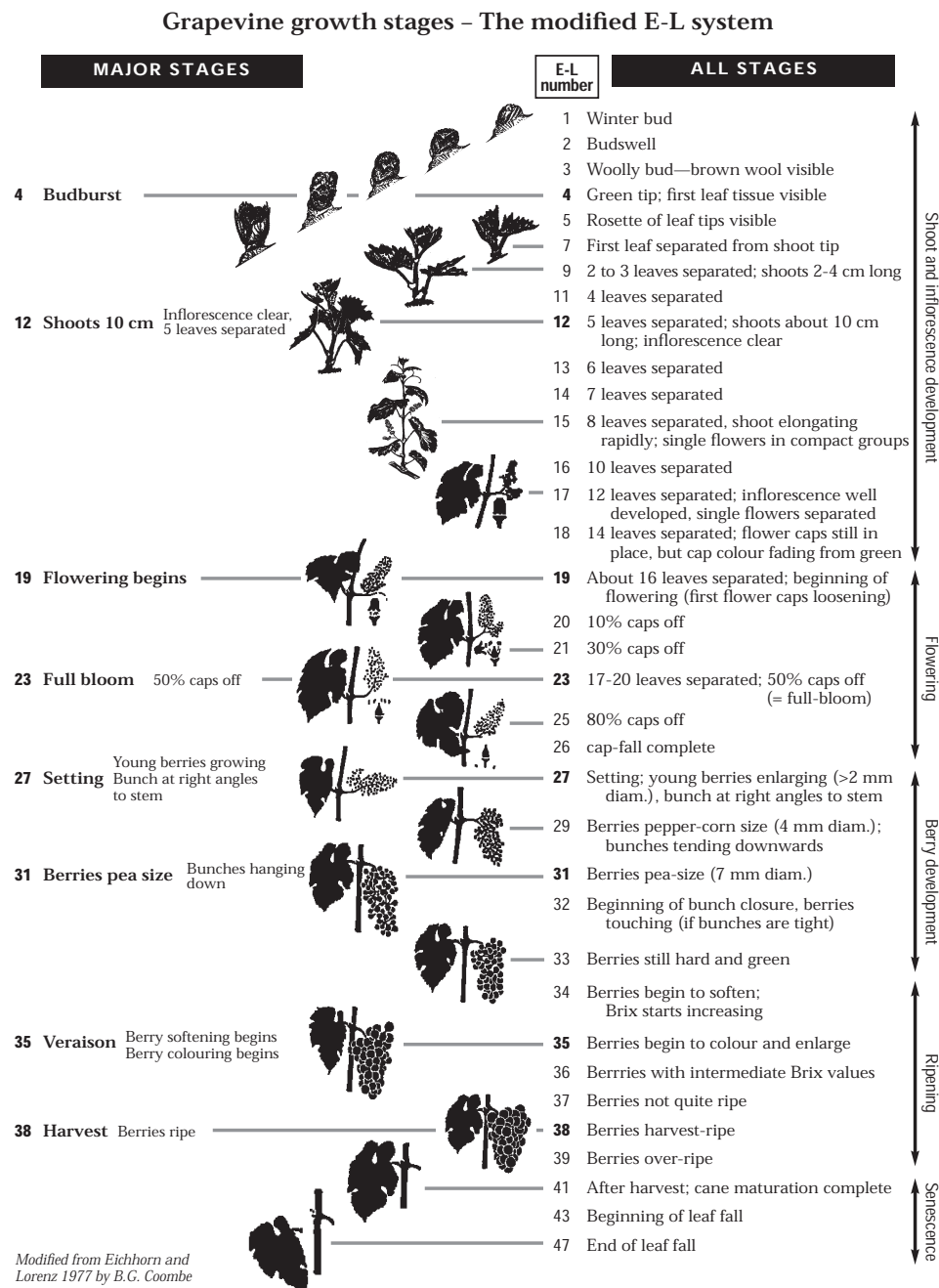


FIGURE A.1 – Stades phénologiques de la vigne selon l'échelle d'Eichhorn et Lorenz, modifiée par Coombe (1995).

