



HAL
open science

Etude des effets d'une élévation de température sur la croissance et le développement du pêcher : conséquences sur la qualité des fruits

Fatima Adra

► To cite this version:

Fatima Adra. Etude des effets d'une élévation de température sur la croissance et le développement du pêcher : conséquences sur la qualité des fruits. Agronomie. Université d'Avignon, 2017. Français. NNT : 2017AVIG0689 . tel-03286221

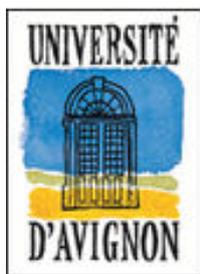
HAL Id: tel-03286221

<https://theses.hal.science/tel-03286221>

Submitted on 14 Jul 2021

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.



ACADEMIE D'AIX-MARSEILLE
UNIVERSITE D'AVIGNON ET DES PAYS DE VAUCLUSE

THÈSE

Présentée pour obtenir le grade de **Docteur en Sciences** de
l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse

**Etude des effets d'une élévation de température
sur la croissance et le développement du pêcher.
Conséquences sur la qualité des fruits**

Fatima ADRA

Soutenue le 12 juillet 2017 devant le jury composé de

Jean-Michel LEGAVE, Directeur de recherche, INRA de Montpellier

Rapporteur

Pierre-Eric LAURI, Ingénieur de recherche, INRA SYSTEM de Montpellier

Rapporteur

Huguette SALLANON, Professeur à l'Université d'Avignon

Examinatrice

Hélène GAUTIER, Directrice de thèse, INRA Avignon

Examinatrice

Sous la direction de : Hélène Gautier

Gilles Vercambre



Unité Plantes et Systèmes
de Culture Horticoles

Remerciements

Je souhaite tout d'abord remercier de tout cœur mes encadrants **Hélène Gautier** et **Gilles Vercambre** qui m'ont suivi pendant ces années pour leur disponibilité, leur confiance, leur patience, leurs conseils, leurs discussions et critiques constructives et leur complémentarité. J'ai vraiment apprécié de travailler avec vous, merci pour tout ce que vous m'avez transmis, merci pour avoir toujours été là pour me relancer dans les périodes les plus difficiles, merci pour avoir tout mis en œuvre afin de me permettre d'effectuer mes expérimentations dans les meilleures conditions, merci pour vos soutiens, vos noblesses et vos gentillesse dont j'ai profité durant toutes ces années.

Je remercie les membres du jury, **Jean Michel Legave** de l'INRA de Montpellier, **Pierre-Eric Lauri** de l'INRA de Montpellier, **Huguette Sallanon** de l'Université d'Avignon et **Hélène Gautier** qui ont accepté de juger mon travail.

Je remercie également vivement **Michel Génard** et **Daniel Plénet** pour nos discussions autour des expérimentations, leurs conseils et leurs points de vue durant toutes ces années.

Je n'oublie évidemment pas de remercier ceux qui ont donné de leur temps et de leur énergie pour m'accompagner avec le sourire et la motivation au verger, sous tunnel et sous serre. En particulier **Valérie**, **Guillaume**, **Frédéric**, **José**, **Michel**, **Cécile** et **Pierre** pour leurs appuis techniques, tout le temps qu'ils m'ont consacré, leurs aides et leurs gentillesse durant les années des expérimentations.

Je tiens également à remercier l'équipe du laboratoire: **Laurent**, **Sylvie**, **Emilie**, **Doriane**, **Patricia** et **Guy** pour leur sympathie et avec qui j'ai analysé mes échantillons.

Merci pour les stagiaires, thésards et post-doc avec qui nous avons partagé nos difficultés mais aussi et surtout de très bons moments!

Merci à mes amis, **Mirna**, **Rana**, **Safaa**, **Loreen**, **Linda** et **Younes Youssef** pour leurs encouragements et leur soutien.

Merci à mes parents, **Mounira** et **Ali ADRA** qui ont toujours soutenu mes décisions, qui ont su m'encourager malgré l'éloignement et accepter du fait que je sois assez loin.

Merci à toute ma famille ; mon oncle **Hassan**, mes sœurs: **Rawdaa**, **Rawaa**, **Mona** et **Myriam** et mes frères: **Ryad** et **Mohammed** et mon cousin **Daniel** pour leur soutien infailible tout au long de ces années.

Merci à mon amour, **Ali Alwanous** qui a été loin géographiquement mais qui m'a soutenu énormément sans me laisser me décourager, qui m'a rendue heureuse et optimiste, qui m'a rendu la vie plus belle et facile depuis toujours et encore plus ces derniers temps !

***“Never give up your dream just because of the time it will take to accomplish it.
The time will pass anyway”.***

Earl Nightingale

Table des matières

INTRODUCTION

CHANGEMENT CLIMATIQUE ET TEMPERATURE.....	3
CHANGEMENT CLIMATIQUE ET PRECIPITATION.....	5
CHANGEMENT CLIMATIQUE ET AGRICULTURE	7

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

1. TEMPERATURE ET DEVELOPPEMENT	13
1.1. Phénologie.....	13
1.2. Notion de temps thermique.....	13
1.3. Impact de la température sur la dormance	16
1.4. Floribondité et floraison	19
1.5. Température et développement.....	22
2. TEMPERATURE ET CROISSANCE	25
2.1. Notion de température critique	25
2.2. Qualité des fleurs et nouaison.....	26
2.3. Croissance végétative.....	27
2.4. Croissance des fruits.....	29
3. TEMPERATURE ET QUALITE DES FRUITS	30
3.1. Température et maturation.....	30
3.2. Effet de la température sur la date de récolte des fruits.....	32
3.3. Effets de la température sur les flux d'eau et de carbone entrant et sortant du fruit	32
3.4. Composition des organes.....	34
4. TEMPERATURE ET ECHANGES GAZEUX	36
4.1. Photosynthèse	36
4.2. Respiration.....	39
4.3. Conductance stomatique.....	39
CONCLUSION	40

MATERIELS ET METHODES

1. PRESENTATION DU MATERIEL VEGETAL ET CONDUITE DE LA CULTURE	44
2. TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX	44
3. MESURES CLIMATIQUES	47

3.1. Température, humidité relative et déficit de pression de vapeur	47
3.2. Calcul du temps thermique	48
4. MESURES ECOPHYSIOLOGIQUES.....	48
4.1. Mesure du potentiel hydrique	48
4.2. Mesure des échanges gazeux.....	48
5. PHENOLOGIE, DEVELOPPEMENT ET CROISSANCE	50
5.1. Floraison	50
5.2. Développement et croissance végétative.....	50
5.3. Développement et croissance des fruits.....	51
6. COMPOSITION BIOCHIMIQUE	52
6.1. Brix et teneur en matière sèche	52
6.2. Acidité titrable.....	52
6.3. Teneurs et concentrations en métabolites primaires	52
6.4. Teneurs en microconstituants	52
7. ANALYSES STATISTIQUES.....	53

ELEVATION DE TEMPERATURE, DEMANDE CLIMATIQUE ET ECHANGES GAZEUX

1. CARACTERISATION PHYSIQUE DES DIFFERENTS TRAITEMENTS THERMIQUES.....	54
2. ELEVATION DE TEMPERATURE ET FONCTIONNEMENT PHYSIOLOGIQUE DE L'ARBRE	57
2.1 Potentiel hydrique:.....	57
2.2 Echanges gazeux.....	57
3. DISCUSSION	60
3.1 Effet du climat sur le statut hydrique de la plante	60
3.2 Climat, statut hydrique et photosynthèse foliaire	61

TEMPERATURE, DEVELOPPEMENT ET CROISSANCE VEGETATIVE

1. DYNAMIQUE DE LA CROISSANCE VEGETATIVE	66
1.1 Dynamique du débourrement et devenir des bourgeons.....	66
1.2 Développement et croissance des pousses.....	68
1.3 Vitesse d'émergence des feuilles et d'allongement des axes.....	69
1.4 Longueur des pousses et nombre de feuilles.....	71
1.5 Surface foliaire.....	72
2. CONSEQUENCE SUR L'ARCHITECTURE DE L'ARBRE	73
2.1 Développement des pousses principales et axillaires	73
2.2 Croissance végétative finale	75

3. FLORIBONDITE ET FLORAISON	76
3.1 Floribondité.....	76
3.2 Date de floraison et étalement.....	77
4. DISCUSSION	79
4.1 Dynamique de développement et architecture	79
4.2 Architecture et floribondité.....	81

TEMPERATURE, CROISSANCE ET QUALITE DES FRUITS

1. CROISSANCE DU FRUIT	86
1.1 Dynamique de croissance des fruits.....	86
1.2 Vitesse de croissance des fruits.....	87
1.3 Durée de croissance des fruits.....	89
1.4 Conductance cuticulaire des fruits.....	90
1.5 Coloration des fruits.....	91
1.6 Poids et teneur en matière sèche du fruit.....	92
1.6.1 Poids frais du fruit.....	92
1.6.2 Poids sec du fruit.....	93
1.6.3 Teneur en matière sèche du fruit.....	93
1.6.4 Teneur en matière sèche structurale du fruit.....	95
1.6.5 Croissance du noyau.....	95
1.6.6 Nombre de cellules.....	97
2. COMPOSITION DU FRUIT	98
2.1 Analyse factorielle discriminante des variables caractérisant la qualité des fruits récoltés à maturité en 2014 et 2015 sous différents scénarios climatiques	98
2.2 Analyse année par année des effets des traitements thermiques sur la teneur en composés d'intérêt des fruits récoltés à maturité.....	100
2.3 Teneur en sucre solubles totaux.....	102
2.4 Teneur en sucre individuel	103
2.5 Teneur en acides organiques.....	105
2.6 Concentration en sucre du fruit	106
2.7 Concentration en acides organiques des fruits.....	107
2.8 Teneur en vitamine C.....	109
3. DISCUSSION	110
3.1 Dynamique et durée de la croissance des fruits :.....	110
3.2 A la récolte.....	114
3.2.1 Effets de l'élévation de température sur les carbohydrates et des acides organiques:.....	114

3.2.2 Métabolisme.....	117
3.3 Plus grande importation : capacité de transfert ou force de puits	119
3.4 Effet de la température sur la vitamine C.....	121
CONCLUSION	122

SYNTHESE ET PERSPECTIVES

SYNTHESE	124
Le climat, au-delà de la température.....	124
Température, vitesse et durée de croissance	124
Croissance végétative et croissance des fruits	125
Croissance végétative, acquisition du carbone et statut hydrique	127
Température et composition des fruits.....	128
Température, croissance et développement pluriannuel.....	128
PERSPECTIVES	130
Autour de la modélisation.....	130
Autour de la croissance et de la composition du fruit.....	132
Autour d'un modèle de culture arbre.....	133
Autour de la prédiction du débourrement et de la floraison	136
BIBLIOGRAPHIE	136

INTRODUCTION

Les émissions anthropiques de gaz à effet de serre ont augmenté depuis l'époque préindustrielle en raison essentiellement de la croissance économique et démographique. Ces activités ont contribué à l'augmentation des concentrations en dioxyde de carbone, méthane, protoxyde d'azote, aérosols et autre gaz à effet de serre dans l'atmosphère. Ces émissions ont entraîné des concentrations atmosphériques sans précédent depuis au moins 800 000 ans, perturbant ainsi le bilan énergétique de l'enveloppe superficielle terrestre, ainsi que ses bilans hydrologique et chimique (IPCC, 2007).

Changement climatique et température

Leurs effets, associés à ceux d'autres facteurs anthropiques, sont la cause principale du réchauffement observé depuis le milieu du XX^{ème} siècle. Le résultat de ce réchauffement climatique est l'accroissement de la température moyenne mondiale. Les résultats, présentés dans le dernier rapport du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), suggèrent de fortes évolutions climatiques avec une augmentation des températures moyennes de 0,3 °C à 4,8 °C à la fin du XXI^{ème} siècle (2081-2100) par rapport à la période 1986-2005 (Figure 1)¹.

Ce réchauffement présente de fortes variations suivant les régions du globe et suivant les saisons. Le réchauffement devrait ainsi être nettement plus prononcé dans l'Arctique par rapport à la moyenne mondiale (GIEC, 2014), et avec un réchauffement plus important durant les mois d'hiver². Le Bassin Méditerranéen, en particulier ses rives Sud et Est³, devrait être également plus touché par le changement climatique au cours du XXI^{ème} siècle.

A l'échelle de la France, l'augmentation des températures moyennes depuis 1900 concerne l'ensemble du territoire. Elle varie d'une région à l'autre : de 0,7°C dans le Nord-Est du pays jusqu'à 1,1°C dans le Sud-Ouest (Ademe, 2015). D'après Ouzeau et al. (2014), à l'horizon 2021-2050, l'ensemble des scénarios montre une hausse des températures moyennes, comprise entre 0,6 °C et 1,3 °C, toutes saisons confondues, par rapport à la période 1976-2005. Cette hausse devrait être plus importante jusqu'à 2°C dans le Sud-Est de la France en été. Au-delà, à l'horizon 2071-2100, les températures moyennes prédites montrent une forte augmentation, comprise entre 0,9°C en hiver et 1,3°C en été pour le scénario de plus faibles émissions (RCP 2.6), mais pouvant atteindre de 3,4°C à 3,6°C en hiver et de 2,6°C à 5,3°C en été pour le scénario de croissance continue des émissions

¹ https://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/syr/SYR_AR5_FINAL_full_fr.pdf

² <http://www.greenfacts.org/fr/changement-climatique-arctique/index.htm>

³ http://planbleu.org/sites/default/files/publications/changement_clim_energie_med_fr_0.pdf

de siècle, avec une augmentation associée de l'intensité mais surtout de la durée, certaines vagues approchant les 90 jours.

Conséquence du réchauffement climatique, on observe donc à l'échelle globale et de façon plus ou moins intense selon les régions du globe, à la fois une hausse des températures moyennes ainsi qu'une augmentation des épisodes extrêmes avec des températures temporairement très élevées.

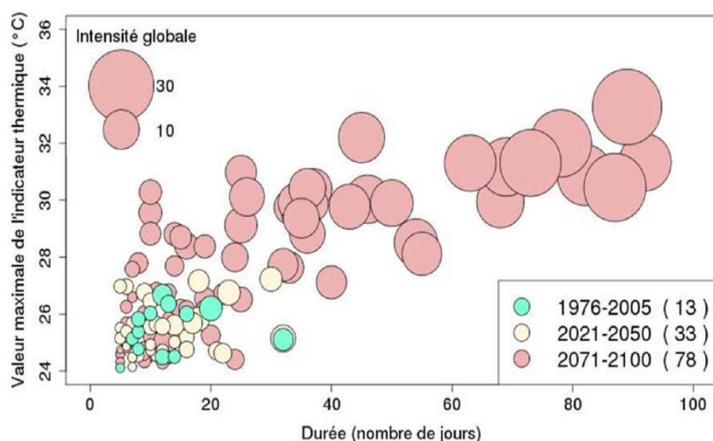


Figure 2: Evolution du nombre de vagues de chaleur à partir d'un indicateur thermique quotidien sur la France prenant en compte la durée de la vague de chaleur et son intensité de 1976 à 2100 avec le modèle Aladin Climat et le scénario RCP 8.5 : la taille des bulles est proportionnelle à l'intensité globale (°C). D'après Soubeyrou et al. (2015).

Changement climatique et précipitation

Les changements climatiques auront également des impacts importants sur le cycle de l'eau. L'agriculture irriguée est le premier secteur consommateur d'eau en Méditerranée : elle utilise, en moyenne plus de 64%, de la demande totale en eau pouvant aller jusqu'à près de 82 % dans la partie Sud et Est du bassin Méditerranéen. L'agriculture sera donc particulièrement affectée par l'impact du changement climatique sur la ressource en eau⁴. La hausse des températures induit une augmentation directe de la demande évaporative (Teskey et al., 2015). De façon complémentaire, les niveaux de précipitation et leur répartition annuelle seront altérés :

- En hiver, l'ensemble des simulations montre une augmentation progressive des précipitations aboutissant à un changement de précipitations de l'ordre de 0,10 à 0,85 mm/jour en moyenne en fin de siècle à l'horizon 2071-2100 (Ouzeau et al., 2014).
- En été, les simulations, pour l'ensemble des modèles, mettent en évidence, une diminution des précipitations à partir de la seconde moitié du siècle, de 0,16 à 0,38 mm/jour à l'horizon 2071-2100 par rapport à la période référence 1976-2050 (Tableau 1, Ouzeau et al., 2014).

⁴ http://www.gisclimat.fr/sites/default/files/ONERC_rapport_de_synthese.pdf

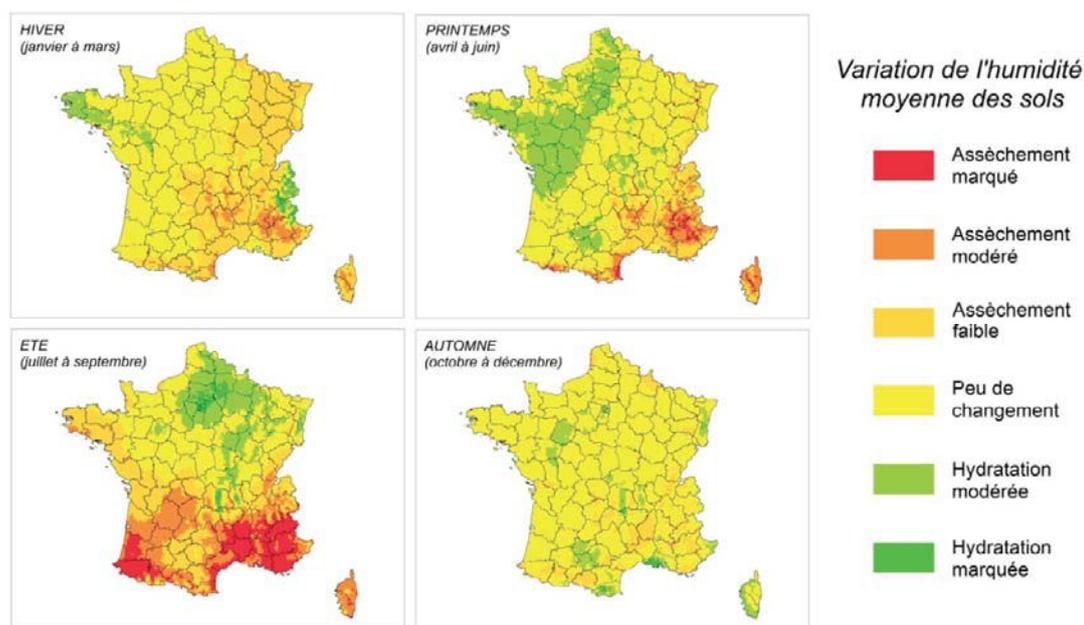
PRECIPITATIONS		C25	WRF	Aladin-Climat	C75
HIVER					
2021-2050	RCP 2.6	-0,13	Indisponible	+0,21	+0,34
	RCP 4.5	-0,21	+0,07	+0,01	+0,32
	RCP 8.5	-0,16	+0,41	+0,20	+0,41
2071-2100	RCP 2.6	-0,19	Indisponible	+0,10	+0,39
	RCP 4.5	-0,8	+0,54	+0,11	+0,42
	RCP 8.5	-0,13	+0,85	+0,28	+0,54
ETE					
2021-2050	RCP 2.6	-0,27	Indisponible	~0	+0,11
	RCP 4.5	-0,40	+0,42	+0,36	~0
	RCP 8.5	-0,49	+0,08	+0,15	~0
2071-2100	RCP 2.6	-0,31	Indisponible	+0,05	+0,14
	RCP 4.5	-0,48	+0,15	-0,16	~0
	RCP 8.5	-0,70	+0,32	-0,38	-0,17

Tableau 1: Ecart de précipitations par rapport à la période de référence moyenne 1976-2005 (en mm/jour), pour chacun des modèles et scénarios (Profils représentatifs d'évolution de concentration ; RCP 2.6, RCP 4.5 et RCP 8.5), pour les horizons 2021- 2050 et 2071-2100. D'après Ouzeau et al. (2014).

L'augmentation des précipitations hivernales prédite serait plus marquée au Nord et la diminution des précipitations estivales serait plus importante au Sud. Une étude menée sur les précipitations dans les Pyrénées Orientales prédit une diminution de 15 % au cours de la période 2040-2060. Cette baisse s'observera surtout en été et de manière très modérée en hiver (Maton et al., 2010). Dans de nombreuses régions, la modification du schéma des précipitations et de leur forme (pluie, neige) va modifier les systèmes hydrologiques, et affecter les ressources en eau en termes de quantité et de qualité. Consécutivement à l'augmentation de la température et du rayonnement, l'évaporation plus importante des masses d'eau participera à la diminution des quantités de ressources disponibles et exploitables et à une forte augmentation du nombre de jours d'étiage⁵. Cette diminution de la disponibilité en eau pour l'irrigation, en particulier en période estivale, est à mettre en lien avec l'augmentation des besoins des cultures sur ces mêmes périodes. En 2030, les besoins en eau d'irrigation de l'agriculture seraient de 10% supérieurs à ceux d'aujourd'hui, à surfaces et cultures constantes (projet VULCAIN). Cette hausse des besoins en eau d'irrigation sera proche de 30% en 2050 dans les Pyrénées Orientales. Les ressources en eau seront donc réduites de 20% en moyenne entre mai et septembre (période où les besoins agricoles sont les plus importants) et de 30% en octobre et novembre (Maton et al., 2010). La conjonction de températures élevées et d'une diminution des précipitations estivales peut conduire à des épisodes de sécheresses plus intenses (Figure 3). La fréquence et l'intensité de ces épisodes devraient augmenter ainsi que leur durée en particulier sur le bassin méditerranéen, passant de 2 à 8 jours d'épisode sec par an (Ouzeau et al., 2014). La diminution des précipitations moyennes et

⁵ Etiage : période de l'année où le niveau d'un cours d'eau atteint son point le plus bas (basses eaux).

l'augmentation de l'évaporation conduiront à une diminution des ressources en eau et à une augmentation de la sévérité des sécheresses, associées à des impacts sur l'environnement et les populations plus marqués qu'ailleurs⁶.



Changement climatique et agriculture

Au niveau agricole, l'effet du changement climatique pourrait être très différent selon les sites, de par la variabilité régionale du réchauffement climatique, de différences des caractéristiques des sols, et de pratiques agricoles possibles avec notamment l'irrigation des cultures. Dans les régions tropicales chaudes, les cultures montrent une plus grande sensibilité au réchauffement climatique, et les effets du réchauffement climatique y sont défavorables alors que dans les régions tempérées, les effets sont plus contrastés suivant les zones géographiques et suivant les cultures (Easterling et Apps, 2005). Le plafonnement des rendements observé sur blé en France et en Europe met en évidence l'effet déjà possible du réchauffement climatique (Figure 4). Les simulations effectuées pour le blé et le maïs montrent un effet légèrement positif dans le nord, alors que des chutes de rendement dans le sud peuvent apparaître, avec les effets combinés de températures excessives et de la sécheresse. Une augmentation des rendements en riz est observée avec un réchauffement de

⁶ <http://link.springer.com/article/10.1007/s00382-015-2507-3/fulltext.html>

1°C (Easterling et Apps, 2005). Au-delà, un effet négatif est mis en évidence chez le maïs et le blé (Easterling et Apps, 2005). Les rendements en blé sont affectés en réponse au changement climatique, avec une baisse en rendement de 10% à +2°C. Cette baisse atteint 25% pour une augmentation de température de +4°C (Figure 5). La réponse de la plante à une température élevée peut varier entre le jour et la nuit. Ainsi chez le soja, Gibson et Mullen (1996) ont montré que les réductions de rendement en soja à températures élevées sont principalement une réponse à la température du jour et que les températures nocturnes modérées à élevées ont un faible effet sur les composants du rendement.

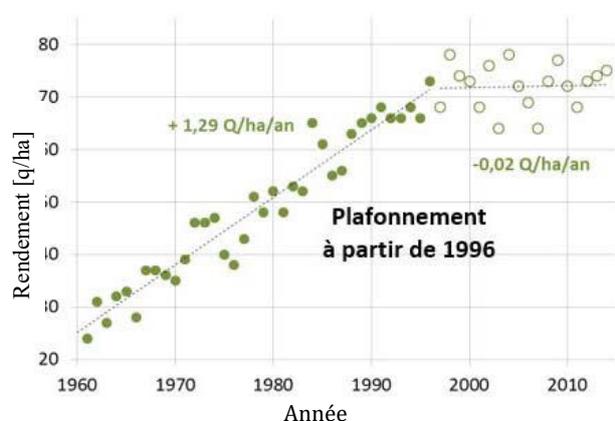


Figure 4 : Evolutions observées du rendement moyen du blé tendre en France (Agreste).

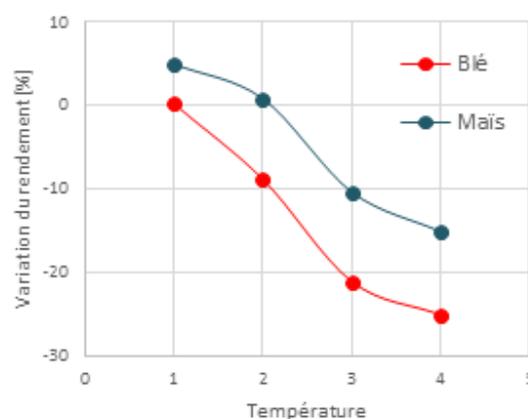


Figure 5 : Simulation des effets du réchauffement climatique sur le rendement du blé et du maïs en zone tempérée à partir des études répertoriées dans le 3^{ème} rapport de l'IPCC. D'après Easterling et Apps (2005).

Les modifications du climat, et plus particulièrement, l'élévation des températures moyennes et l'augmentation d'épisodes avec des stress thermiques peuvent se répercuter sur le cycle phénologique de la plante, et modifier la durée de la saison de végétation. Des effets du réchauffement climatique sur les arbres fruitiers sont observés sur le terrain depuis quelques années. En arboriculture, on a observé des changements dans les dates des différents stades phénologiques (dormance, débourrement, floraison, maturation) et la durée de cycle du développement et de croissance. L'avancée de la floraison, à des périodes où les gels nocturnes sont particulièrement fréquents, augmente le risque de dégâts printaniers. L'augmentation de la température peut également avoir un impact à différentes saisons selon les stades de développement des cultures (Maton et al., 2010). Au-delà du fonctionnement de la plante, le changement climatique est aussi associé à des risques accrus de maladies et de prolifération des ravageurs qui entraînent des pertes importantes de rendement (Peltonen-Sainio et al., 2010). La température joue un rôle essentiel dans l'élaboration du rendement et de la qualité des fruits car

elle intervient sur de multiples processus du fonctionnement de l'arbre et du fruit. Pour mieux anticiper et accompagner les effets du réchauffement climatique dans un futur proche et lointain, il apparaît important de mieux étudier les effets d'une élévation de la température sur le développement des plantes, leurs croissances ainsi que sur leurs métabolismes. Ces effets multiples peuvent également s'amplifier dans le temps, en particulier pour les plantes pérennes. Si beaucoup d'études ont été menées sur l'effet de la température sur le fonctionnement de la plante, ces études ont essentiellement porté sur des espèces annuelles et en s'intéressant à un nombre limité de processus (photosynthèse, croissance ...) sans toujours chercher à s'intéresser à leurs interactions.

L'horticulture est très exposée aux changements climatiques. D'une part, les perturbations dans le calendrier et les durées des phases phénologiques d'arbres fruitiers pourraient être d'une grande importance économique, car ils pourraient avoir des impacts directs sur les différentes étapes d'élaboration du rendement et donc sur le rendement final (Chmielewski et al., 2004). Les accidents climatiques ont par exemple un impact fort sur la production; la courte phase de la floraison demeurant la période la plus critique (Blondeau et Gravier, 1995). L'avancée de la floraison, à des périodes où les gels nocturnes sont particulièrement fréquents, augmente le risque de dégâts printaniers. D'autres impacts sont également attendus, comme la modification de la qualité du fruit (coloration, rapport sucres/acides), de la dynamique de croissance reproductive et végétative. De plus, les arbres fruitiers se caractérisent par un cycle de croissance et de développement long, avec des investissements importants pour une durée de vie du verger de 15 à 20 ans. Les enjeux sont majeurs pour ces cultures pérennes à fort impact économique : planter aujourd'hui c'est se projeter entre 2020 et 2050 et donc s'interroger sur les stratégies d'adaptation au changement climatique.

Durant la durée de vie du verger, la régularité et la qualité de la production s'élaborent avec des impacts forts de la température sur de nombreuses phases et processus (effets cumulés, effets de seuil, effets de rythme). Ainsi comparée aux cultures annuelles, l'arboriculture fruitière est particulièrement exposée aux impacts du changement climatique du fait de conséquences pluri-annuelles et cumulatives.

Les objectifs ont été d'étudier les effets d'une élévation de la température sur le développement végétatif et reproducteur du pêcher, et ses conséquences sur la production en termes de rendement et de qualité des fruits. L'effet de la température a été étudié au cours de différentes phases, pour mieux mettre en évidence d'éventuelles périodes critiques. L'étude s'est focalisée sur différents processus, aussi bien en terme de développement (émergence des organes) qu'en terme de croissance. L'effet de la température sur l'acquisition des ressources (eau et carbone) ainsi que sur le métabolisme du fruit a également été étudié de manière à appréhender le fonctionnement

intégré de l'arbre depuis l'échelle des organes jusqu'à l'échelle de l'arbre. Ce travail s'est également attaché à mieux comprendre l'effet d'une élévation de la température sur la pérennité des arbres et leur production, la croissance de l'année n impactant directement à la fois le potentiel de production de l'année suivante (floribondité et floraison ...) ainsi que le fonctionnement de l'arbre (croissance et architecture, mise en réserve).

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

1. Température et développement

1.1. Phénologie

La phénologie est l'étude de l'apparition d'événements annuels périodiques pour la plante tels que germination, débourrement, floraison, apparition et chute des feuilles, maturité des fruits. Pour les végétaux pérennes, ces phases s'étendent avec une phase active durant l'été, et une phase inactive (du point de vue macroscopique) en hiver. Ainsi, à la fin de l'été, la croissance s'arrête, et les bourgeons deviennent incapables de croissance. Puis au printemps, les bourgeons redeviennent capables de croître et déploient un nouvel appareil végétatif (rameaux, feuilles) et reproducteur (fleurs). L'évolution de ce cycle annuel de développement est dépendant des conditions environnementales (Charrier, 2011). La température est, avec la photopériode, un facteur important dans la date de manifestations des étapes de développement de la plante. La phénologie est ainsi un bon indicateur du réchauffement climatique.

En France, une réduction de la durée de tous les stades phénologiques a été observée sur tournesol : levée plus rapide, floraison plus précoce (de 4 à 6 jours) et récolte avancée (de 7 à 12 jours), cette anticipation est bien corrélée à l'augmentation de la température (Levrault et al., 2007-2010). Dans le cadre du projet "CLIMATOR" (Brisson et Levrault, 2007-2010), les projections prévoient une avancée des stades phénologiques et de la date de récolte pour les cultures d'hiver (blé et colza) de 8 jours dans un futur proche (FP: 2020-2049) et de 16 jours dans un futur lointain (FL: 2070-2099) par rapport à la période de passé récent (PR: 1970-1999). Les cultures de printemps (tournesol, sorgho et surtout le maïs) subiraient un décalage phénologique encore plus important avec une avancée des dates comprise entre 13 et 26 jours dans un futur proche (FP) et entre 27 et 44 jours dans un futur lointain (FL). En Allemagne, les stades phénologiques de nombreuses plantes horticoles ont été avancés dans la dernière décennie du XX^{ème} siècle (Chmielewski et al., 2004).

1.2. Notion de temps thermique

Les processus caractérisant le développement de la plante dépendent fortement de la température. Ainsi on peut caractériser le temps nécessaire pour la croissance d'un organe ou le passage d'une phase de développement à une autre en utilisant un cumul de température appelé temps thermique ou somme de degrés-jours. Le temps thermique est utilisé pour décrire la durée des processus biologiques (McMaster et Wilhelm, 1997) et pour estimer les dates de la floraison et du débourrement (Cannell et Smith, 1983). Appliquer le temps thermique pour représenter des phénomènes, ou évaluer leur vitesse en fonction de la température, consiste à faire l'hypothèse d'une réponse « à peu près linéaire » dans une gamme de températures données. Il faut donc évoquer le domaine de validité thermique dans lequel on réalise l'étude. La

réponse des différents stades de développement est classiquement considérée entre deux températures extrêmes :

- (i) Une température de base (T_{base}) en-dessous de laquelle le développement ou la croissance sont nuls (Salazar-Gutierrez et al., 2013), on parle alors d'un «zéro de végétation». Au-delà de cette température, la vitesse de développement des plantes est directement proportionnelle à la température.
- (ii) Une température maximale (T_{max}) au-delà de laquelle le processus considéré est ralenti (croissance faible) ou totalement stoppé (arrêt du développement) quand la température est supérieure à T_{max} (Olivier et Annandale, 1998).

On suppose que chaque étape de développement peut avoir une température de base différente (Salazar-Gutierrez et al., 2013). Par exemple, la vigne atteint le stade mi-floraison pour une somme de 400°jour ($T_{base}= 10^{\circ}\text{C}$). La mi véraison est atteinte pour 800°jour et la maturité ($T_{base}= 12.5^{\circ}\text{C}$) pour 1500°jour (Chevet et Soyer, 2006).

La température de base peut être très variable selon les espèces, comme cela a été observé sur la croissance des bourgeons qui varie selon les espèces de 0°C pour le blé, à 4.8°C pour le tournesol, 6°C pour le maïs, 7°C pour le pêcher et 10°C pour la vigne (Roussel, 2012 ; Weinbaum et al., 1984). Si ces températures sont relativement stables pour une espèce, il apparaît toutefois une variabilité variétale (De Souza et al., 2011).

Les températures de base ont été comparées pour différentes variétés de pêcher (De Souza et al., 2011), et pour différentes périodes. Les températures de bases étaient de 10°C pour la période entre débourrement et floraison, de 12°C pour la période allant de la floraison à la fructification (de la chute des pétales aux fruits de taille moyenne) et de 14°C pour la maturité.

Différentes méthodes de calcul du temps thermique ont été développées. Elle s'appuie sur ces températures (T_{base} , T_{max}) avec différentes hypothèses sur l'effet des températures extrêmes sur les processus de développement, allant d'un simple ralentissement jusqu'à un arrêt total du développement (Figure 6). Le Tableau 2 résume les dates prédominantes des stades de croissance et le nombre de degré heure de croissance (GDH growth degree hour) accumulés au début de chaque phase pour une variété d'abricot « Búlia » (Pérez-Pastor et al., 2004).

Growth stage	Date	Duration days	GDH (°C) Initial*
Bud completely closed covered by brown scales	< 15 Feb	-	-
Flower bud swelling. Buds are closed and light scales are perceptible	15–25 Feb	11	0
Beginning of vegetative bud swelling	21–25 Feb	5	1035 ± 58
Bud open and green leaf tip perceptible	26–27 Feb	2	1827 ± 77
Calyx perceptible, sepals closed forming a red ball	26 Feb–4 Mar	7	1827 ± 77
First leaves emerging	28 Feb–5 Mar	6	2153 ± 213
Beginning of the first shoot growth, internodes lengthen	1–12 Mar	12	2334 ± 262
Flower petals perceptible, forming a hollow ball	5–6 Mar	2	3274 ± 319
Expanding leaves, not yet full size	6–12 Mar	7	3504 ± 275
Flower starting to open and the pistil anther perceptible	7 Mar	1	3784 ± 283
Full bloom, 50% of open flowers	7–9 Mar	3	3784 ± 283
Flower fading	8–14 Mar	7	4125 ± 402
End of flowering, all petals fallen	10–14 Mar	5	4725 ± 413
Fruit set, beginning of ovary growth	10 Mar–1 Apr	23	4725 ± 413
Fully expanded leaves	13–20 Mar	8	5150 ± 337
Shoots about 20 and 70% of the final length	20 Mar–2 Apr	14	6596 ± 357
Green fruits surrounding by a wilted sepal crown	24 Mar–8 Apr	16	7177 ± 338
Physiological fruit drop	2–9 Apr	8	9269 ± 329
Fruits about 50% of final size	10–14 Apr	5	11234 ± 735
Fruits about 90% of final size	15–27 Apr	13	11886 ± 386
Beginning of fruit colouring	28 Apr–8 May	11	15124 ± 447
Fruit ripe for consumption, and showing full organoleptic characteristics	26 May–3 Jun	9	23116 ± 573
Second shoot growth	20 May–21 Jul	63	21332 ± 686
Beginning of senescence	10–20 Nov	11	86139 ± 1831
Leaves turned yellowish and started to fall	20–30 Nov	11	88377 ± 1976
Total leaf abscission. Winter dormancy period	15 Dec	-	93367 ± 1901

Tableau 2: Dates de différents stades phénologiques, durée et temps thermique entre stades de développement pour la variété d'abricot "Búlia". D'après Pérez-Pastor et al. (2004).

Des températures seuils supplémentaires ont également été introduites avec la notion de température optimale ou de température critique. La croissance est maximale pour la température optimale, et en deçà et au-delà de cette température, le développement de la plante est fortement ralenti. Certains paramètres déterminants pour la croissance des végétaux agissent positivement jusqu'à une certaine valeur, au-delà de laquelle leur action s'inverse: c'est ce qu'on appelle les effets de seuil (Agenis, 2006).