B

Annexes du Chapitre 4

TABLE B.1 – Parameters of the simulations performed with the WaLIS model for Experiment 1

INPUT PARAMETERS			SIMULATIONS			
			BS			
Class	Acronym and description		Units	2010	2011	2012
System description	p_{cc}	proportion of soil covered by the intercrop	–	0	0	0
	$TTSW_v$	Total Transpirable Soil Water for the grapevine	mm	341	341	341
	$TTSW_{cc}$	Total Transpirable Soil Water for the cover crop	mm	–	–	–
Simulation duration	d^0 d^{end}	date of the first simulation day date of the last simulation day	dd/mm dd/mm	02/04 10/09	07/04 10/09	03/04 10/09
Initial conditions	ASW_v^0 ASW_{cc}^0	Initial Available Soil Water for the grapevine Initial Available Soil Water for the cover crop	mm mm	258 0.1	258 0.1	196 0.1
Soil evaporation	b_1, b_2 U	soil evaporation parameters soil surface water capacity	– mm	14, 0.15 2.7	14, 0.15 2.7	14, 0.15 2.7
Run-off	s_1^r, s_2^r s_1^{ir}, s_2^{ir}	threshold parameters (under the row) threshold parameters (in the inter-row)	– –	12.7, 28 35.6, 53	12.7, 28 35.6, 53	12.7, 28 35.6, 53
	CN_{ir}, CN_r	“curve number” parameter (inter-row, row)	–	89, 89	89, 89	89, 89
	$dbud$	budburst date	dd/mm	12/04	07/04	04/04
Vineyard processes	ddk_{max}	degree-days to get maximum crop coefficient	°Cd	600	600	600
	d_{transp}	end of transpiration date	dd/mm	15/11	15/11	15/11
	k_{max} WI^v	maximum crop coefficient water stress parameter on transpiration	– –	0.500 0.4	0.498 0.4	0.48 0.4
Cover crop processes	$d_{emergence}$	date of emergence	dd/mm	–	–	–
	LAI^0	initial LAI	m^2, m^{-2}	–	–	–
	LAI_{rate}	LAI growth rate parameter	–	–	–	–
	$LS_{S_{min}}$	degree-days of the green leaf life period	°Cd	–	–	–
	WI_{cc}^1	water stress parameter on LAI growth	–	–	–	–
	WI_{cc}^2	water stress parameter on transpiration	–	–	–	–
	NNI	nitrogen nutrition index	–	–	–	–
	ϵ k_{max}^0	coefficient of extinction maximum crop coefficient	– –	– –	– –	– –
Cover crop management	LAI_{cut}	LAI threshold to trigger cover crop cuts	m^2, m^{-2}	–	–	–
	LAI_{res}	LAI after cover crop cuts	m^2, m^{-2}	–	–	–
	d_{cut}	dates of cover crop cuts	dd/mm	–	–	–

INPUT PARAMETERS			SIMULATIONS											
Class	Acronym	Units	AL			FERT			IRR-FERT			IRR		
			2010	2011	2012	2010	2011	2012	2010	2011	2012	2010	2011	2012
System description	p_{cc}	—	0.6	0.6	0	0.6	0	0	0	0	0	—	0	0
	$TTSW_v$	mm	289	289	341	286	324	324	324	341	341	—	341	341
	$TTSW_{cc}$	mm	63	63	—	63	—	—	—	—	—	—	—	—
Simulation duration	d^0	dd/mm	02/04	07/04	03/04	02/04	07/04	03/04	02/04	07/04	03/04	—	07/04	03/04
	d^{end}	dd/mm	10/09	10/09	10/09	10/09	10/09	10/09	10/09	10/09	10/09	—	10/09	10/09
Initial conditions	ASW_v^0	mm	241	211	147	232	250	191	253	246	187	—	266	258
	ASW_{cc}^0	mm	42	70	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Soil evaporation	b_1, b_2	—	14, 0.15	14, 0.15	14, 0.15	14, 0.15	14, 0.15	14, 0.15	14, 0.15	14, 0.15	14, 0.15	—	14, 0.15	14, 0.15
	U	mm	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	2.7	—	2.7	2.7
Run-off	s_1^r, s_2^r	—	12.7, 28	12.7, 28	12.7, 28	12.7, 28	12.7, 28	12.7, 28	12.7, 28	12.7, 28	12.7, 28	—	12.7, 28	12.7, 28
	s_1^{tr}, s_2^{tr}	—	35.6, 53	35.6, 53	35.6, 53	35.6, 53	35.6, 53	35.6, 53	35.6, 53	35.6, 53	35.6, 53	—	35.6, 53	35.6, 53
	CN_r, CN_r	—	82, 76	89, 82	82, 89	76, 89	89, 89	76, 89	76, 76	89, 89	89, 89	—	76, 76	89, 89
	d_{bud}	dd/mm	12/04	07/04	04/04	12/04	07/04	04/04	12/04	07/04	04/04	—	07/04	04/04
Vineyard processes	ddk_{max}	°Cd	600	600	600	600	600	600	600	600	600	—	600	600
	d_{transp}	dd/mm	15/11	15/11	15/11	15/11	15/11	15/11	15/11	15/11	15/11	—	15/11	15/11
	k_{max}	—	0.380	0.380	0.333	0.380	0.466	0.470	0.480	0.540	0.496	—	0.535	0.600
	WT_v	—	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	—	0.4	0.4
Cover crop processes	$d_{emergence}$	dd/mm	02/04	07/04	03/04	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	LAI^0	$m^2.m^{-2}$	0.5	0.5	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	LAI_{rate}	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	LSS_{min}	°Cd	700	700	700	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	WI_{cc}^1	—	0.4	0.4	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	WI_{cc}^2	—	0.4	0.4	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	NNI	—	0.3	0.3	0.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	ϵ	—	0.6	0.6	0.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	k_{max}^0	—	0.95	0.95	0.95	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	LAI_{cut}	$m^2.m^{-2}$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cover crop management	LAI_{res}	$m^2.m^{-2}$	0.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	d_{cut}	dd/mm	10/05	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

TABLE B.2 – Goodness-of-fit indicators of the simulations performed with the WaLIS model for Experiment 1. RMSE : root mean square error. MAE : mean absolute error. EF : model efficiency. N : number of observations.

year	treatment	N	bias	RMSE	MAE	EF
2010	BS	2	0.00	0.04	0.04	0.96
2011	BS	3	-0.02	0.03	0.02	0.97
2012	BS	3	-0.00	0.02	0.02	0.94
2010	AL	2	0.00	0.02	0.02	0.99
2011	AL	3	-0.01	0.05	0.05	0.89
2012	AL	3	0.01	0.04	0.04	-0.54
2010	FERT	2	0.02	0.03	0.02	0.98
2011	FERT	3	-0.01	0.02	0.02	0.99
2012	FERT	3	0.03	0.04	0.03	0.90
2010	IRR-FERT	2	0.04	0.05	0.04	0.93
2011	IRR-FERT	3	-0.03	0.06	0.06	0.85
2012	IRR-FERT	3	-0.02	0.03	0.03	0.87
2011	IRR	2	0.00	0.01	0.01	0.98
2012	IRR	3	0.01	0.05	0.03	0.76

Annexes du Chapitre 5

TABLE C.1 – Unidimensionality of indicators used in the PLS-PM analysis. Type : type of indicators, it could be *reflective* (the latent variable is the cause of its indicators) or *formative* (the indicators are the causes of their latent variable). MVs : number of manifest variables (indicators) associated with the latent variable. *C.alpha* : Cronbach's alpha. *DG.rho* : Dillon-Goldstein's rho. *eig.1st* and *eig.2nd* : first and second eigenvalue of the indicators' correlation matrix.

The reflective indicators must be in a space of one dimension since they are practically indicating the same latent variable. *C.alpha*, *DG.rho*, *eig.1st* and *eig.2nd* are indicators of unidimensionality. Cronbach's alpha and Dillon-Goldstein's rho greater than 0.7 are considered acceptable. If a block is unidimensional, then the first eigenvalue should be much more larger than 1 whereas the second eigenvalue should be smaller than 1.

Latent variable	Type	MVs	C.alpha	DG.rho	eig.1st	eig.2nd
Group 1						
PB	Reflective	2	0.91	0.96	1.83	0.17
PL	Reflective	2	0.29	0.74	1.17	0.83
VGI	Reflective	2	0.44	0.78	1.28	0.72
VGII	Reflective	2	0.84	0.93	1.73	0.27
LDIS	Reflective	2	0.91	0.96	1.84	0.16
BDIS	Reflective	2	0.91	0.96	1.83	0.17
Group 2						
PB	Reflective	2	0.92	0.96	1.85	0.15
PL	Reflective	2	0.44	0.78	1.28	0.72
VGI	Reflective	2	0.73	0.88	1.57	0.43
VGII	Reflective	2	0.27	0.73	1.15	0.85
LDIS	Reflective	2	0.82	0.92	1.70	0.30
BDIS	Reflective	2	0.70	0.87	1.54	0.46

TABLE C.2 – Cross-loadings of the PLS-PM analyses performed for the two groups. Loadings are correlation coefficients between a latent variable and its indicators. Cross-loadings are the loadings of an indicator with the rest of latent variables. Meanings of acronyms are detailed in Table 5.1.