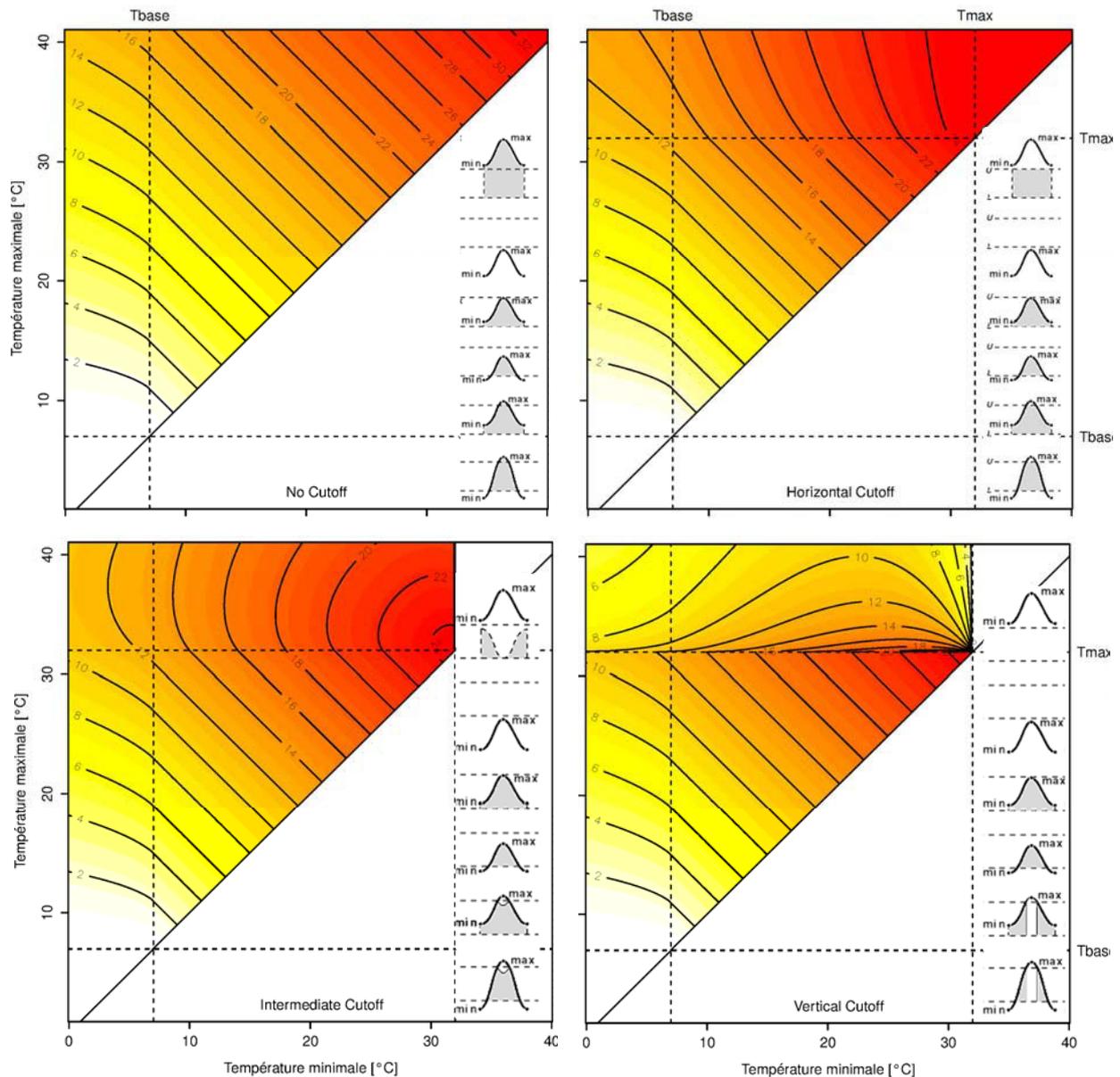


Figure 6 : Calcul du temps thermique selon différentes méthodes (No Cutoff, Horizontal, Intermediate et Vertical), pour une température de base de 7°C et une température maximum de 32°C. Les inserts donnent le concept sous-jacent aux différentes méthodes de calcul. Les couleurs et les isocontours indiquent le temps thermique du jour calculé selon la température minimale et maximale du jour. La méthode No-Cutoff utilise seulement une température minimale au-delà de laquelle le temps thermique s'accumule. La méthode Horizontal Cutoff soustrait les périodes où la température est inférieure à la température de base et limite l'accumulation du temps thermique au-delà de la température maximale. La méthode Intermediate cutoff ajoute un effet négatif du dépassement de la température maximale, alors que la méthode Vertical cutoff soustrait totalement les périodes où la température est supérieure à la température maximale, considérant un arrêt total de la croissance (d'après G. Vercambre, comm. pers.).

1.3. Impact de la température sur la dormance

Après la chute des feuilles, l'arbre entre en dormance⁷ pour la période hivernale. La dormance est une période de repos des plantes déclenchée par une baisse de la température et par la diminution de la photopériode. L'arrêt de la croissance des méristèmes apicaux et

⁷Dormance: c'est un terme général indiquant le contraire de la croissance, qui est une condition dans laquelle aucune croissance visible n'est observable dans les bourgeons (Hänninen et Tanino, 2011).

l'apparition des bourgeons sont les processus initiaux délimitant le cycle de dormance (Cooke et al., 2012). La dormance peut être divisée en trois états : la paradormance (arrêt de la croissance causée par des facteurs extérieurs au méristème mais à l'intérieur de la plante), l'endodormance (la vraie dormance liée à des causes hormonales) et l'écodormance (une quiescence liée aux conditions du milieu). Ce cycle est un mécanisme d'adaptation essentiel pour la survie en hiver dans les climats froids (Figure 7, Heide, 2003). La température et la photopériode contrôlent à la fois l'induction et la levée de dormance (Heide, 1974 ; 2003 ; Cooke et al., 2012). Pour entrer en dormance, les bourgeons ont besoin de températures nocturnes basses dès l'automne (Balandier, 1992). La variabilité interannuelle du climat associée aux températures seuils et aux besoins en froids conduisent à une forte variabilité inter et intraspécifique des temps nécessaires à la satisfaction des besoins en froid. Des températures proches de 4°C chez le bouleau induisent l'arrêt de la croissance apicale en jour long (Figure 7, Heide, 2003). Les arbres nécessitent un refroidissement hivernal et une accumulation suffisante de froid pour rompre la dormance et initier des fruits (Figure 7, Elloumi et al., 2013). C'est par exemple le cas chez le bouleau pubescent (*Betula pubescens* L.), où une longue exposition à des températures relativement froides est nécessaire pour provoquer le débourrement au printemps (Murray et al., 1989). Ainsi, le pêcher nécessite généralement 500-1000 heures ou plus en dessous de 7,2°C pour débiter sa saison de végétation, avec la floraison et la croissance végétative (Weinbaum et al., 1984). Si les bourgeons n'ont pas accumulé suffisamment de froid à cause du réchauffement climatique, les bourgeons resteront partiellement dormants au printemps et nécessiteront un temps thermique plus important pour le débourrement (Murray et al., 1989). La durée de la dormance peut être allongée, résultant d'une satisfaction de plus en plus tardive des besoins en froid (Hilaire et al., 2002 ; Legave, 2007 ; Seguin, 2007 ; 2010). Mauget et al. (1983) et Legave (2009) ont montré que des températures supérieures à 15°C durant des périodes essentielles à la satisfaction des besoins en froid (de septembre à décembre) induisent des durées de dormance plus longues. Ce résultat est confirmé par Heide (2003), où des températures exceptionnellement élevées en octobre et novembre 2000 (3 et 5°C supérieures à la normale, respectivement) expliquent une longue durée de dormance et un débourrement relativement tardif au printemps 2001 chez les espèces boréales (Figure 8). Cependant, pour des espèces dont l'induction de dormance n'est pas sensible à la photopériode (ex, des rosacées et écotypes), des températures nocturnes basses induisent un arrêt de croissance et l'induction de la dormance. Dans la plupart des cas, l'arrêt de croissance se produit en combinaison avec un raccourcissement de la photopériode (Hänninen et Tanino, 2011).

Le besoin en froid varie entre les espèces et au sein de chaque espèce, d'une variété à l'autre. Pour la pêche, selon Citadin et al. (2001), la plupart des cultivars ont des exigences en froid compris entre 200 et 400 heures pour la floraison, avec une température inférieure à 7,2°C (Tableau 3).

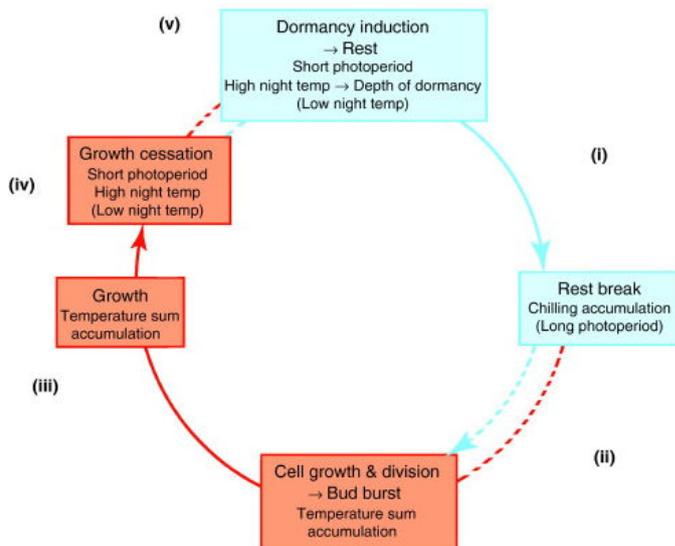


Figure 7 : cycle annuel de croissance et de dormance des arbres sous le contrôle de la température et de la photopériode. Les périodes de croissance sont indiquées en rouge et les périodes de dormance en bleu. D'après Hänninen et Tanino (2011).

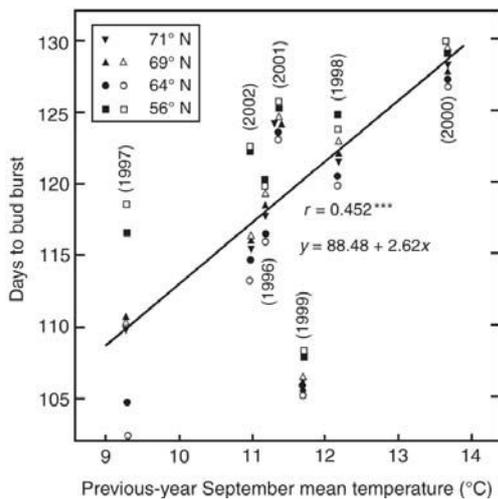


Figure 8 : Corrélation entre la température du mois de septembre (température mensuelle moyenne pour les différentes années) et la date de débourrement au printemps suivant dans une sélection de populations de bouleau poussant à différentes latitudes observée sur une période de 7 ans. D'après Heide (2003).

Tableau 3: Exigences en froid et date moyenne pour le début de la floraison et la floraison complète de certains cultivars de pêche au sud du Brésil. D'après Citadin et al. (2001).

Cultivar	Chilling h (≤ 7.2 °C)	Avg bloom date	
		First	Full
Planalto	400–500	20 Aug.	30 Aug.
Della Nona	400	23 Aug.	30 Aug.
BR-1	<300	9 Aug.	21 Aug.
Eldorado	300	28 Jul.	9 Aug.
Riograndens	300	30 Jul.	11 Aug.
Precocinho	150	16 Jul.	26 Jul.
Delicioso	200	22 Aug.	27 Aug.

La sélection de cultivars à faibles besoins en froid a permis l'extension de la culture du Pêcher en climat doux. L'adaptation par déplacement ou extension des aires de production (latitude, altitude) peut représenter une adaptation à moyen long terme en cas de difficultés pour l'adaptation génétique (Maton et al., 2010). Néanmoins, l'amélioration variétale est très longue chez les arbres fruitiers et l'introduction de caractères d'adaptation au milieu de géotypes d'intérêt commercial (cultivars) est difficile.

1.4. Floribondité et floraison

La température agit sur la productivité de la plante au travers du développement des bourgeons. Deux types de bourgeons coexistent chez les arbres fruitiers : les bourgeons végétatifs et les bourgeons floraux (ou inflorescenciel). La transition de l'état végétatif vers l'état floral est considérée comme l'une des étapes les plus importantes de l'ontogenèse d'un végétal. Jackson et Sweet (1972) ont montré que le passage des méristèmes de l'état végétatif vers l'état floral est contrôlé par des corrélations endogènes et des facteurs de l'environnement. La formation des fleurs chez les espèces fruitières passe par quatre phases essentielles : l'induction, suivie de l'évocation florale, l'initiation des primordia floraux et enfin la différenciation et la croissance des ébauches florales. La température joue un rôle clé dans la vie du bourgeon à trois moments de la saison chez le pommier (Lakso, 1994). Pour le pêcher, l'initiation florale ou l'organogenèse se déroule entre le mois d'août et le mois de novembre. Les ébauches florales sont tolérantes à la température mais selon la température des décalages peuvent apparaître dans le calendrier de leur formation. Ensuite, la croissance lente des primordia floraux (novembre-décembre) exige des températures basses, cette phase est donc sensible à l'élévation de la température. La dernière phase (janvier-avril) met en jeu le développement de la fleur qui est favorisé par les températures élevées ; les températures basses négatives lui sont néfastes si elles interviennent après une période chaude. Carraut (1968) impute le mauvais développement des bourgeons floraux d'abricotier à des températures trop élevées à l'automne. Par exemple, les ébauches florales chez la pêche n'ayant pas été exposées au froid ne supportent pas les températures de l'ordre de 25°C et se nécrosent si le traitement se prolonge (Bonhomme, 1998).

La date de floraison printanière de nombreuses espèces dépend des températures de printemps (Chmielewski et Rötzer, 2001). La floraison est le stade phénologique qui annonce, après la dormance, l'entrée en activité reproductive. C'est la phase la plus sensible au changement climatique (Grab et Craparo, 2011). Après la levée de la dormance, les ébauches deviennent de plus en plus sensibles aux températures. Pour le pêcher "Redhove", le seuil thermique de croissance des ébauches se situe entre 0°C et 3°C (Bonhomme, 1998) et la croissance des bourgeons floraux dépend surtout de l'accumulation de chaleur de sorte que la vitesse de croissance des bourgeons augmente considérablement avec des températures chaudes (Alonso et al., 2005 ; Chmielewski et al., 2004). Avec l'augmentation des températures en fin d'hiver puis au printemps, la satisfaction des besoins en chaleur va être plus rapide. Des

hivers et des printemps plus chauds ont tendance à amener une floraison plus précoce (Beaubien et Freeland, 2000 ; Seguin, 2010 ; Legave et al., 2008 ; Legave, 2009, Figure 9), comme cela a été décrit sur arbres fruitiers (Chmielewski et Rötzer, 2001). Ainsi, la floraison des pommiers et poiriers a été avancée d'une dizaine de jours en 30 ans (Seguin, 2007 ; 2010 ; Guédon et Legave, 2008).

La température critique à laquelle les bourgeons des fruits sont affectés dépend principalement de leur stade de développement. Les bourgeons sont les plus résistants durant l'hiver quand ils sont complètement inactifs. Quand ils commencent à gonfler et à se développer en fleurs, ils deviennent plus sensibles au gel. Par exemple, pour le stade du calice rouge, la mortalité des bourgeons atteints 90% à -12°C contre seulement 10% à -5°C⁸. Les différentes températures critiques pour les stades de développement du bourgeon sont résumées dans le Tableau 4.

Peaches	Bud Swell	Calyx Green	Calyx Red	First Pink	First Bloom	Full Bloom	Post Bloom
10% kill	-7°C	-6°C	-5°C	-3°C	-3°C	-2°C	-2°C
90% kill	-17°C	-15°C	-12°C	-9°C	-6°C	-4°C	-3°C

Tableau 4: Températures de printemps critiques pour les phases du développement des bourgeons de la pêche pour une mortalité des bourgeons atteignant 10% et 90%. Chiffres extraits de Washington (WSU EB0914).

Dans les zones à hiver doux où les besoins en froid sont incomplètement satisfaits, les bourgeons floraux peuvent chuter après que leurs ébauches se soient nécrosées (Bonhomme, 1998). L'effet des fortes températures survenant exceptionnellement pendant l'hiver a également été évalué. D'après Elloumi et al. (2013), différentes anomalies causées par l'élévation des températures hivernales ont été signalées chez le pistachier telles qu'un retard de la date de débourrement, une extension de la durée de floraison, une faible croissance végétative. Legave (2007) a également noté des levées de dormance anormalement échelonnées entre les bourgeons au sein d'un même arbre, conduisant par exemple à un allongement de la durée de floraison sur le cerisier dans le Sud-Est de la France. La levée de dormance peut également être incomplète et affecter la productivité en réduisant le taux de débourrement, et en induisant un étalement plus grand de la floraison et de la croissance végétative pouvant conduire à une chute des bourgeons floraux (Viti et al., 2010), une fructification moindre durant la saison conduisant à une diminution du rendement et de la qualité des fruits (Elloumi et al., 2013).

Pour les arbres fruitiers et la vigne, l'avancée généralisée de la phénologie peut poser des problèmes de risque de gel au moment de la floraison, et de qualité par avancée des stades sensibles (Cannell et Smith, 1986 ; Hilaire et al., 2002 ; Seguin et Soussana, 2006 ; Seguin, 2007 ; 2010 ; Agenis, 2006 ; Roussel, 2012 ; Chmielewski et al., 2004, Mauget et al., 1983, Figure 9).

⁸ [http://www.waldeneffect.org/blog/Fruit tree critical temperatures/](http://www.waldeneffect.org/blog/Fruit%20tree%20critical%20temperatures/)

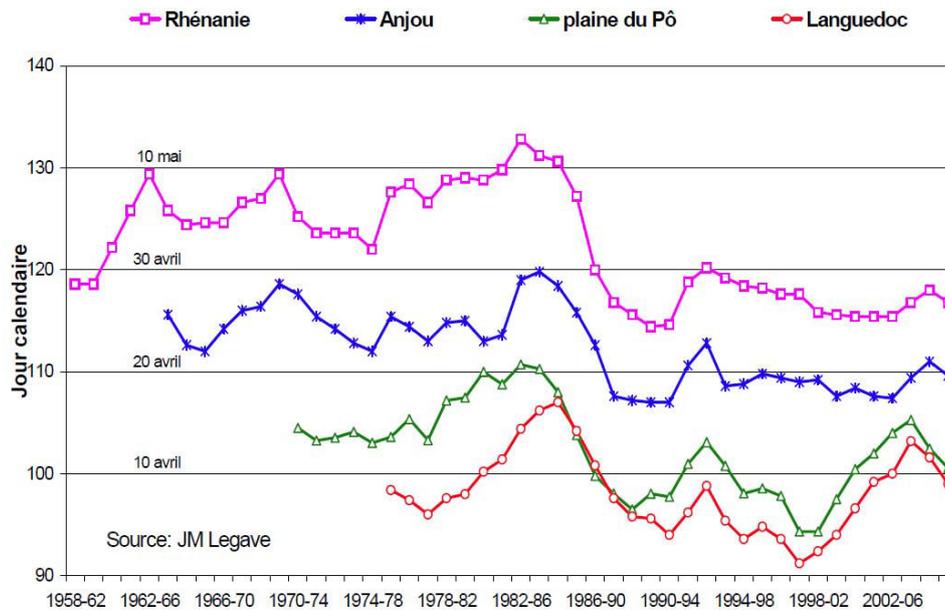


Figure 9 : Evolution de la moyenne mobile (5 ans) de la date estimée en verger du stade phénologique de début de floraison (F1) dans le cas du pommier Golden Delicious, considérée dans quatre régions européennes à climats contrastés. D'après Legave (2009).

La gravité des dommages aux fleurs et aux bourgeons floraux augmente avec la durée d'exposition aux températures gélives au printemps et durant l'hiver. Les dommages occasionnés par le gel réduisent le rendement en provoquant une forte chute des bourgeons floraux ou des jeunes fruits. Dans le Kent, les gelées de printemps au moment de la floraison de la pomme (*Malus pumila* Mill Cv. *Orange Pippin Cox*) provoquent d'importantes réductions des rendements environ une fois tous les 5 ans (Cannell et Smith, 1986). Sur pommier, à l'ouverture des bourgeons, de légers gels (température entre -10 °C et 0 °C) vont entraîner une diminution de la qualité des fruits tandis que des gels sévères (température inférieur à -10 °C) vont diminuer la production (Ricard, 2014). L'exposition des bourgeons à des températures négatives peut entraîner jusqu'à la destruction des bourgeons (Roussel, 2012). Dans le cadre du changement climatique, les simulations de l'avancée des stades phénologiques pour les climats futurs prévoient effectivement une augmentation des probabilités de risque de gel pour différentes espèces et en particulier l'abricotier et le pêcher (Figure 10).

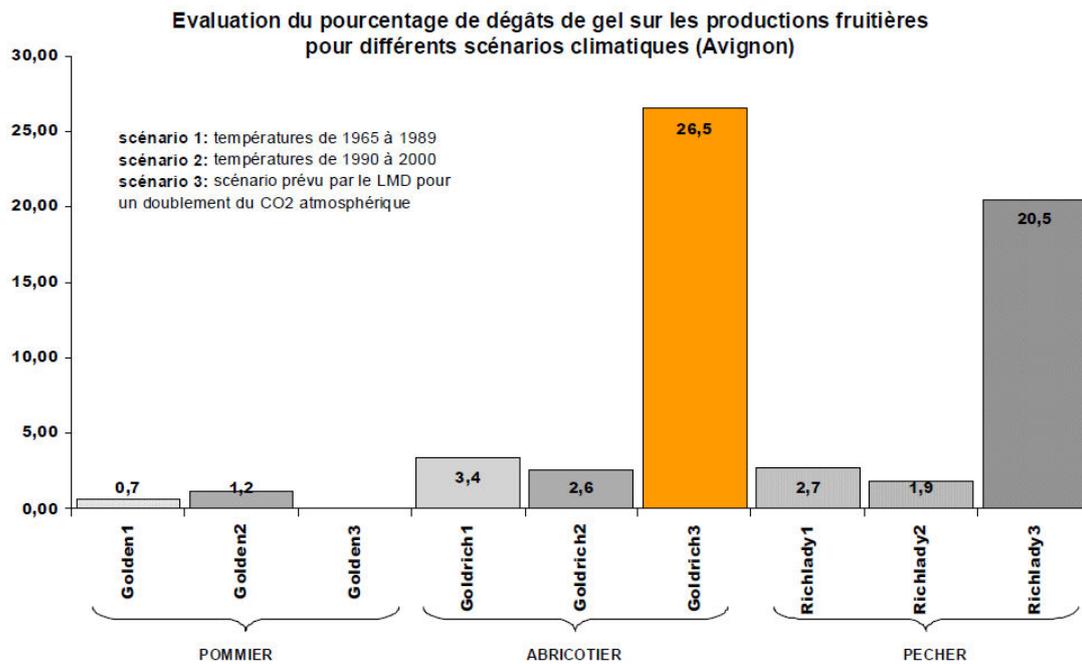


Figure 10 : Effet du réchauffement climatique sur les dégâts de gel simulés pour 3 productions fruitières (pommiers, abricotiers, pêchers) sur le site d'Avignon. D'après Seguin (2007).

1.5. Température et développement

a. Durée de croissance

Les variations interannuelles observées des dates de récolte des fruits confirment la forte influence des conditions météorologiques sur la production (Day et al., 2008). En arboriculture fruitière, la durée de croissance et de développement du fruit a tendance à diminuer en région méditerranéenne, probablement en raison d'un réchauffement plus marqué au printemps (Legave et al., 2008 ; Legave, 2009). Les températures dans l'intervalle de 30 à 40 jours après la floraison sont les plus critiques pour déterminer la date de maturité de la pomme (Warrington et al., 1999). Sur pêche, une élévation de température après la floraison induit un raccourcissement de la durée de croissance du fruit et anticipe la date de la maturité et de la récolte (Day et al., 2008). Ben Mimoun et DeJong (1999) et Marra et al. (2002) ont montré une forte corrélation entre la somme de degrés heures accumulés au cours des 30 premiers jours après la pleine floraison (growth degree hour GDH30) et le nombre de jours entre la floraison et la récolte pour plusieurs cultivars fruitiers à noyaux. Une élévation de la température durant cette période engendre une durée plus courte de croissance du fruit de pêcher (Legave, 2009 ; Ben Mimoun et DeJong, 1999 ; Marra et al., 2002). En viticulture et en arboriculture, on assiste à une avancée de plus en plus nette de la date de récolte, avancée encore plus rapide que l'avancée de la date de floraison. En conséquence, la durée de croissance des fruits est fortement raccourcie (Figure 11). A contrario, la chute des feuilles peut être très largement retardée à l'automne, étendant la saison de végétation (Nakamura et al., 2016, Figure 12). Dans les conditions tempérées, l'augmentation de la température accélère le rythme de développement et raccourcit les cycles de culture et, par suite, diminue la durée de l'assimilation du carbone par la

photosynthèse (Seguin, 2007). Ainsi, l'augmentation de température raccourcit la phase de remplissage du grain (Gate, 2008).

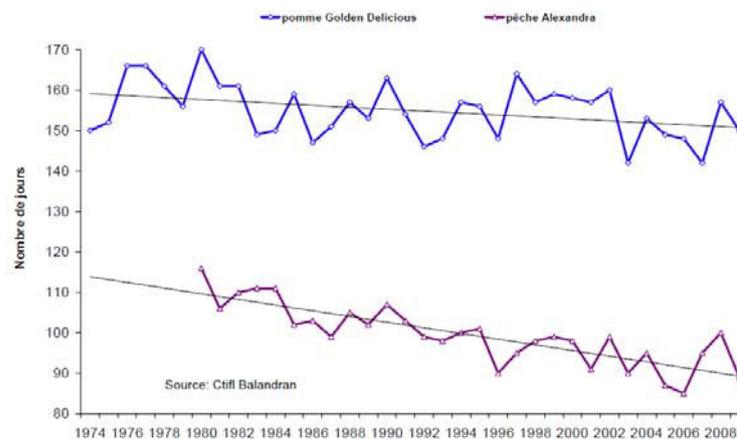


Figure 11 : Evolution annuelle de la durée de croissance du fruit (floraison à récolte) pour le pommier Golden Delicious (source: V. Mathieu) et le pêcher Alexandra (source C. Hilaire, d'après Legave 2009) dans les conditions climatiques du Languedoc (Nîmes).

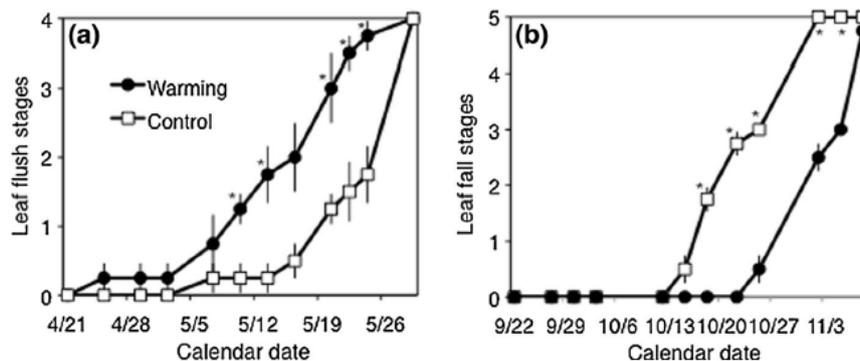


Figure 12 : (a) Dynamique de développement du Peuplier adulte avec en ordonnée les différents stades de développement (0 : stade dormant, 1 : débournement, 2 : émergence des feuilles, 3 : croissance foliaire, 4 : fin de croissance des feuilles) et (b) dynamique de chute des feuilles à l'automne (0 : pas de chute des feuilles, 1 : 1-20%, 2 : 21%-40%, 3 : 41-60%, 4 : 61-80% et 5 : 81-100%). Les symboles ouverts correspondent aux arbres témoins et les symboles pleins au traitement avec élévation de température de 1°C (Nakamura et al., 2016).

b. Emergence des organes

Le développement des organes tels que les feuilles sont des déterminants importants du rendement économique des cultures (El-shafi et al., 2013). La température est le principal facteur environnemental qui influe sur les processus d'émergence dès les premiers stades du développement (Nxawe et al., 2010). Sous les latitudes moyennes, l'émergence des feuilles de nombreuses espèces dépend de la température (Chmielewski et Rötzer, 2001). Cao et Moss (1989), sur céréales, montrent que l'émergence des feuilles est linéairement liée aux degrés jours accumulés (Figure 13). Ainsi avec le réchauffement climatique, le nombre final de feuilles développées sur les axes augmente (Li et al., 2012). Le taux d'apparition de feuilles est utilisé pour définir le concept de phyllochrone (Xue et al., 2004 ; El-shafi et al., 2013 ; Davidson et al., 2015). Le phyllochrone est défini comme la durée séparant l'apparition de 2 feuilles successives sur un axe (Xue et al., 2004 ; Eggers et al., 2004 ; Kervella et al., 1995 ; Davidson et al., 2015). Le

phyllochrone repose sur l'hypothèse d'une relation linéaire entre le développement des feuilles et la température. Les interactions génotypiques des plantes avec l'environnement influencent le phyllochrone (Davidson, 2006 ; Davidson et al., 2015). La stabilité du phyllochrone n'est effectivement pas toujours observée. Xue et al. (2004), Jame et al. (1999) ont constaté une relation non linéaire entre le phyllochrone et la température. Chez les jeunes pêchers en première saison de croissance, le nombre de feuilles produites sur un axe augmente avec les unités thermiques accumulées sur les pousses principales (Figure 14), mais le taux d'émergence des feuilles diminue régulièrement depuis le début jusqu'à la fin de la saison de croissance, avec des variations observées entre les arbres (Kervella et al., 1995).

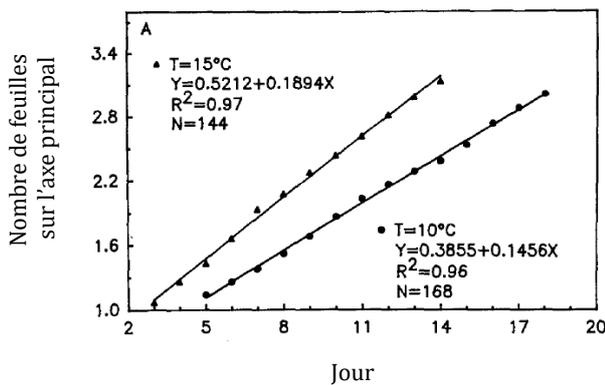


Figure 13 : Relation linéaire entre le nombre de feuilles sur la tige principale chez le blé (A) à deux températures (10 et 15°C). D'après Cao et Moss (1989).

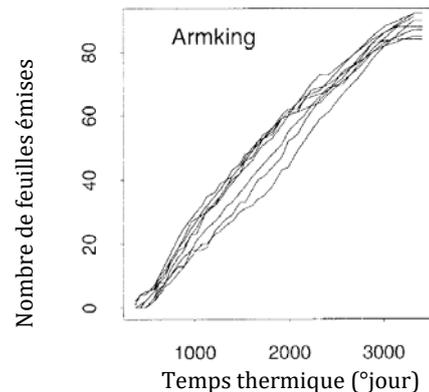


Figure 14 : Relation entre l'émergence des feuilles des pousses principales individuelles et la somme de degrés jour pour la variété de pêcher 'Armking'. Kervella et al. (1995).

Par exemple, Fleisher et al. (2006) ont constaté que le phyllochrone était bien constant jusqu'à une valeur de température optimale mais qu'au-delà, le phyllochrone augmentait fortement (Figure 15). De même, Cao et Moss (1989) confirme que le phyllochrone augmente de façon exponentielle avec la température chez le blé et l'orge. De façon complémentaire, le calcul du temps thermique pour estimer le phyllochrone est sujet à discussion. Outre une température de base (T_{base}), d'autres modèles introduisent des températures optimales (T_{opt}) et critiques (T_{critique}) pour mieux prédire l'émergence des feuilles (Davidson et al., 2015, Figure 16). Sur pêcher, le calcul du phyllochrone est basé sur l'utilisation de différentes températures cardinales: $T_{\text{base}} = 4^{\circ}\text{C}$, $T_{\text{Opt}} = 18\text{-}32^{\circ}\text{C}$ et $T_{\text{Critique}} = 40^{\circ}\text{C}$. Le phyllochrone moyen est de 414 et 447 °jours pour des traitements respectivement à 30°C et à 20°C. Sur les pêchers adultes, même si ces modèles permettent une meilleure prédiction de l'émergence des feuilles, il apparaît une variabilité du phyllochrone au cours du temps, variabilité qui semble sans rapport avec les variations saisonnières de la température, du rayonnement et de la photopériode. Il y a eu peu d'études sur le phyllochrone chez ligneux pérennes et la plupart ont porté sur des arbres jeunes, avec uniquement de la croissance végétative.

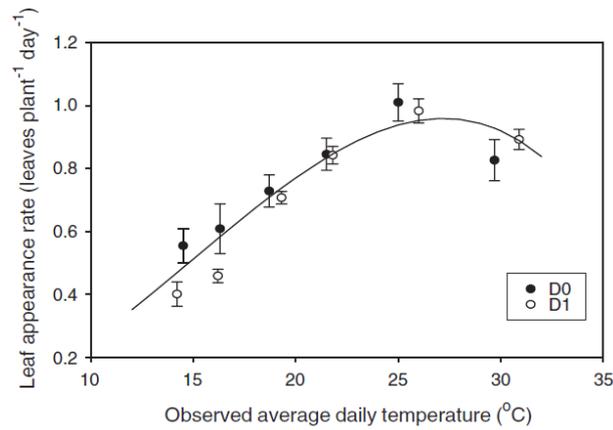


Figure 15 : vitesse d'émergence des feuilles de la pomme de terre en fonction de la température moyenne quotidienne. Les plantes ont été cultivées à différentes températures et sous deux niveaux de CO₂ (D0 : 450ppm et D1 : 370ppm). D'après Fleisher et al. (2006).

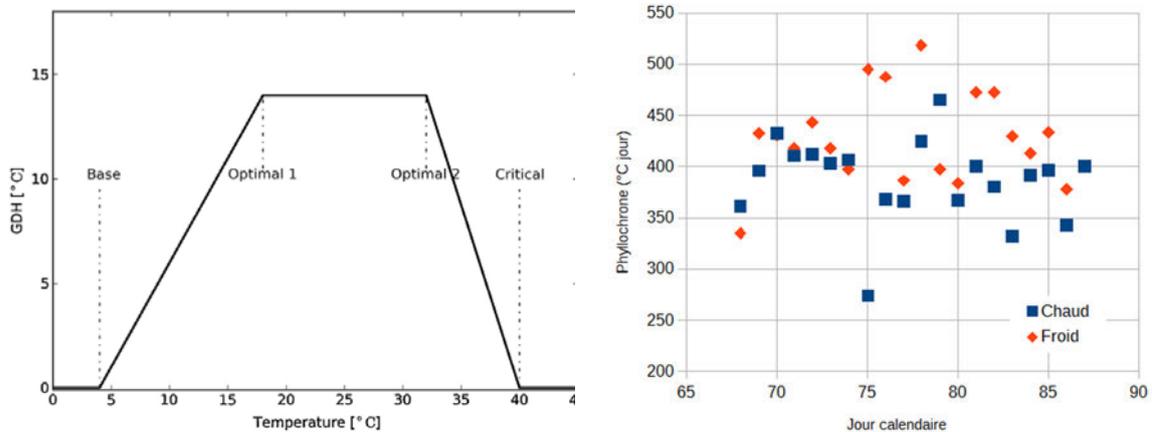


Figure 16 : Modèle de calcul du temps thermique basé sur les travaux de Richardson (1975), avec la définition d'une température de base (4°C), de 2 températures optimales (18°C et 32°C), et d'une température critique (40°C, Davidson et al., 2015). Après ajustement des températures, évolution du phyllochrone pour le pêcher au cours de la saison, pour 2 traitements avec des températures moyennes de 20°C et 30°C. D'après Davidson et al. (2015).

2. Température et croissance

2.1. Notion de température critique

La température critique est la température en-deçà ou au-delà de laquelle la température a un effet délétère sur le processus étudié. Elles sont extrêmement variables suivant les espèces et selon le stade de végétation (Wahid et al., 2007). Elles varient également considérablement selon les organes. Les fortes températures perturbent la germination du pollen chez le pêcher (Weinbaum et al., 1984 ; Kozai et al., 2004). Par exemple, la germination optimale du pollen a été estimée à 16°C pour l'amandier et à 23°C pour le pêcher (cv. Okinaw). Au-delà de ces valeurs, la germination du pollen diminue (de 22% pour l'amandier et de 5% pour le pêcher à 28°C (Weinbaum et al., 1984). Pour le pêcher, les valeurs de $T_{base} = 7.5$ °C, $T_{opt} = 26$ °C et $T_{critique} = 38.5$ °C sont largement utilisées par Marra et al. (2002) pour prédire la croissance des fruits de pêche et pour une prévision de la date de récolte pour un ensemble de cultivars de pêche et de

nectarine. La fertilité des épillets de riz décroît fortement au-delà de 34°C et la viabilité du pollen de maïs baisse au-delà de 36°C (Seguin, 2007). Une journée supplémentaire à une température maximale de plus de 25°C autour de la floraison et au cours du remplissage du grain de blé équivaut à une réduction du poids spécifique des grains et une réduction du rendement de 1.4 q/ha (Gate et al., 2010). Les températures élevées peuvent avoir un effet délétère à certaines périodes critiques. Des études et des expertises récentes sur blé montrent que la première phase du remplissage du grain (entre floraison et grain laiteux) est la plus sensible au stress thermique (Gate, 2008). Des températures élevées pendant cette phase sont les plus nuisibles parce qu'elles ont des répercussions physiologiques (concurrence entre photosynthèse et photorespiration, accroissement de la respiration nocturne, fermeture stomatique) et des conséquences sur le rendement (Levrault et al., 2007-2010). L'optimum thermique, pour le remplissage des grains de blé se situe entre 14°C et 17°C, lorsque la température est plus élevée, le remplissage des grains en matière sèche peut être extrêmement réduit conduisant à une diminution de rendement (Gate, 2008). Lorsque l'élévation de température est combinée à la sécheresse, elle peut entraîner la mort de la plante (Teskey et al., 2015). Une étude sur vigne (Agenis, 2006) montre qu'un dépassement du seuil de 35°C en plein soleil induit des dommages aux feuilles les plus exposées (échaudage); les feuilles se dessèchent alors et tombent très tôt, ralentissant l'alimentation des baies et bloquant l'accumulation des sucres, ce qui perturbe la synthèse des tanins (Agenis, 2006 ; Roussel, 2012).

2.2. Qualité des fleurs et nouaison

La date de floraison joue un rôle important dans la production, car les conditions climatiques influent directement à ce stade sur la réussite de la fructification. Une augmentation des températures à la floraison est défavorable à la pollinisation et à la fécondation (Legave, 2007), et peut provoquer des troubles physiologiques à savoir la chute des boutons floraux et des fleurs, à cause de l'avortement et/ou de la nécrose des pièces florales (Hilaire et al., 2002 ; Seguin, 2003). L'avortement floral chez l'abricotier constitue un exemple de caractère de qualité des fleurs. Ce processus physiologique n'est pas la conséquence d'une satisfaction insuffisante des besoins en froid mais est probablement lié à des épisodes de chaleur excessive à l'approche de la floraison (Legave, 2009). Rodrigo et Herrero (2002) ont montré un manque de synchronisation entre le développement pistillaire et celui des autres organes floraux chez les arbres qui ont subi des températures trop élevées avant le débourrement floral, entraînant par conséquent, une altération de la morphologie et de la qualité des fleurs puis des fruits. Les fortes températures avant et après l'anthèse induisent une accélération de la floraison d'une part, et un décalage de la croissance des gamétophytes femelles et des anomalies dans la formation des gamétophytes mâles d'autre part (Nava et al., 2009). Le stress haute température (> 25°C) chez le pêcher (variété 'Hakuho') entraîne une faible viabilité des grains de pollen et une faible production de sacs embryonnaires entraînant une désynchronisation de la maturité des

gamétophytes mâle et femelle, limitant le taux de fécondation et réduisant ainsi le taux de nouaison et le rendement en fruits (Kozai et al., 2004). Cet effet de la température sur les performances des organes reproducteurs dépend des espèces et des régions de culture (Hedhly et al., 2009).