Cross-loadings allows verifying that the shared variance between a latent variable and its indicators is larger than the shared variance with other latent variable. No indicator should load higher on another latent variable than it does on the latent variable it intends to measure. If an indicator loads higher with other latent variables than the one it is intended to measure, its appropriateness might be considered.

manifest variables	latent variables					
	PB	PL	VGI	VGII	LDIS	BDIS
Group 1						
PB.doy	0.92	-0.13	-0.16	0.20	0.22	0.25
PB.stade	0.98	0.00	-0.41	0.36	0.42	0.49
PL.doy	0.08	0.43	0.47	-0.11	0.16	-0.10
PL.stade	-0.07	0.96	-0.07	0.35	0.53	0.42
NBFI	-0.11	0.27	0.16	0.24	-0.13	0.03
LERI	-0.35	0.10	0.99	-0.56	-0.08	-0.56
NBFEC	0.32	0.18	-0.68	0.95	0.44	0.56
LERII	0.27	0.38	-0.41	0.91	0.46	0.44
OFF	0.42	0.54	-0.04	0.49	0.96	0.52
OIF	0.29	0.48	-0.09	0.43	0.96	0.49
OFG	0.46	0.35	-0.54	0.60	0.54	0.96
OIG	0.34	0.34	-0.56	0.44	0.47	0.95
Group 2						
PB.doy	0.95	0.37	0.65	0.12	0.53	0.49
PB.stade	0.97	0.38	0.60	-0.03	0.54	0.65
PL.doy	0.46	0.87	0.71	0.30	0.66	0.46
PL.stade	0.11	0.72	0.27	-0.16	0.47	0.50
NBFI	0.47	0.66	0.94	0.64	0.70	0.55
LERI	0.77	0.46	0.81	0.11	0.63	0.33
NBFEC	-0.14	0.25	0.40	0.88	0.26	0.26
LERII	0.31	-0.14	0.37	0.60	0.22	-0.04
OFF	0.49	0.60	0.70	0.50	0.93	0.72
OIF	0.53	0.74	0.69	0.03	0.91	0.69
OFG	0.53	0.50	0.42	0.39	0.68	0.91
OIG	0.53	0.55	0.52	-0.11	0.67	0.85

TABLE C.3 – Group comparison on path coefficients between latent variables. Group 1 and Group 2 were detected by the REBUS-PLS algorithm (Esposito Vinzi et al., 2008). A permutation test including a bootstrap procedure with 200 resamples was performed to look for significant differences between the path coefficients of the two groups. Meanings of acronyms are detailed in Table 5.1. global : path coefficient value when Group 1 and Group 2 were pooled. Group 1 : path coefficient value in Group 1. Group 2 : path coefficient value in Group 2. diff.abs : absolute difference between path coefficients of Group 1 and Group 2. t.stat : value of the statistic of the permutation test. DF : degree of freedom. p.value : p -value associated with the permutation test. The effect of VGII (secondary vine growth) on LDIS (disease on leaves) was retained as the only significant difference between the two groups (in bold in the table). This effect was considered significant with a p -value of 0.14 because of the small number of observations.

Path coefficient	global	Group 1	Group 2	diff.abs	t.stat	DF	p.value
PB → BDIS	0.27	0.03	0.33	0.31	0.66	34	0.26
PL → LDIS	0.37	0.46	0.45	0.01	0.10	34	0.46
VGI → VGII	-0.18	-0.60	0.50	1.11	0.68	34	0.25
VGI → LDIS	0.25	0.11	0.43	0.32	0.84	34	0.20
VGI → BDIS	-0.29	-0.50	-0.01	0.50	0.29	34	0.39
VGII → LDIS	-0.10	0.37	0.04	0.33	1.08	34	0.14
VGII → BDIS	0.15	0.03	-0.11	0.14	0.85	34	0.20
LDIS → BDIS	0.73	0.49	0.57	0.08	0.51	34	0.31