L'augmentation des chutes de fleurs après la pollinisation entraîne par ailleurs une diminution du taux de nouaison et une réduction du rendement final en fruits chez la tomate (Adams et al., 2001 ; Garg et Cheema, 2011), le fraisier (Ledesma et al., 2008), et le pêcher (Kozai et al., 2004). Cette chute physiologique est aggravée par l'avancement de la croissance végétative. Des températures supérieures à 25°C sont considérées comme températures-seuil pour la survenue des problèmes de nouaison chez les Prunus (Erez et al., 2000). Selon Niezderholzer (2014), le seuil des températures et la durée d'exposition au stress thermique restent mal connus. Toutefois, cet auteur a montré qu'une chaleur extrême mais de courte durée intervenant au début de la floraison, semble ne pas nuire à la récolte, alors qu'une élévation de température appliquée pendant toute la période de floraison induit une perte de récolte.

Outre cette période critique autour de la floraison, des températures élevées au cours de l'été pourraient augmenter l'occurrence de formation de pistils doubles chez le cerisier. Cette anomalie induit de nombreux fruits doubles non commercialisables (Legave, 2009). Les multiples influences de la température dans le cycle de l'arbre fruitier peuvent être résumées dans le schéma suivant (Figure 17) d'après Legave (2007).

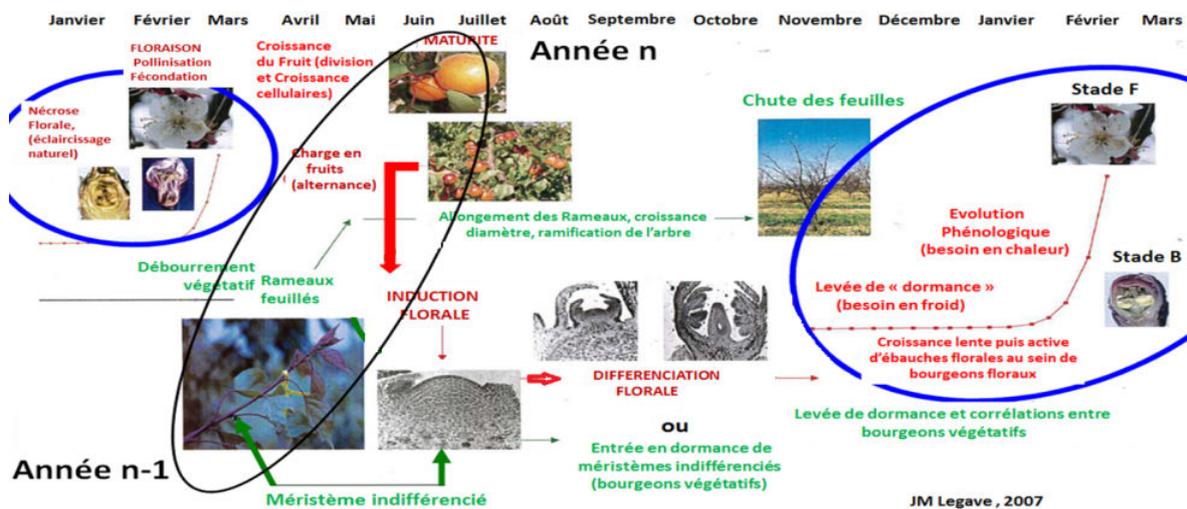


Figure 17 : Cycle de développement végétatif et floral d'un arbre fruitier: de la croissance des rameaux (année n-1) à la maturité des fruits (n). D'après Legave (2007).

2.3. Croissance végétative

La température agit également aussi sur l'élongation des axes et la croissance foliaire. À l'échelle de l'ensemble de la plante, une élévation de température peut provoquer une diminution de la croissance et de la surface foliaire (Teskey et al., 2015). Sur Vigne, la taille des feuilles est maximale et le taux d'expansion optimal à 30°C (Greer et Weedon, 2016). La

température de l'air modifie la croissance foliaire du cacaoyer, avec des feuilles nettement plus petites pour des températures plus élevées (Vogel, 1975). Sur Kiwi, l'augmentation de la température de 2 à 5°C pendant l'été a augmenté le taux d'élongation des pousses (Snelgar et al., 2005a). Par ailleurs, les températures chaudes (32°C) affaiblissent la dominance apicale. En modifiant, le développement et la croissance des axes, la température a un effet majeur sur la mise en place de l'architecture. Sur des arbres à feuilles persistantes (Olivier) soumis à des températures élevées (37 °C) pendant 64 jours, il apparaît après trois semaines, des différences significatives dans l'allongement de la tige par rapport aux arbres témoin avec une réduction de près de 74% de la croissance des pousses (Benlloch-González et al., 2016). Toutefois, lorsque la température du milieu racinaire n'est pas modifiée, la croissance n'est que très peu affecté et de façon variable selon les compartiments considérés (Figure 18). Xu et Huang (2000) ont montré sur plante herbacée (agrostide rampant), que les températures élevées dans la partie aérienne favorisaient le transport de glucides vers les racines, tant que la température racinaire n'était pas élevée.

Plus que l'élévation de température *per se*, c'est bien le niveau des températures qui peut être favorable ou défavorable à la croissance. Lorsque la température dépasse une température optimale, des changements morphologiques, physiologiques et biochimiques peuvent être induits dans les plantes, entraînant des effets délétères sur la croissance et la productivité (Wahid et al., 2007). Les Figure 19 et Figure 20 permettent de synthétiser l'effet de la température sur un ensemble de processus impliqués dans le développement et la croissance des organes. S'il apparaît bien des différences pour les températures optimales entre les différentes espèces, les différents processus impliqués ont une sensibilité à la température très similaire. Ainsi l'initiation des organes, la division cellulaire et la croissance ont une réponse à la température présentant un même pattern avec une zone d'accélération du processus puis d'inhibition. Les valeurs seuils de températures (température de base, optimale et maximale) s'avèrent également très proches pour ces différents processus (Parent et Tardieu, 2014 a,b).

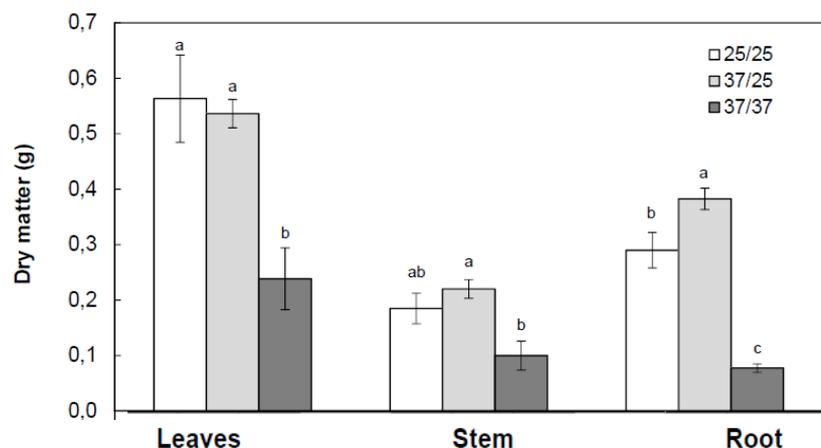


Figure 18 : Effet de différents régimes de température sur la partie aérienne/racinaire de jeunes oliviers cultivés durant 42 jours en solution nutritive. D'après Benlloch-González et al. (2016).

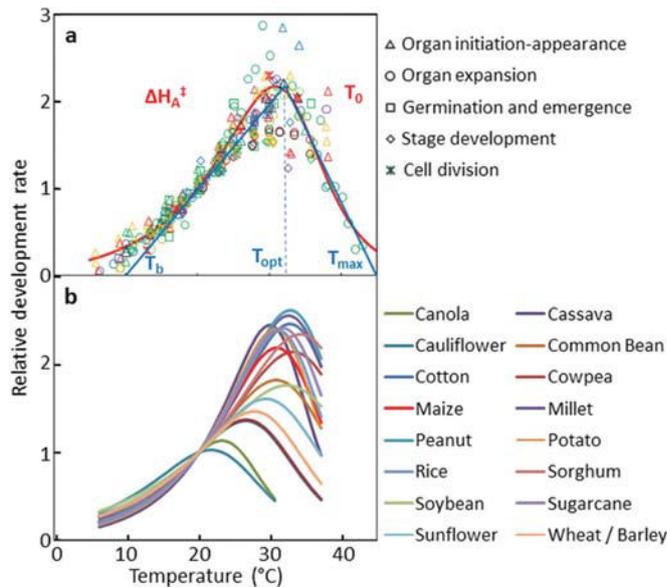


Figure 19 : Réponse à la température de différents processus de développement et croissance. (a) Réponse pour 17 géotypes de maïs. Chaque processus est normalisé par sa valeur à 20°C, avec 2 paramètres ΔH_A^\ddagger et T_0 contrôlant respectivement la courbure à faibles et à fortes températures. La courbe bleue est le modèle bilinéaire basé sur les températures T_b , T_{opt} et T_{max} (b) Réponse pour 17 espèces avec les valeurs de H_A , T_0 estimées. D'après Parent et Tardieu (2014a).

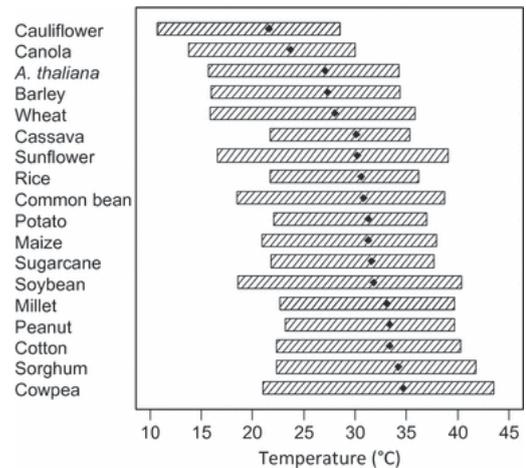


Figure 20 : Températures pour laquelle les vitesses des processus sont maximales (point noir) et intervalle de température pour lequel la vitesse est au moins 50% de sa valeur maximale (barre horizontale). Les espèces sont ordonnées selon les valeurs de température optimale, avec un gradient des espèces tempérées vers les espèces tropicales. D'après Parent et Tardieu (2014b).

L'augmentation de la température de l'air entraîne généralement une augmentation de la demande évaporative, ce qui peut provoquer la déshydratation de la plante (Teskey et al., 2015 ; Hu et al., 2014). Le statut hydrique de la plante a un effet fort sur la croissance, en particulier au travers d'une diminution de la pression de turgescence (Hsiao, 1973, Benlloch-González et al., 2016).

2.4. Croissance des fruits

Des températures élevées augmentent généralement les taux de croissance et de développement des fruits (Okello et al., 2015). La croissance des fruits dépend du cumul des températures à partir de la floraison. L'augmentation de la température pendant la période post floraison est un facteur majeur affectant le développement des fruits et les dates de récolte (Day et al., 2008). L'élévation de la température entraîne un fort raccourcissement de la durée de croissance des organes reproducteurs, pour de très nombreuses espèces (céréales, espèces horticoles ...). Outre des durées plus courtes entre floraison et maturité, des recherches ont également indiqué que les températures élevées juste après la floraison ont une forte incidence sur la taille des fruits à la récolte (Lopez et al., 2007). Une température élevée pendant le printemps conduit à des fruits de Kiwi plus gros (Snelgar et al., 2005a). Cependant, sur pêche (Lopez et DeJong, 2007 ; Lopez et al., 2007) ou sur abricot (Rodrigo et Herrero, 2002), la taille du fruit à la récolte est affectée négativement par des températures printanières plus élevées. Richardson et al. (2004) ont observé qu'exposer des vignes à des températures extrêmement

élevées de 24 à 26 °C pendant les 40 premiers jours après l'anthèse avait tendance à accélérer la croissance des fruits, mais à la récolte, le poids des fruits n'était pas affecté par la température.

Le raccourcissement de la durée de croissance entraîne une quantité moindre de carbone importé par le fruit, même si la photosynthèse des feuilles n'est pas affectée. La disponibilité ou la quantité de carbone disponible est alors potentiellement insuffisante pour permettre la croissance maximale des fruits (Lopez et DeJong, 2007). L'effet de la température joue sur l'ensemble du cycle de la croissance des fruits, depuis la division cellulaire jusqu'à la maturation. Une élévation de température peut augmenter la division cellulaire, mais avoir un effet également sur le taux d'importation du carbone dans le fruit (Okello et al., 2015). Une élévation de la température nocturne a également un résultat défavorable sur la production. La respiration devient plus forte, avec pour conséquence, une diminution de la croissance (Lakatos et al., 2012).

3. Température et qualité des fruits

Ces dernières années, la qualité gustative et nutritionnelle des fruits est devenue un critère de plus en plus important pour les consommateurs, et pour toute la filière depuis la production de fruits, jusqu'à la commercialisation. La qualité peut être caractérisée par des propriétés sensorielles (apparence, texture, goût et arôme), une valeur nutritive (sucres, vitamines, minéraux, ...), des propriétés physico-chimiques, une qualité sanitaire du fruit (Lescourret et Génard, 2005). La production et la qualité des fruits sont sous le contrôle du génome, mais elles sont également influencées par les pratiques culturales (charge en fruit, irrigation, fertilisation, ...) et le climat. L'effet du changement climatique sur les attributs de qualité reste encore peu étudié (Sugiura et al., 2013). Les fruits importent, accumulent et transforment de nombreux composés importants pour la qualité organoleptique tels que des sucres, des acides organiques. La sucrosité et l'acidité sont deux paramètres déterminants de la qualité gustative des fruits car la perception de la saveur sucrée est directement influencée par l'acidité (Rebeaud et al., 2013). Pour la vigne, l'exposition des baies à des températures nocturnes élevées conduit à une dégradation de la qualité des raisins sur le plan aromatique (Levrault et al., 2007-2010). Différents facteurs peuvent expliquer cette dégradation de la qualité : une maturation incomplète dans le cas où les températures accélèrent la phase de maturation du fruit ; un effet spécifique sur certaines enzymes du métabolisme, une diminution des teneurs en sucres liées à une augmentation de la respiration.

3.1. Température et maturation

Les pêches et les nectarines sont des fruits climactériques, qui présentent une forte augmentation de la biosynthèse d'éthylène au début de la maturation. Cette phase de développement est caractérisée par des changements de sensibilité à cette hormone et des

changements de couleur, de texture, d'arôme et d'autres caractéristiques biochimiques (Crisosto et Costa, 2008). La maturation de la plupart des fruits climatériques se caractérise par le ramollissement de la chair, une augmentation des teneurs en sucre et du rapport de sucre/acide, le développement de la coloration, et une augmentation de l'activité respiratoire et de la production d'éthylène (Klein et Lurie, 1992). Exposer les fruits à des températures élevées atténue certains de ces processus tout en améliorant d'autres (Klein et Lurie, 1992). Le ramollissement des fruits est probablement associé à la production d'éthylène. L'augmentation de la température accélère le mûrissement des fruits et déclenche la production d'éthylène (Budde et al., 2006 ; Crisosto et Costa, 2008 ; Adams et al., 2001). L'inhibition de la maturation par les fortes températures peut être médiée par leur effet sur la voie de synthèse de l'éthylène (Klein et Lurie, 1992). Il est bien connu que la synthèse d'éthylène est inhibée de manière réversible (inhibition de l'ACC oxydase) chez les fruits exposés à des températures élevées, mais lorsque le stress thermique est éliminé, la capacité à produire de l'éthylène est rapidement récupérée (Paull et Chen, 2000). Ainsi Klein et Lurie (1990) ont montré que la production d'éthylène était temporairement réduite pour des pommes chauffées à 38°C par rapport au lot témoin resté à 20°C, mais qu'après retour à 20°C, le niveau de production d'éthylène augmentait et pouvait même dépasser celui des pommes témoins. Chez la pêche, la production d'éthylène des fruits traités pendant de courtes périodes (30, 60, ou 80 min) n'est pas affectée, mais elle augmente lorsque le traitement thermique est appliqué pendant une plus longue période (24h ou 48h) (Budde et al., 2006).

La fermeté est un indicateur de la maturité des fruits et un composant principal de la texture des fruits (Aurand et al., 2012). La texture des fruits est influencée par divers facteurs tels que l'intégrité structurelle de la paroi cellulaire primaire, l'accumulation de polysaccharides et la pression de turgescence (Prasanna et al., 2007). Une corrélation positive entre la matière sèche et les composés solubles totaux et la fermeté des fruits a été rapportée pour le kiwi (Famiani et al., 2012). Des niveaux élevés de matière sèche non structurale induisent un potentiel osmotique et une pression de turgescence plus élevés, ce qui entraîne une plus grande fermeté de chair. Les polysaccharides tels que l'amidon, les pectines, la cellulose et les hémicelluloses subissent des modifications lors de la maturation. Les pectines sont les composants communs et principaux de la paroi cellulaire primaire contribuant à la texture et à la qualité des fruits (Prasanna et al., 2007). Différents facteurs environnementaux (température, rayonnement solaire et déficit de pression de vapeur) influencent la solubilisation de la pectine et la concentration de calcium dans les fruits de la tomate cerise (Rosales et al., 2009).

La concentration de calcium joue un rôle important dans la fermeté des fruits, et pourrait être influencée par des facteurs externes (Rato et al., 2012). Les températures élevées diminuent drastiquement la concentration en calcium dans les fruits de tomate et augmentent la solubilisation de la pectine (Rosales et al., 2009). En complément de ces modifications de texture

des fruits, une élévation de température, va modifier la production d'éthylène qui régule l'expression de différents gènes (Ren, 2011 ; Busatto et al., 2017) ce qui va affecter les processus de maturation, et peut affecter très fortement la qualité organoleptique des fruits à la récolte.

3.2. Effet de la température sur la date de récolte des fruits

Chez la tomate, la durée de croissance et de développement du fruit (temps entre l'anthèse et l'apparition de la coloration rouge) diminue lorsque la température augmente (De Koning, 1994). Une température plus élevée après la floraison provoque une maturation plus rapide des fruits, qui se traduit par une date de récolte plus précoce (Day et al., 2008 ; Hribar et Vidrih, 2012). En arboriculture fruitière, la durée de croissance et de développement du fruit a tendance à diminuer en région méditerranéenne, probablement en raison d'un réchauffement plus marqué au printemps (Legave et al., 2008 ; Legave, 2009). Toutefois, au-delà de certaines températures, les processus de maturation peuvent être bloqués (Hribar et Vidrih, 2012). Ainsi des températures élevées pendant la maturation des fruits retardent leur maturité (Richardson et al., 2004). Il existe donc des périodes critiques durant le développement du fruit et des seuils de température au-delà desquels le développement du fruit sera affecté. Une récolte précoce des fruits peut induire une maturation incomplète des fruits et un plus faible développement de leur potentiel aromatique (Crisosto et Costa, 2008).