Annexes du Chapitre 6

Reminder of the model

The model used in the *manuscript 3* was described in Eq. 6.1 and Eq. 6.2 :

$$\begin{cases} yield_1 = a\Psi_0^{fl_o} + b\Psi_1^{fl_o} + c \\ LDM_1^{fl_o} = \alpha\Psi_1^{fl_o} + \beta \end{cases} \quad (6.1)$$

$$\begin{cases} yield_2 = a\Psi_1^{fl_o} + b\Psi_2^{fl_o} + c \\ LDM_2^{fl_o} = \alpha\Psi_2^{fl_o} + \beta \end{cases} \quad (6.2)$$

where $a = 65.6$, $b = 31.3$, $c = 38.4$ (coefficients of model 2 in Table 6.1), $\alpha = 1.99$, $\beta = 1.37$, and $[\Psi_0^{fl_o}, \Psi_1^{fl_o}, \Psi_2^{fl_o}]$ is a 3-year sequence of predawn leaf water potential at flowering. The model was built on a 3-year sequence of Ψ^{fl_o} to make it able to simulate the displacement in the trade-off space from *year 1* to *year 2*.

Possible positions of *year 0* and *year 2* in the trade-off space as a function of the position of *year 1*

By combining Eq. 6.1 and Eq. 6.2, it was possible to express $LDM_2^{fl_o}$ as a function of $yield_2$ and $LDM_1^{fl_o}$ (Eq. C.1 to C.5), thereby identifying all possible positions in the trade-off space in *year 2* as a function the position in *year 1*.

$$LDM_2^{fl_o} = \alpha\Psi_2^{fl_o} + \beta \quad (D.1)$$

$$= \frac{\alpha}{b}(yield_2 - a\Psi_1^{fl_o} - c) + \beta \quad (D.2)$$

$$= \frac{\alpha}{b}(yield_2 - a(\frac{LDM_1^{fl_o} - \beta}{\alpha}) - c) + \beta \quad (D.3)$$

$$= \frac{\alpha}{b}yield_2 - \frac{a}{b}LDM_1^{fl_o} + \frac{\beta(b-a) - c\alpha}{b} \quad (D.4)$$

$$= \frac{\alpha}{b}yield_2 + f(LDM_1^{fl_o}) \quad (D.5)$$

In the same way, by combining Eq. 6.1 and Eq. 6.2, it was possible to express $\text{LDM}_1^{\text{flo}}$ as a function of yield_2 and $\text{LDM}_2^{\text{flo}}$ (Eq. C.6 to C.10), thereby identifying all possible positions in the trade-off space in *year 1* as a function the position in *year 2*.

$$\text{LDM}_1^{\text{flo}} = \alpha \Psi_1^{\text{flo}} + \beta \quad (\text{D.6})$$

$$= \frac{\alpha}{a} (\text{yield}_2 - b \Psi_2^{\text{flo}} - c) + \beta \quad (\text{D.7})$$

$$= \frac{\alpha}{a} (\text{yield}_2 - b \frac{\text{LDM}_2^{\text{flo}} - \beta}{\alpha} - c) + \beta \quad (\text{D.8})$$

$$= \frac{\alpha}{a} \text{yield}_2 - \frac{b}{a} \text{LDM}_2^{\text{flo}} - \beta + \frac{\beta(a-b) - c\alpha}{a} \quad (\text{D.9})$$

$$= g(\text{yield}_2, \text{LDM}_2^{\text{flo}}) \quad (\text{D.10})$$

Direction of the displacement between *year 1* and *year 2* in the trade-off space

The direction of the displacement between *year 1* and *year 2* in the trade-off space described in Table 6.2 was inferred from *cosinus* and *sinus* of the angle Φ_{1-2} :

- if $\cos(\Phi_{1-2}) > 0$, then the displacement goes right, and conversely
- if $\sin(\Phi_{1-2}) > 0$, then the displacement goes up, and conversely

The *cosinus* was calculated as the ratio of the adjacent to the hypotenuse side :

$$\cos(\Phi_{1-2}) = \frac{\text{yield}_2 - \text{yield}_1}{\sqrt{(\text{yield}_2 - \text{yield}_1)^2 + (\text{LDM}_2^{\text{flo}} - \text{LDM}_1^{\text{flo}})^2}} \quad (\text{D.11})$$