3.3. Effets de la température sur les flux d'eau et de carbone entrant et sortant du fruit

Chaque trait de qualité est le résultat d'une chaîne complexe de processus biologiques. Les conditions environnementales, en particulier la température, peuvent influencer ces processus durant le développement des fruits, avec des conséquences sur la croissance et la composition des fruits (Marsh et al., 1999). Pour chaque espèce, pour comprendre quel sera l'effet d'une augmentation de température, il semble nécessaire de distinguer les effets de l'élévation de la température sur les différents processus, à l'échelle de la plante et du fruit. L'accumulation de sucre dans le fruit est principalement due à leur transport actif via le phloème (Lescourret et al., 2001). Une élévation de la température peut augmenter les transferts d'assimilats de la plante vers le fruit, ce qui aura pour conséquence d'augmenter la croissance et la teneur en sucres dans les fruits. Sur kiwi, l'augmentation de température peut allonger la durée de développement des fruits et en conséquence la quantité d'assimilats importés dans le fruit (Richardson et al., 2004). La composition du fruit à la récolte résulte des entrées et des sorties d'eau et de carbone dans le fruit, et de l'utilisation du carbone pour former de la matière sèche structurale ou pour alimenter les voies du métabolisme primaire et secondaire. Selon Richardson et al. (2004), l'augmentation de la température à n'importe quel stade de développement des fruits entraîne une réduction transitoire de la teneur en matière sèche et des teneurs en glucide des fruits. La variation des teneurs en matière sèche des fruits pourrait être liée à des changements dans ses composantes structurelles, en particulier des parois cellulaires, et dans ses composants non

structuraux, principalement les sucres solubles, les acides organiques et les polyphénols (Rahmati et al., 2014). Les fortes températures affectent le métabolisme du carbone dans les différents organes végétaux et les changements qui en résultent sont associés à la modification de l'allocation des ressources entre ces organes (Wolf et al., 1991). Par exemple, l'incorporation de ^{14}C dans l'amidon dans les tubercules a été réduite à des températures élevées, mais la quantité de saccharose marquée a augmenté (Wolf et al., 1991). Une augmentation de température va également modifier les pertes en carbone par respiration. Par exemple, dans les pommes de terre, le saccharose transporté vers les tubercules est utilisé principalement pour la synthèse de l'amidon, mais une partie du carbone est dirigé vers la production d'énergie pour la respiration (Wolf et al., 1991). La production de dioxyde de carbone augmente à mesure que les fruits climactériques mûrissent. Dans le cas des pommes, une augmentation simultanée de la respiration a lieu lors de leur exposition à des températures élevées (Klein et Lurie, 1990). Dans le cas d'une température de nuit plus élevée, le contenu en sucre diminue, associé à une respiration nocturne accrue couverte par les réserves de la plante (Lakatos et al., 2012). Au cours de la respiration, le sucre et d'autres produits de stockage dans des fruits détachés sont consommés et contribuent à une perte de valeur alimentaire et des réserves. Des températures élevées pendant la maturation induisent une détérioration rapide des fruits car le taux de respiration augmente avec la température, limitant la durée de la conservation des cerises (Crisosto et al., 1993).

A contrario, les températures élevées peuvent affecter le déficit de pression de vapeur d'eau de l'air et favoriser les pertes d'eau par transpiration au niveau des feuilles et des fruits et ainsi par effet de concentration augmenter les concentrations en métabolites dans les fruits. L'augmentation de la température entraîne une élévation de la demande évaporative via le déficit de pression de vapeur (Teskey et al., 2015). La perte de l'eau est une composante majeure du bilan hydrique des fruits de certaines espèces qui, à son tour, revêt une importance majeure dans la détermination de plusieurs critères de qualité lors de la récolte, y compris la taille des fruits et la concentration de sucre (Lescourret et al., 2001). La température élevée affecte fortement les relations hydriques. Le déficit hydrique peut affecter les taux d'absorption de l'eau et des solutés par le fruit en raison d'une augmentation de la transpiration des fruits et d'une diminution du potentiel hydrique de la plante (Rahmati et al., 2015). Lorsque le déficit hydrique s'intensifie, un ajustement osmotique peut se produire avec la production et l'accumulation de solutés comme des sucres simples et des protéines (Machado et Paulsen, 2001). Ces concentrations en solutés augmentent afin de maintenir la turgescence de la cellule, ce qui permet la prédominance de la voie phloémienne dans l'importation des sucres par le fruit. Ainsi, le déficit hydrique affecte de manière significative les concentrations de sucre chez le pêcher ; les concentrations des composés solubles et notamment des sucres augmentent habituellement

en réponse à une irrigation réduite ou à une demande climatique plus forte (Rahmati et al., 2014).

3.4. Composition des organes

Outre le calibre à la récolte, la composition des organes et en conséquence la qualité des fruits peut également être affectée par la température, via des modifications du métabolisme lors de la maturation du fruit (Adams et al., 2001). L'augmentation de la température prévue dans les différents scénarios d'évolution du climat pourrait donc entraîner des changements de la composition biochimique du fruit à la récolte (Sugiura et al., 2013). La teneur en matière sèche peut être utilisée comme mesure de la douceur et de la saveur potentielles des fruits mûrs, c'est-à-dire comme indicateur de qualité. Il a été démontré que les kiwis avec une teneur élevée en matières solides solubles lorsqu'ils sont mûrs sont plus appréciés par les consommateurs (Famiani et al., 2012). Des résultats similaires ont été décrits par Snelgar et al. (2005a) avec une concentration en matière sèche plus élevée pour les fruits de kiwi soumis à des températures plus élevées. L'eau est le composé majoritaire du fruit viennent ensuite les sucres et les acides dont l'accumulation dépend de leur transport dans le fruit, de leur synthèse et de leur dégradation au cours de réaction du métabolisme primaire⁹. Les fruits contiennent également des composés issus du métabolisme secondaire tels que les composés anti-oxydants, et différents pigments qui vont jouer sur l'aspect visuel du fruit et sa qualité nutritionnelle.

Pour comprendre les effets de la température, il faut considérer les gammes de variations et des effets seuils mais aussi les périodes d'occurrence des élévations de température par rapport aux différentes phases de développement du fruit. De Koning (1994) a montré que la sensibilité des fruits de tomate à la température variait suivant leur stade de développement, les fruits étant moins sensibles à la température dans les phases intermédiaires de leur développement mais plus sensibles pendant leur première phase de développement et au cours de la maturation. Des résultats similaires ont été décrits sur kiwi, avec deux phases clés de sensibilité à la température après la floraison et pendant la maturation avec des effets sur la qualité qui persistent en post-récolte (Snelgar et al., 2005b). Sur pomme, les températures élevées après la floraison augmentent l'hydrolyse de l'amidon, et les concentrations en composés solubles, et diminuent la fermeté de la chair (Warrington et al., 1999). De même, sur mandarine des températures élevées pendant la 1^{ère} phase de croissance favorisent l'accumulation des sucres solubles totaux (Marsh et al., 1999 ; Richardson et al., 2004).

En revanche, l'augmentation de la température pendant la phase de croissance des fruits de kiwis (été) peut réduire à la fois l'accumulation de matière sèche, la concentration de sucres solubles, et la fermeté des fruits (Snelgar et al., 2005a).

⁹ . Le métabolisme primaire regroupe tous les processus de base, comme la croissance ou la respiration, qui sont vitaux pour la plante (Bénard, 2009).

Pendant la phase de maturation des fruits, l'augmentation de températures favorise l'accumulation des sucres qui peuvent être stockés sous forme d'amidon dans le fruit. Ainsi, les fruits de kiwi cultivés à des températures de 3-4°C au-dessus de la température ambiante présentent des concentrations plus faibles en sucres solubles, mais des concentrations plus élevées en amidon dans les tissus (Hopkirk et al., 1989) à la récolte ; après stockage, ils présentent des teneurs en sucres plus élevées que les témoins. De même sur raisin, l'accumulation de sucre est accélérée par des températures élevées pendant la maturation (aux stades où les sucres s'accumulent le plus), ce qui conduit à des vins ayant un degré d'alcool plus important lorsque le climat est plus chaud (Rienth, 2014).

Les acides organiques représentent un élément clé de la qualité organoleptique des fruits et leur concentration est fortement influencée par la température. La teneur en acide au moment de la maturation est plus faible lorsque les fruits ont été soumis à des températures plus élevées après la floraison (Tromp, 1997). Lorsque les fruits sont soumis à des températures plus élevées au cours de leur maturation (Budde et al., 2006), l'acidité diminue également. Des températures élevées pendant les phases précoces et la maturation des raisins réduisent la concentration en acides organiques (notamment en malate) et influencent la perception de la qualité du fruit qui dépend de l'équilibre sucre-acide (Sweetman et al., 2014).

Le goût est un trait complexe qui est équilibré avec les différentes teneurs en sucres et en acides organiques. Par exemple, l'acide malique semble améliorer la perception du saccharose, à l'inverse, l'acide citrique masque la perception du saccharose et du fructose (Lobit et al., 2003). La perte d'acidité des pêches avec l'élévation de température est probablement due à l'utilisation des acides organiques comme substrats respiratoires (Budde et al., 2006). Une diminution de l'acide malique associée à une respiration accélérée de l'acide malique a été observé sur des fruits ayant poussé à plus forte température (Rienth, 2014).

Les métabolites secondaires jouent un rôle majeur dans l'adaptation des plantes à l'environnement aussi bien au stress abiotique que biotique (Ramakrishna et Ravishankar, 2011). Les teneurs en métabolites secondaires sont très sensibles à l'augmentation de la température (Gautier et al., 2008). Les métabolites secondaires dérivent de voies de biosynthèse provenant du métabolisme primaire et sont constitués de trois grands groupes de composés, les alcaloïdes, les terpènes et les composés phénoliques. Les composés phénoliques (polyphénols, flavonoïdes, anthocyanes et lignines) jouent un rôle dans la tolérance des plantes face aux stress abiotiques et protègent les structures cellulaires contre les dommages oxydatifs (Wahid, 2007). L'exposition à de fortes températures induit l'accumulation de ces composés phénoliques dans la plante en activant leur biosynthèse, ainsi qu'à l'inhibition de leur oxydation (Rivero et al., 2001). Plusieurs études ont montré que l'accumulation de composés phénoliques était corrélée à l'augmentation de l'activité de la Phénylalanine Ammonia Lyase (PAL), première enzyme de la voie de biosynthèse des composés phénoliques (Rivero et al., 2001). En outre, l'oxydation des

composés phénoliques par les polyphénols oxydases (PPO) et peroxydases (POD) est inhibée, ce qui maximise l'accumulation des polyphénols (Rivero et al., 2001 ; Wahid, 2007). L'acide chlorogénique, la catéchine, l'épicatéchine, la rutine et le cyanidine-3-glucoside sont les principaux composés phénoliques des fruits mûrs chez le pêcher (Infante et al., 2011). Les composés phénoliques peuvent jouer un rôle protecteur des aliments contre la détérioration de l'oxydation à de faibles concentrations et peuvent participer à la modification de la coloration à de fortes concentrations, car certains d'entre eux sont des substrats pour des réactions de brunissage indésirables, catalysées par l'enzyme polyphénol oxydase (PPO) (Infante et al., 2011).

Le développement de la couleur naturelle des fruits est l'un des paramètres de qualité externe visuellement recherchés par le consommateur. Certaines enzymes intervenant dans les voies de synthèse des pigments sont inhibées à faibles ou à fortes températures, avec des seuils différents selon les enzymes, ce qui peut induire des défauts de coloration des fruits. Ainsi, l'accumulation de lycopène (principal pigment de la tomate qui lui donne sa couleur rouge) est inhibée dans les fruits de tomate à des températures au-dessus de 32°C (Dumas et al., 2003). Ceci est dû à une inhibition la voie de synthèse du lycopène alors que la lycopène β -cyclase, l'enzyme qui intervient dans la transformation du lycopène en β -carotène n'est pas inhibée et en conséquence les fruits exposés à des températures supérieures à 35°C ne développent pas leur coloration rouge. La température élevée réduit généralement l'accumulation d'anthocyanes (responsable en grande partie de la coloration rouge des fruits) dans les cultures fruitières (Kumar et al., 2011). Chez la pomme, les concentrations d'anthocyanes des fruits sont plus faibles dans des conditions climatiques chaudes (Lin-Wang et al., 2011 ; Ivanova et al., 2012). En particulier les températures élevées de nuit auraient un effet défavorable sur l'établissement de la couleur chez les pommes en été (Lakatos et al., 2012).

La vitamine C est également considérée comme un composé bénéfique pour la santé de par ses propriétés antioxydantes (Dumas et al., 2003). Des températures élevées au cours de la maturation du fruit peuvent réduire l'accumulation de vitamine C dans les fruits récoltés et laissés à murir hors de la plante comme cela a été observé sur tomate (Gautier et al., 2008). La diminution de la vitamine C du fait de la température élevée est également observée sur kiwis (Richardson et al., 2004).

4. Température et échanges gazeux

4.1. Photosynthèse

La photosynthèse est le processus clé de conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique qui détermine le rendement des cultures (Ashraf et Harris, 2013). Sa réponse au réchauffement climatique varie beaucoup d'une espèce à l'autre, et dépend des interactions entre plusieurs facteurs du milieu comme la disponibilité en eau et en nutriments et le

rayonnement solaire (Niu et al., 2008 ; Saugier, 1983). La réponse de la photosynthèse à la température peut être décrite par une courbe parabolique avec une température optimale, et une inhibition à la fois à haute et basse température (Berry et Bjorkman, 1980). L'augmentation de la température jusqu'à un certain niveau augmente la photosynthèse, la respiration et l'activité enzymatique et, au-delà, ces processus se dégradent ou sont inhibés (Hasanuzzaman et al., 2013). Par exemple, chez le pêcheur, le taux de photosynthèse est maximal à 30 °C, le taux étant inférieur aux températures inférieures et supérieures (Crews et al., 1975, Figure 21). La réduction de la photosynthèse par une température élevée est confirmée par plusieurs études (Schrader et al., 2004 ; Berry et Bjorkman, 1980 ; Hasanuzzaman et al., 2013) et attribuable à de nombreux processus, y compris (i) la diminution de l'activité du photosystème II (PSII), (ii) l'inactivation de la Rubisco pour fixer le carbone, (iii) des dommages à la membrane des thylakoïdes, (iv) l'augmentation de la photorespiration et (v) l'augmentation de la respiration mitochondriale.

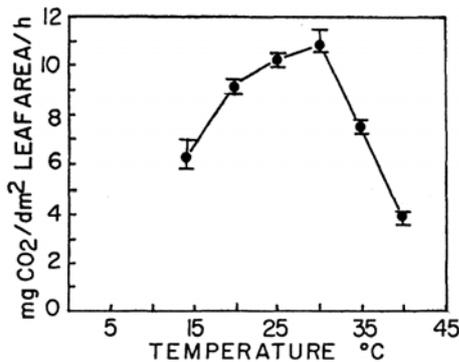


Figure 21 : Evolution de la photosynthèse nette en fonction de la température chez le pêcheur. D'après Crews et al. (1975).

Pour plupart des plantes, les effets d'une exposition à des températures faibles ou élevées sur la photosynthèse sont réversibles sur une plage considérable (généralement de 10 à 35 °C) mais l'exposition à des températures en-dessous ou au-dessus de cette plage peut provoquer des lésions irréversibles au système photosynthétique (Berry et Bjorkman, 1980).

Le processus photosynthétique le plus sensible aux stress en général et au stress thermique en particulier, est le photosystème 2 (PSII) (Havaux, 1992 ; Tang et al., 2007 ; Murata et al., 2007). Le complexe producteur d'oxygène (Oxygen Evolving Complex : OEC) du PSII est le composant le plus thermolabile de l'appareil photosynthétique. Selon Allakhverdiev et al. (2008), l'inactivation de la fixation du carbone par la Rubisco et le complexe producteur d'oxygène (OEC), sont les deux premières réactions touchées par la température. La réduction de l'activité de fixation du carbone et de dégagement de l'oxygène conduit à une perturbation du flux d'électrons. La Rubisco activase est une enzyme responsable de la fixation de CO₂, et est sensible à des températures élevées. Chez de nombreuses espèces de plantes, l'état d'activation de la Rubisco diminue à haute température (Yamori et al., 2014 ; Yamasaki et al., 2002 ; Law et Crafts-Brandner, 1999). Parmi les composants intrinsèques du PSII, la protéine D1 (l'une des

protéines qui forme le cœur du PSII) est la plus fragile et peut se cliver dès 40°C quand les autres protéines restent intactes (Yoshioka et al., 2006) en raison de la formation d'espèces actives de l'oxygène. La protection de cette protéine peut se faire grâce à un système de détoxification luttant contre l'oxydation ou une capacité de dissipation de l'énergie absorbée. De plus, la restauration du PSII peut se faire grâce à la synthèse de protéines en réponse à la chaleur (Heat Shock protein, HSP) qui protègent l'appareil photosynthétique (Hasanuzzaman et al., 2013). L'une des autres causes de réduction de la photosynthèse par la chaleur est une modification de la fluidité et de l'intégrité des membranes thylacoïdales qui sont sensibles à des températures élevées (Allakhverdiev et al., 2008). Par exemple, une élévation de température jusqu'à 45 °C peut réduire le potentiel photosynthétique de l'orge, en affectant le fonctionnement de la membrane des thylakoïdes (Teskey et al., 2015). La destruction des membranes se traduit par une réduction de la synthèse d'ATP et une augmentation de perméabilité de la membrane des thylakoïdes aux protons (Haldimann et Feller, 2004 ; Hozain et al., 2009 ; Schrader et al., 2004). Selon Bernacchi et al. (2002), la photosynthèse est également significativement limitée par la diffusion du CO₂ dans l'espace intercellulaire du parenchyme (conductance mésophyllienne, g_m). La différence de solubilité du CO₂ et de l'O₂ réduit la concentration en carbone au niveau du site de la carboxylation (C_c) par rapport à celui dans l'espace intercellulaire (C_i). La limitation de la photosynthèse imposée par g_m augmente de 10% à 22% lorsque la température passe de 10 °C à 40 °C dans les feuilles du tabac (Bernacchi et al., 2002). Les caractéristiques photosynthétiques montrent une plasticité phénotypique élevée aux changements de température. Les espèces, et en particulier les arbres, peuvent ajuster leur métabolisme à des changements saisonniers dans l'environnement, l'acclimation physiologique est essentielle pour améliorer la capture de l'énergie solaire et *in fine* l'absorption du carbone tout au long du cycle de plante (Ribeiro et al., 2012). Les mécanismes proposés à l'acclimation de la photosynthèse à la température sont résumés dans la Figure 22, Yamori et al., 2014).

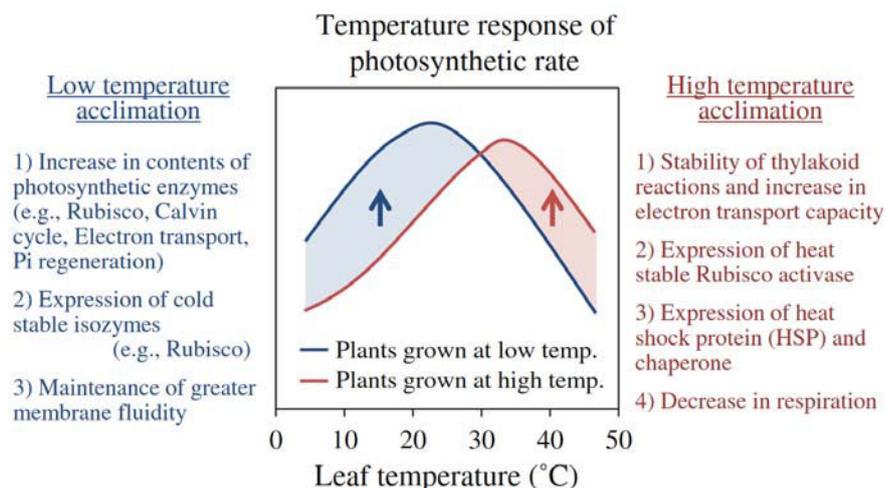


Figure 22 : Différents mécanismes d'acclimation de la photosynthèse aux températures. D'après Yamori et al. (2014).