Then, using Eq. 6.1 and 6.2 it comes :

$$\cos(\Phi_{1-2}) > 0 \Leftrightarrow \text{yield}_2 - \text{yield}_1 > 0 \quad (\text{D.12})$$

$$\Leftrightarrow (a \Psi_1^{\text{flo}} + b \Psi_2^{\text{flo}} + c) - (a \Psi_0^{\text{flo}} + b \Psi_1^{\text{flo}} + c) > 0 \quad (\text{D.13})$$

$$\Leftrightarrow a \Delta \Psi_{0-1}^{\text{flo}} + b \Delta \Psi_{1-2}^{\text{flo}} > 0 \quad (\text{D.14})$$

$$\Leftrightarrow \Delta \Psi_{1-2}^{\text{flo}} > -\frac{a}{b} \Delta \Psi_{0-1}^{\text{flo}} \quad (\text{D.15})$$

The *sinus* was calculated as the ratio of the opposite to the hypotenuse side :

$$\sin(\Phi_{1-2}) = \frac{\text{LDM}_2^{\text{flo}} - \text{LDM}_1^{\text{flo}}}{\sqrt{(\text{yield}_2 - \text{yield}_1)^2 + (\text{LDM}_2^{\text{flo}} - \text{LDM}_1^{\text{flo}})^2}} \quad (\text{D.16})$$

Then, using Eq. 6.1 and 6.2 it comes :

$$\sin(\Phi_{1-2}) > 0 \Leftrightarrow \text{LDM}_2^{\text{flo}} - \text{LDM}_1^{\text{flo}} > 0 \quad (\text{D.17})$$

$$\Leftrightarrow (\alpha \Psi_2^{\text{flo}} + \beta) - (\alpha \Psi_1^{\text{flo}} + \beta) > 0 \quad (\text{D.18})$$

$$\Leftrightarrow \Delta \Psi_{1-2}^{\text{flo}} > 0 \quad (\text{D.19})$$

Set of stable combinations of ES

A stable combination of ES was defined as a combination that could be reached every year, *i.e.* the amplitude of the displacement between two consecutive years is equal to *zero*. The amplitude of the displacement between *year 1* and *year 2* ($\|u_{1-2}\|$) was calculated as the euclidian distance between those two years in the trade-off space (see Figure 6.1A for a graphical representation) :

$$\|u_{1-2}\| = 0 \Leftrightarrow \sqrt{(yield_2 - yield_1)^2 + (LDM_2^{\text{flo}} - LDM_1^{\text{flo}})^2} = 0 \quad (\text{D.20})$$

$$\Leftrightarrow \sqrt{a^2(\Delta\Psi_{0-1})^2 + 2ab\Delta\Psi_{0-1}\Delta\Psi_{1-2} + (\alpha^2 + b^2)(\Delta\Psi_{1-2})^2} = 0 \quad (\text{D.21})$$

$$\Leftrightarrow a^2(\Delta\Psi_{0-1})^2 + 2ab\Delta\Psi_{0-1}\Delta\Psi_{1-2} + (\alpha^2 + b^2)(\Delta\Psi_{1-2})^2 = 0 \quad (\text{D.22})$$

In our experimental conditions, Ψ^{flo} ranged between -0.4 and -0.1 (MPa), therefore $\Delta\Psi^{\text{flo}}$ was comprised between -0.3 and 0.3 (MPa), and then :

$$\|u_{1-2}\| = 0 \Leftrightarrow \Psi_0^{\text{flo}} = \Psi_1^{\text{flo}} = \Psi_2^{\text{flo}} = 0 \quad (\text{D.23})$$

Relations entre services écosystémiques dans un agroécosystème à base de plantes pérennes : compromis entre rendement de la vigne et régulation de l'oïdium