4.2. Respiration

La respiration est très sensible à la température (Teskey et al., 2015). Pour la plupart des systèmes biologiques, la respiration suit la température selon l'équation d'Arrhenius (Q_{10}). Pour les plantes et la plupart des organes, le Q_{10} est proche de 2 pour des températures moyennes, ce qui signifie que lorsque la température augmente de 10°C , la respiration double. Des températures élevées provoquent une consommation rapide des glucides pour maintenir la respiration. La respiration à 55°C est huit fois plus élevée qu'à 20°C dans *Populus tremula*, et après 30 min à l'obscurité, la teneur en amidon des feuilles a diminué de 16% à 25°C et de 53% à 50°C , par rapport à la teneur en amidon avant le prétraitement (Hüve et al., 2012). Lorsque les plantes sont transférées de 10 à 20°C , la concentration en sucres solubles diminue rapidement, alors qu'à contrario la concentration augmente lorsque les plantes est transférée de 20 à 10°C (Atkin et al., 2000, Figure 23).

La respiration mitochondriale peut affecter le taux net de photosynthèse (Yamori et al., 2014). Une augmentation modérée de la température peut réduire considérablement la photosynthèse nette en augmentant la respiration (Teskey et al., 2015). Au-delà de l'optimum thermique pour la photosynthèse, le taux de photosynthèse baisse, mais le taux de respiration continue d'augmenter (Yamori et al., 2014).

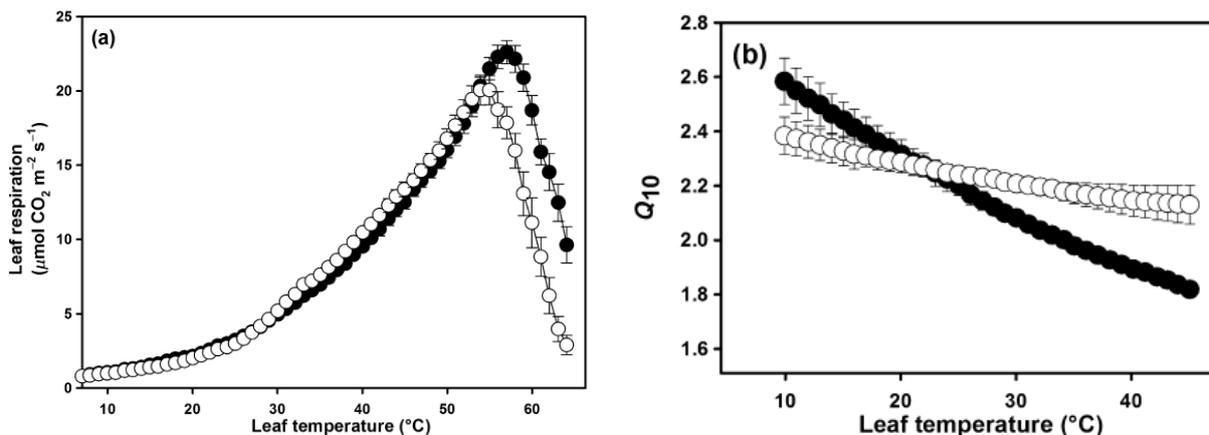


Figure 23 : (a) Réponse de la respiration de la feuille d'Eucalyptus à la température pour des mesures effectuées en hiver (symbole plein) et en été (symbole ouvert). (b) Valeur du Q_{10} estimée à partir des mesures entre 10 et 45°C (d'après O'Sullivan et al., 2012 repris par Teskey et al. (2015)).

4.3. Conductance stomatique

La conductance stomatique permet à la plante de réguler ses pertes transpiratoires et donc de contrôler sa température foliaire et son statut hydrique (Avisar et al., 1985). Elle dépend de plusieurs facteurs tel que le rayonnement, la concentration en CO_2 , le déficit de pression de vapeur (VPD), la température de la feuille, la température de l'air et la disponibilité en eau (Sheriff, 1979 ; Avisar et al., 1985). Les variations des facteurs environnementaux entraînent la fermeture ou l'ouverture des stomates afin d'optimiser les échanges gazeux, en fonction des conditions environnementales. L'ouverture des stomates croît avec la température de l'air jusqu'à une température maximale (Figure 24).

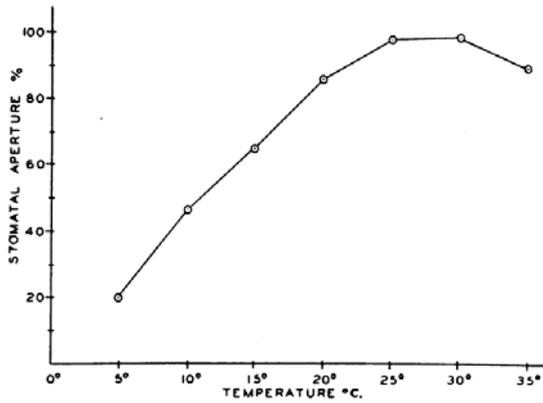


Figure 24: Effet de la température sur l'ouverture stomatique du coton sous une lumière constante. D'après Wilson (1947).

Cependant, il est largement admis que la conductance stomatique est maximum à 30-35°C (Stalfelt, 1962; Winkel et Rambal, 1990), température au-delà de laquelle l'ouverture stomatique décroît, limitant les pertes transpiratoires. Selon Avissar et al. (1985), avant le lever du soleil, les stomates sont fermés à cause de la faible intensité lumineuse; immédiatement après le lever du soleil, les stomates s'ouvrent et la conductance stomatique atteint un maximum vers 10h du matin. L'élévation de température au midi solaire induit la fermeture stomatique entraînant une dépression de la photosynthèse (Avissar et al., 1985). A la fin de la journée, la conductance stomatique peut atteindre un deuxième maximum quand il y a baisse de la température de l'air et que la radiation globale demeure suffisante pour maintenir les stomates ouverts. En conséquence, une augmentation de la transpiration est alors possible. La température foliaire peut varier fortement avec la transpiration foliaire et donc en fonction de la conductance stomatique et de la disponibilité en eau de la plante (Prytz et al., 2003).

Conclusion

Dans le contexte de réchauffement climatique global, le maintien des cultures dans leurs zones de production actuelles sous contrainte climatique est un enjeu majeur. La plasticité de la réponse thermique dépend des espèces. Tous les processus biologiques (développement, croissance, métabolisme ...) qui sont à la base de la production végétale sont fortement sensibles à la température. Dans la gamme des températures non stressantes, l'élévation de température augmente le taux de photosynthèse (Atkin et Tjoelker, 2003). Au-delà de cette gamme de température, c'est à dire pour des températures induisant un stress thermique, l'élévation de température affecte négativement l'acquisition de carbone par la plante (Vasseur et al., 2012, Figure 25).

L'élévation des températures accélère également la croissance des organes, raccourcissant la période durant laquelle la biomasse s'accumule (Parent et al., 2014a). Cette accélération du développement de la plante est très largement indépendante de l'assimilation carbonée (Morita et al., 2004). La compréhension (1) de la dynamique de l'acquisition du carbone et (2) de la

réponse du développement de la plante à l'élévation de la température sont donc essentielles pour appréhender *in fine* son effet sur l'accumulation de la biomasse, son rendement et sa qualité. La littérature nombreuse a mis en évidence que les processus de développement suivaient une loi commune de réponse à la température. Cette loi de réponse des processus de développement (floraison, émergence des organes, ...) est différente de la loi de réponse de la photosynthèse et des réactions enzymatiques impliqués dans le métabolisme primaire (Parent et al., 2014a).

Des travaux ont été menés pour estimer les effets potentiels du réchauffement climatique sur les grandes cultures (blé, tournesol, maïs, sorgho, colza,...) et sur les cultures pérennes (vigne, prairie, forêt, banane, canne à sucre) (Levrault et al., 2007-2010) mais peu en arboriculture. Ainsi, la phénologie, la durée de vie de la feuille et les températures de réponse de certains processus métaboliques font partie des caractères les plus étudiés en réponse aux changements climatiques (Nicotra et al., 2010). Cependant, il y a un manque d'informations sur les effets potentiels du changement climatique sur les cultures fruitières en termes de rendement et de qualité.

L'arboriculture fruitière apparaît relativement vulnérable du fait de certaines de ses caractéristiques, tant biologiques que socio-économiques. Sur le plan physiologique, les espèces pérennes horticoles se caractérisent par des cycles de développement longs et complexes influencés par de multiples facteurs climatiques et techniques. Ainsi, la température influence de nombreux processus (dormance, floraison, fructification, croissance et maturation) qui constituent autant de sources d'impacts avérés ou potentiels du réchauffement climatique sur les cultures pérennes (Figure 26). Avec l'augmentation continue de la température en particulier pendant les phases critiques de la croissance et du développement, le réchauffement climatique aura des impacts directs et indirects en arboriculture qu'il convient de mieux étudier, en abordant la diversité des processus affectés, concernant aussi bien le développement et la croissance que les impacts sur la composition des produits.

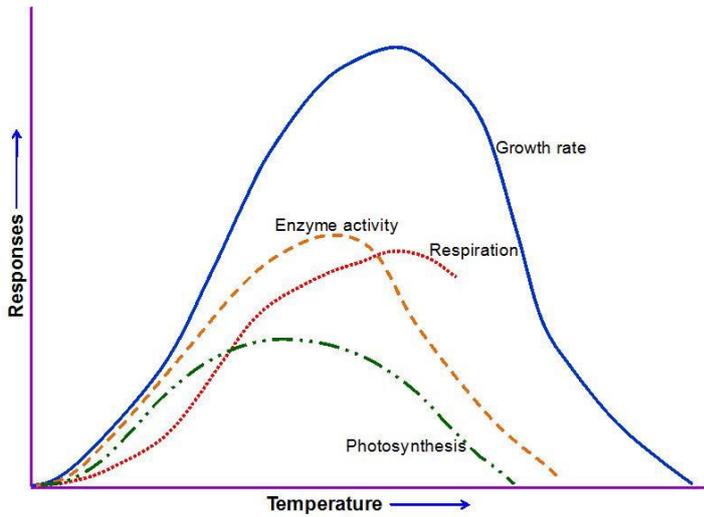
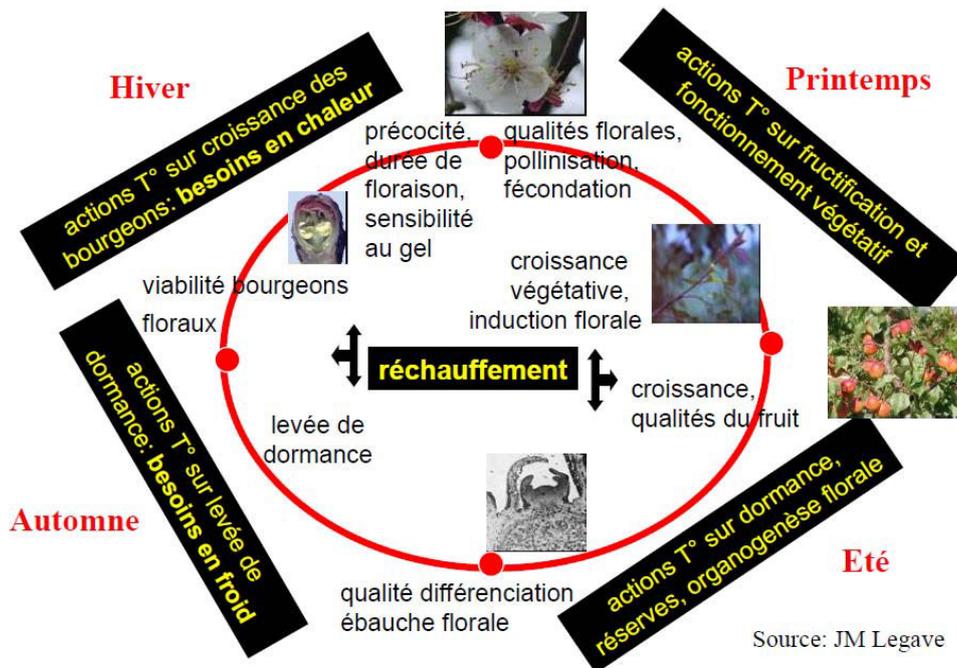


Figure 25 : Schéma de l'effet de la température sur les processus physiologiques majeurs des plantes. D'après Hasanuzzaman et al. (2013).



Source: JM Legave

Figure 26 : Représentation schématique du cycle de croissance et de développement d'un arbre fruitier, précisant les actions de la température: de multiples possibilités d'impact du réchauffement climatique. D'après Legave (2009).

MATERIELS ET METHODES

1. Présentation du matériel végétal et conduite de la culture

Deux expérimentations ont été réalisées sur le site expérimental Saint Paul de l'INRA d'Avignon en 2014 et 2015. L'étude a porté sur une variété de nectarine de forte vigueur, Magique ® Maillarmagie cov, variété de mi-saison à chair blanche, greffée sur le porte-greffe CADAMAN® AVIMAG (INFEL® 7652) en Août 2011. Les arbres ont été cultivés en pots de 50 litres remplis de tourbe mélangée à du terreau. Les pots ont été blanchis et recouverts d'une bâche, afin de limiter l'échauffement excessif du système racinaire.

Un système d'irrigation comportant goutteurs, électrovanne et programmeur a été mis en place permettant d'assurer une irrigation optimale. Les arbres ont subi un itinéraire technique classique concernant la taille et la fertilisation. La taille d'hiver a été effectuée en janvier/février en laissant de 40 à 50 rameaux mixtes par arbre. Une fertilisation azotée au début du printemps et au cours des phases du développement a été réalisée avec un engrais composé NPK (15-9-30)

La charge en fruits a été ajustée chaque année en mesurant le nombre de fruits par arbre de manière à avoir des charges similaires pour les différents arbres. Le nombre de fruits laissés par rameau a été adapté à sa longueur, avec de 3 à 5 fruits sur les rameaux mixtes et deux fruits sur les rameaux courts.

2. Traitements expérimentaux

L'objectif des traitements a été d'élever la température de l'air par rapport à la température de référence qu'était la température extérieure. Ces élévations de température ont été réalisées durant tout ou partie de la croissance du fruit. Le choix d'une élévation de température de +2°C et +5°C correspond aux prédictions d'évolution des températures d'ici fin de siècle.

Expérimentation 2014 : 35 arbres (ayant hiverné à l'extérieur) ont été placés après la floraison (28/03/2014) dans 3 compartiments de serre permettant d'imposer des climats différents pendant les phases de développement du fruit (Figure 27A). On a comparé 3 niveaux de température: température extérieure, +2°C par rapport à la température extérieure et +5°C par rapport à la température extérieure. Ces 3 niveaux de températures ont été couplés à trois phases de développement du fruit, soit 7 modalités thermiques (Tableau 5) avec 5 arbres pour chaque modalité (Figure 28):

- La première période : du 28/03 (21 jours après pleine floraison) au 15/05 (69 jours après pleine floraison),
- La seconde période : du 15/05 (69 jours après pleine floraison) au 05/06 (90 jours après pleine floraison),
- La troisième période : du 05/06 (90 jours après pleine floraison) à la récolte (139 jours après pleine floraison).

Après la récolte, au jour (146), les arbres ont été sortis de nouveau à l'extérieur.

Expérimentation 2015 : les mêmes arbres ayant servis à l'expérimentation de 2014 ont été rentrés avant floraison dans les 3 compartiments de serre. Les arbres ont été soumis à deux niveaux de température pendant 4 périodes de développement du fruit: température extérieure et +5°C par rapport à la température extérieure (Figure 27B):

- La première période d'élévation de température correspond à la phase la plus précoce de division cellulaire du 02/04 (15 jour après pleine floraison) au 24/04 (37 jours après pleine floraison).

- La 2^{ème} période correspond à la multiplication et à l'expansion des cellules du 24/04 (37 jours après pleine floraison) au 18/05 (61 jours après pleine floraison).

- La 3^{ème} période correspond à la phase de durcissement du noyau des fruits du 18/05 (61 jours après pleine floraison) au 05/06 (79 jours après pleine floraison).

- La dernière période correspond à la phase de croissance et de maturation du 05/06 (79 jours après pleine floraison) à la récolte (128 jours après pleine floraison). Après la récolte, au jour (136), les arbres ont été sortis pour passer l'automne et l'hiver en extérieur.

Durant cette expérimentation, six modalités thermiques ont donc été appliquées, et pour chaque modalité, de 3 à 5 arbres ont été suivis (Tableau 5).

	2014	2015
Traitements	0/0/0: témoin	0/0/0 0/0/0/0: témoin
	2/0/0: chauffage période 1	2/0/0 5/0/0/0: chauffage période1
	5/2/0: chauffage période 1+2	5/2/0 0/5/0/0: chauffage période2
	0/0/2: chauffage période 3	2/0/2 0/0/5/0: chauffage période3
	0/0/5: chauffage période 3	0/0/5 0/0/0/5: chauffage période4
	2/0/2: chauffage période 1+3	
	5/2/5: chauffage continu	5/2/5 5/5/5/5 : chauffage continu

Tableau 5 : Récapitulatif des différents traitements thermiques appliqués durant deux années expérimentales selon les périodes d'application de température.

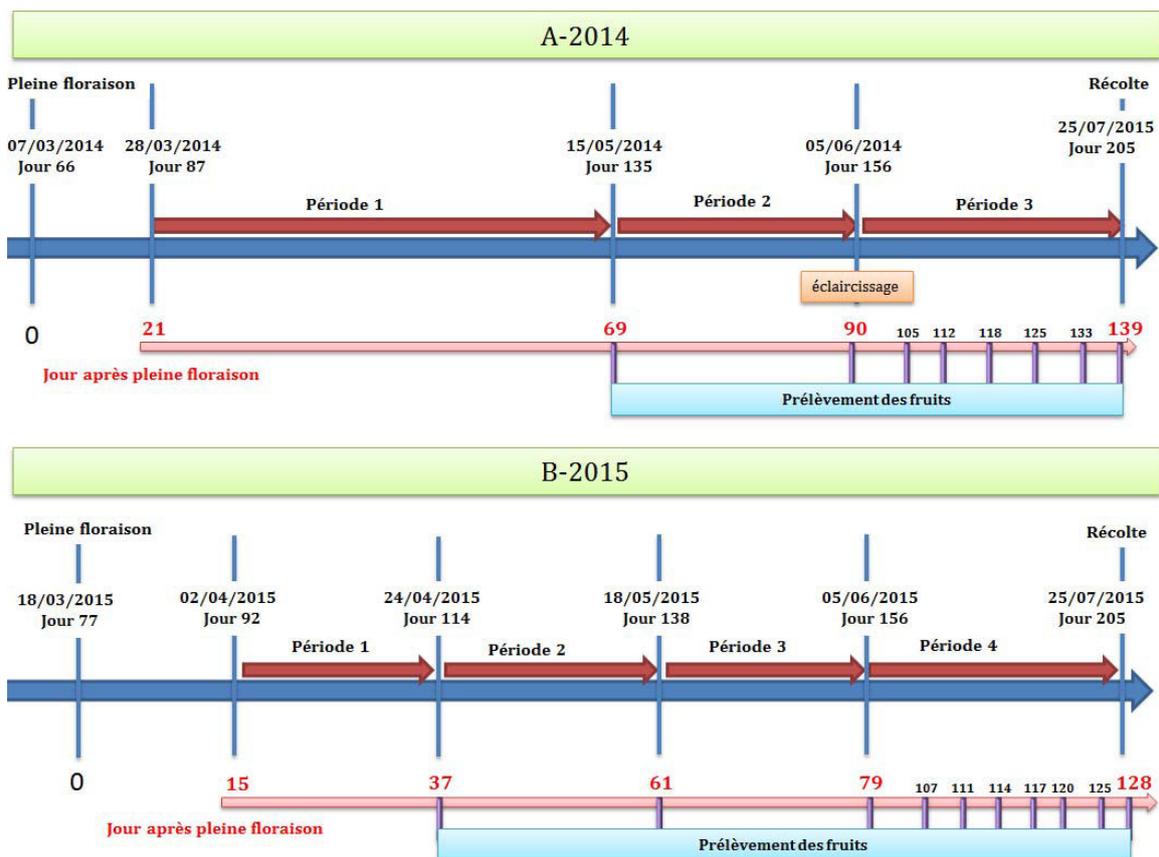


Figure 27 : Synthèse des traitements expérimentaux présentant les différentes périodes d'élévation de la température (A : 2014) et (B : 2015), ainsi que les dates d'éclaircissage et de prélèvements des fruits en fonction du jour après pleine floraison (JAPF).