Résumé Comment concilier productivité et réduction de l'usage des pesticides? Le développement de l'oïdium, maladie majeure en viticulture, peut être limité (*service de régulation de l'oïdium*) par un faible niveau de développement végétatif de la vigne associé à une forte porosité du couvert. Or, de telles caractéristiques limitent également la quantité de rayonnement intercepté par la vigne, et donc la production de biomasse par photosynthèse, et finalement le rendement (*service d'approvisionnement*). Peut-on augmenter la régulation de l'oïdium sans diminuer le rendement de la vigne? Autrement dit, existe-t-il une relation de compromis entre ces deux services? Pour répondre à cette question, deux expérimentations ont été mobilisées : une expérimentation au champ réalisée près de Montpellier de 2010 à 2012 (Syrah), et un réseau de témoins non traités suivis par l'IFV dans la région de Bordeaux de 2007 à 2013. L'analyse des données issues de ces expérimentations a permis de montrer (i) que l'effet des stress hydrique et azoté sur la formation des inflorescences dans les bourgeons latents à la floraison de l'année $n-1$ détermine 65 à 70 % du rendement de la vigne lors de l'année n ; (ii) que l'effet du développement végétatif de la vigne sur le développement de l'oïdium n'est significatif que dans le cas d'épidémies de précocité moyenne, dont les premiers symptômes ont été détectés sur feuilles entre la floraison et la fermeture de la grappe. Le développement végétatif de la vigne à la floraison est donc un indicateur pertinent du service de régulation de l'oïdium. Ces résultats ont ensuite permis de confirmer expérimentalement l'hypothèse de l'existence d'un compromis entre rendement de la vigne et régulation de l'oïdium et d'identifier le stress hydrique à la floraison comme un déterminant partagé de ces deux services. Ce dernier point a alors été transcrit dans un modèle simple dans lequel le rendement de la vigne de l'année n dépend principalement de l'année $n-1$, et le développement végétatif dépend seulement de l'année n . L'analyse des propriétés mathématiques de ce modèle a permis de montrer que la réalisation de compromis favorables entre ces deux services (*i.e.* un fort niveau des deux services) est possible mais déterminée par l'occurrence de séquences climatiques particulières (une année humide suivie d'une année sèche). Ainsi, les compromis favorables ne peuvent être atteints deux années consécutives et ne sont donc pas stables dans le temps. Les règles de décisions d'application des traitements phytosanitaires pourraient ainsi être adaptées en fonction de la variabilité climatique inter-annuelle et de ses conséquences sur les compromis entre le rendement de la vigne et la régulation des maladies cryptogamiques.

Mots-clés : *Vitis vinifera* L., élaboration du rendement, stress hydrique, stress azoté, oïdium, développement végétatif, services écosystémiques, compromis

Relationships between ecosystem services provided by an agroecosystem with a perennial crop : trade-off between grapevine yield and powdery mildew regulation

Abstract How to combine crop productivity and reduction in pesticide use? A reduction in plant growth and an increase in crop canopy porosity has been shown to limit the development of the grapevine powdery mildew (*powdery mildew regulation service*), which is a major disease in viticulture. However, this could also limit grapevine yield through a reduction in light interception and biomass production through photosynthesis. Can regulation of powdery mildew be increased without grapevine yield impairment? In other words, do these two services trade off? To address this question, two experiments were used. A field experiment was conducted in Montpellier from 2010 to 2012 on Shiraz, and a network of non-sprayed vineyard plots was monitored by the French Institute of Vine and wine in the Bordeaux region from 2007 to 2013. Data analyses showed that : (i) 65 to 70 % of grapevine yield in year n were determined by the effect of water and nitrogen stresses on inflorescence formation in the latent buds at flowering in year $n-1$; (ii) the effect of grapevine vegetative development on powdery mildew depended on epidemic earliness and was significant only when first symptoms were detected on leaves between flowering and bunch closure. Grapevine vegetative development at flowering was therefore a relevant indicator of the powdery mildew regulation service. Based on these results, the hypothesis of a trade-off between grapevine yield and powdery mildew regulation was experimentally confirmed and water stress at flowering was identified as a shared driver of these two services. Then, a simple model was built that accounted for the effect of water stress at flowering on the two services, where grapevine yield depended mostly on year $n-1$ and grapevine vegetative development depended only on year n conditions. Analysis of the model's mathematical properties showed that "win-win" scenarios (high level of both services) did exist and were reached when specific climatic sequences occurred (a wet year followed by a dry year). The "win-win" scenarios could not be reached two consecutive years and were therefore temporally unstable. Decision rules for pesticides application may be adapted in function of the inter-annual climatic variability and its effect on the trade-off between grapevine yield and regulation powdery mildew.

Key words : *Vitis vinifera* L., yield formation, water stress, nitrogen stress, powdery mildew, vegetative development, ecosystem services, trade-off