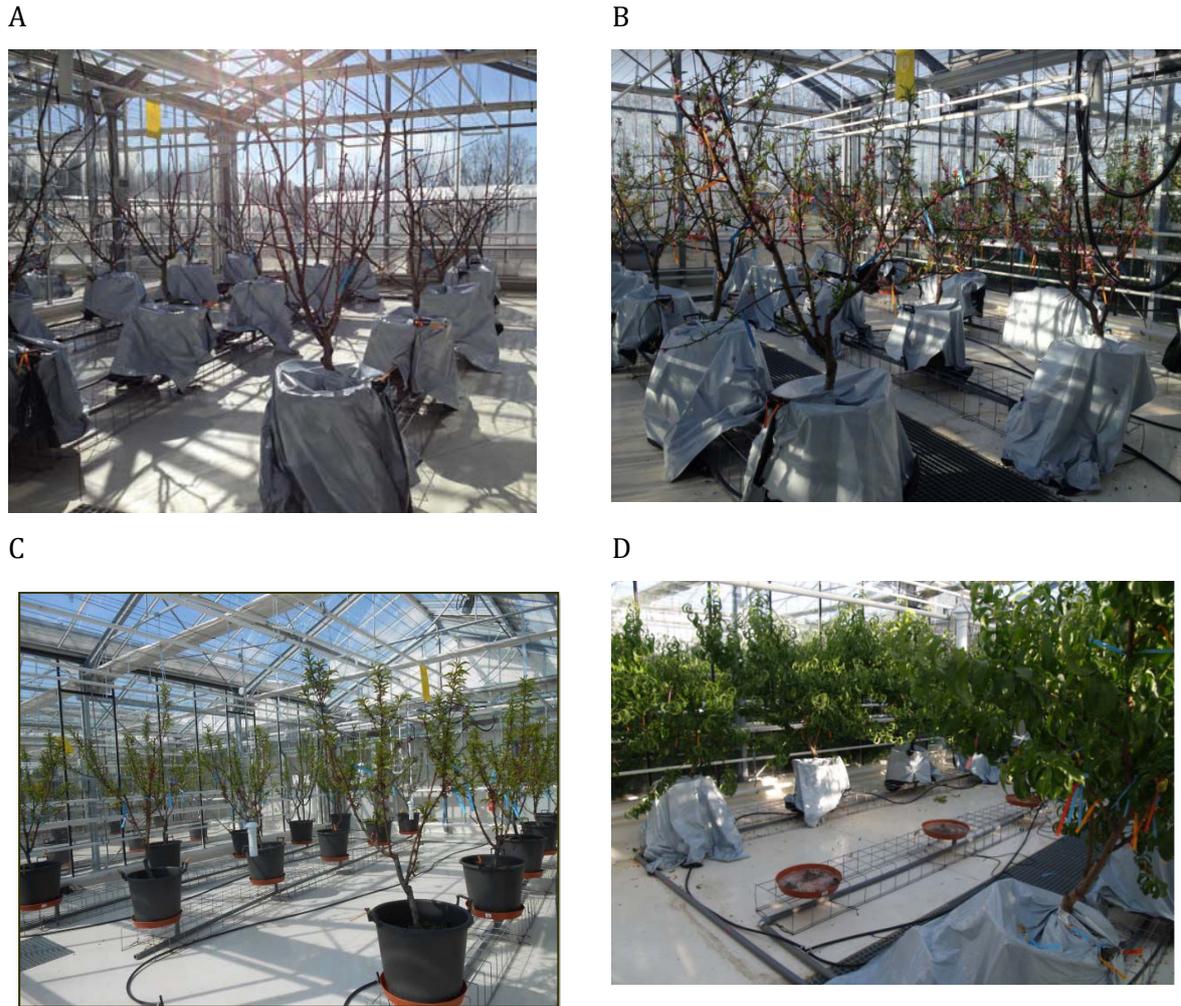


Figure 28 : Expérimentation 2015 : arbres avant floraison (A), après floraison (B), début végétation (C) et pleine végétation (D).

3. Mesures climatiques

3.1. Température, humidité relative et déficit de pression de vapeur

La température et l'humidité relative (RH) de l'air à l'intérieur des différents compartiments de la serre ont été mesurées en utilisant 2 abris ventilés équipés de sonde de température et d'hygrométrie (HD 9817T1) dans chaque compartiment. La régulation des températures était obtenue par différentes techniques: (i) ouverture des ouvrants permettant une meilleure ventilation, (ii) mise en route d'une ventilation forcée dans le compartiment et (iii) humidification de l'air entrant dans le système de ventilation de manière à abaisser sensiblement la température ambiante (cool-box). Ces 3 systèmes sont mis en place progressivement par l'automate qui gère le climat de la serre. Les parois latérales des compartiments ont été blanchies pour homogénéiser le rayonnement et la température entre les différentes zones de chaque compartiment.

Outre le contrôle du climat, ces mesures nous permettent de calculer le déficit de pression de vapeur (Vapour Pressure Deficit, VPD). Le déficit de pression de vapeur est la différence de

pression de vapeur entre la quantité d'eau dans l'air (e_a) et la quantité maximale d'eau que l'air peut contenir lorsqu'il est saturé (e_{sat}) :

$$VPD = e_{sat} - e_a$$

avec e_{sat} [kPa] : la pression de vapeur saturante

$$e_{sat} = e_0 \times e^{\left(\frac{L_v}{R} \times \left(\frac{1}{T_{abs}} - \frac{1}{T_{abs} + Temp}\right)\right)}$$

e_0 : Pression de vapeur à saturation à 0°C = 6.11 kPa

L_v : Chaleur latente de vaporisation = $4.50 \cdot 10^4$

$e_a = RH \times e_{sat}$ [KPa]

R : constante des gaz parfait = 8.3144126 [$m^3.Pa.mol^{-1}.K^{-1}$]

T_{abs} : température absolue = 273.15 [°C]

Temp est la température (K).

3.2. Calcul du temps thermique

Le temps thermique peut être utilisé comme un indicateur du développement de la plante plus pertinent que le nombre de jours après floraison. La détermination des températures minimales et maximales journalières permet de calculer la somme des degrés jour (temps thermique) pour les différents scénarios climatiques sur l'ensemble de la période de développement, en utilisant des seuils de températures en dessous et au-delà desquelles le développement de la plante est supposé nul (Figure 29). Les seuils sont de 7°C et 35°C pour le pêcher (Marra et al., 2002) et on suppose une variation sinusoïdale de la température au cours de la journée entre les extrêmes.

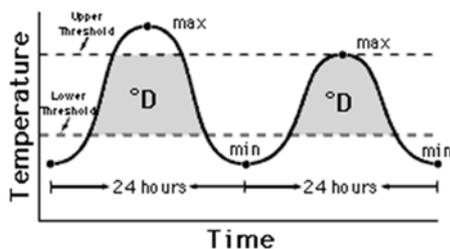


Figure 29 : Valeurs seuils et calcul du temps thermique

4. Mesures écophysiologicalues

4.1. Mesure du potentiel hydrique

Le potentiel hydrique de la plante est un bon indicateur de la disponibilité hydrique pour la plante (Garnier et Berger, 1985). Des mesures de potentiel hydrique de feuilles exposées au midi solaire ont été effectuées sur 2 à 3 feuilles par arbre au cours de la croissance des fruits. Ces mesures ont été réalisées avec une chambre à pression (Scholander et al., 1965) (Figure 30A).

4.2. Mesure des échanges gazeux

Sur les feuilles

Sur des feuilles proches de celles sur lesquelles le potentiel hydrique a été mesuré, des mesures de photosynthèse, de conductance stomatique, de transpiration et de température ont été réalisées à l'aide d'un analyseur de photosynthèse (ADC, LCA-4), en 2014 et 2015. Ces mesures ont été réalisées pendant des journées ensoleillées au cours du temps pour estimer l'effet des traitements thermiques au cours de la saison (Figure 30B).

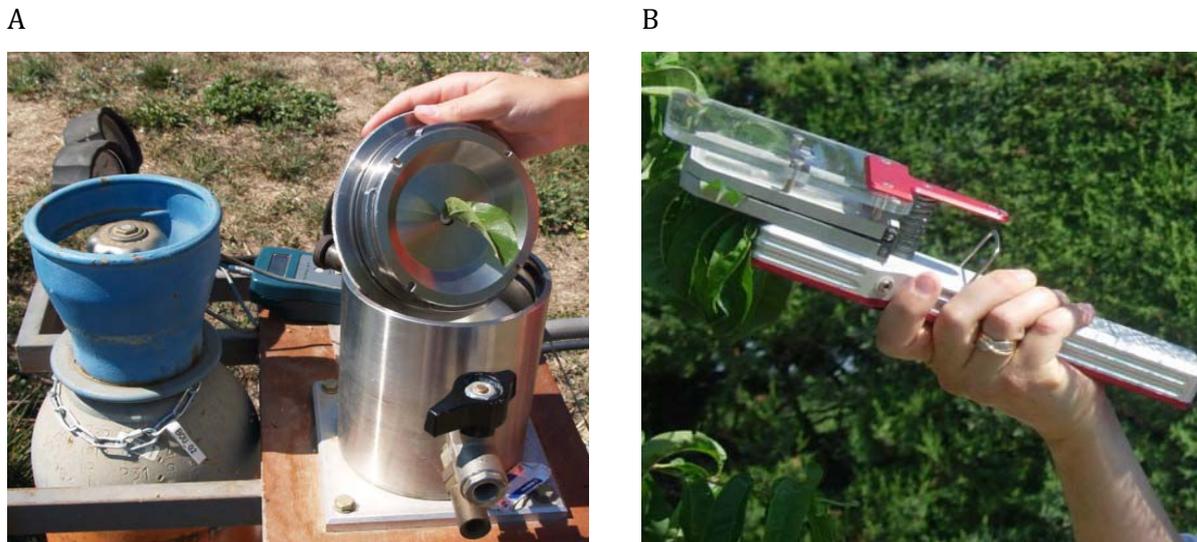


Figure 30 : (A) chambre à pression (bombe de Scholander) et (B) l'appareil de mesure la photosynthèse (ADC) de type (LCA-4).

Sur les fruits

La conductance cuticulaire a été mesurée au cours de la croissance des fruits sur 10 fruits par traitement, à 3 dates, en 2014 (jour 168, 177 et 188) et sur 2 dates en 2015 (jour 138 et 156). Après mesure des diamètres du fruit (équatorial, suture et hauteur), les fruits ont été placés dans une enceinte ventilée pour que la résistance aérodynamique soit négligeable par rapport à la résistance de la cuticule (Figure 31). Une mesure de la température et de l'humidité est également réalisée dans l'enceinte. Les fruits sont pesés toutes les heures pour déterminer les pertes de poids. La conductance $g(h)$ est calculée selon la formule (Gibert et al., 2005):

$$g = \frac{T_f}{\left(\frac{M_w}{R \times \text{Temp}} \right) \times (P^*) \times (H_f - H_a) \times S_f}$$

où T_f la transpiration au cours du temps ($g \text{ h}^{-1}$), correspondant à la perte de poids, M_w est le poids moléculaire de l'eau (18 g mol^{-1}), R est la constante des gaz parfait ($83 \text{ cm}^3 \text{ bar mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$), Temp est la température (K), P^* est la pression de vapeur saturante (bar); selon Fishman et Génard (1998): $P^* = 0008048 \times \exp [00547 - (\text{Temp} - 273.15)]$, H_f est l'humidité relative à l'intérieur du fruit (supposée égale à 100%) et H_a est l'humidité relative de l'atmosphère, S_f est la surface du fruit (cm^2). La surface du fruit a été calculée en supposant le fruit sphérique et avec la moyenne des diamètres.



Figure 31 : Enceinte ventilée avec un appareil de mesure de la température et de l'humidité pour mesurer la conductance cuticulaire des fruits.

5. Phénologie, développement et croissance

5.1. Floraison

Le suivi de la floraison a été réalisé au verger en 2014 avant de transférer les arbres sous la serre. Pour chaque arbre, 5 rameaux ont été suivis tous les 2 jours. En 2015, la date de la floraison a été suivie sur l'arbre entier, en posant pour chaque fleur des bagues de différentes couleurs pour préciser les dates d'anthèse. En 2016, la date de floraison a été suivie sur tous les arbres en ayant marqué 9 rameaux (3 courts, 3 moyens, 3 longs) pour observer d'éventuels arrières effets des traitements thermiques de 2015 sur la floribondité (densité de fleur : nb fleur/cm) de l'année suivante.

5.2. Développement et croissance végétative

La mesure du développement végétatif a été réalisée en suivant l'émergence et l'élongation de pousses feuillées. Pour chaque arbre, le suivi a été réalisé sur cinq rameaux de longueur moyenne en 2014 et sur 9 rameaux de différentes tailles en 2015 (3 courts, 3 moyens, 3 longs). Des mesures hebdomadaires ont été réalisées sur ces rameaux pour caractériser l'impact du traitement thermique sur la croissance végétative. Le suivi a consisté à suivre le nombre de bourgeons débouffés (qui a permis de calculer la proportion des bourgeons débouffés), puis à compter le nombre de pousses et de rosettes issues du débouffement des bourgeons, le nombre des feuilles émergées sur chaque pousse sélectionnée et la longueur des pousses en position terminale sur chaque rameau en 2014 et 2015. Ces mesures ont permis de calculer la vitesse de croissance en longueur des pousses et la vitesse d'émergence des feuilles. La vitesse d'émergence des feuilles (elongation rate, ER) et la vitesse de croissance (growth rate, GR), ont été définies comme l'augmentation du nombre de feuilles ou de la longueur de la pousse en fonction du temps calendaire ou du temps thermique.

$$\text{Vitesse d'émergence des feuilles (ER)} = dn / dt$$

$$\text{Vitesse de croissance des pousses (GR_pousse)} = dl / dt$$

A la fin de chaque période thermique, un lot de 5 feuilles entièrement déployées par arbre a été prélevé. Des mesures de surface foliaire (SF) en utilisant un planimètre (LI-3100C) et de matière sèche (MS) après passage à l'étuve à 70°C pendant 48h ont été faites, permettant de calculer la surface foliaire spécifique (specific leaf area, $SLA = \frac{SF}{MS}$). A la récolte finale des fruits en 2015 et afin de décrire la croissance totale, des mesures complémentaires ont été réalisées après prélèvement des pousses terminales : nombre de feuilles, surface des feuilles, matière fraîche totale (MF) et matière sèche totale des feuilles (MS), MF et MS des pousses.

Durant l'hiver, des mesures des longueurs et des diamètres de l'ensemble des pousses s'étant développées durant la saison de croissance précédente ont été réalisées sur chaque arbre pour avoir des informations concernant à la fois l'architecture de l'arbre (topologie, proportion de rosettes/pousses longues, anticipées) et sa croissance annuelle (longueur des pousses).

5.3. Développement et croissance des fruits

a. *Nouaison et dynamique croissance des fruits*

Pour estimer la nouaison, un suivi des jeunes fruits noués a été réalisé sur 5 rameaux sélectionnés par arbre en 2014 et sur l'arbre entier en 2015. Le comptage des fruits noués a permis d'estimer le taux de chute.

Le diamètre des fruits a été mesuré sur 10 à 12 fruits par arbre chaque semaine. Les mesures ont été faites à l'aide d'un pied à coulisse au niveau équatorial du fruit d'avril jusqu'à la récolte. Ces mesures ont permis de calculer la vitesse de croissance en volume des fruits, en fonction du temps calendaire ou du temps thermique.

b. *Nombre de cellules du péricarpe*

Le comptage du nombre de cellules a été réalisé aux jours 156 et 182 en 2015 pour deux traitements, le témoin et le traitement +5°C précoce (1^{ère} période). Deux quartiers opposés du péricarpe ont été pesés et fixés dans une solution à 3.5% pectinase + 0.1M EDTA+ 0.4M mannitol à un pH de 4 à 32 °C pendant au moins 24h, selon la méthode de Bertin et al. (2002) adaptée de Böhner et Bangerth (1988). Après la macération, les échantillons ont été agités pendant 15 minutes sur un agitateur magnétique et dilués avec une solution à 87% de glycérol. Le glycérol a été ajouté pour empêcher la sédimentation cellulaire rapide. Un minimum de cinq échantillons par fruit a été compté, et plus en cas de forte variabilité (coefficient de variation $\geq 10\%$). Les cellules d'un aliquot de la suspension ont été comptées au microscope en utilisant une chambre de comptage. Le nombre total de cellules dans le péricarpe entier du fruit a été calculé à partir de la masse totale du péricarpe et de la masse de péricarpe prélevé.

c. *Mesure de paramètres physiques des fruits*

A la récolte, pour chaque fruit récolté, le poids frais et le diamètre des joues, hauteur et suture ont été mesurés pour calculer le volume. La fermeté des fruits a été mesurée au pénétromètre Durofel avec un piston de 8 mm pour deux positions opposées du fruit et exprimée par un indice

de fermeté. Des mesures de la coloration sur les fruits récoltés ont été faites à l'aide d'un chromamètre (Minolta CM-700d) sur deux faces opposées par fruit.

6. Composition biochimique

6.1. Brix et teneur en matière sèche

Les fruits ont été découpés pour d'une part estimer le poids du péricarpe et du noyau, la teneur en matière sèche du péricarpe (après passage à l'étuve à 70°C pendant 4 à 5 jours). L'indice réfractométrique (exprimée en °Brix) a été également mesuré dès le début de la maturation. Des morceaux de péricarpe ont également été prélevés pour des analyses biochimiques, après congélation dans l'azote liquide et conservation dans des congélateurs à -80°C.

6.2. Acidité titrable

L'acidité titrable (exprimée en méq H⁺/100g MF) est mesurée sur un échantillon de 3g de pulpe dégelée à un pH (3,5-4,5) avec ajout de soude (0.1N) NaOH à l'aide du titrateur (Metrohm, Herisau, Switzerland).

6.3. Teneurs et concentrations en métabolites primaires

Les analyses biochimiques ont été réalisées sur le péricarpe à partir de prélèvement sur 2 zones opposées du fruit. Les teneurs en sucres solubles (SS), acides organiques (AO) ont été déterminées après une extraction dans un mélange de solution eau-méthanol-chloroforme comme décrit par Gomez et al. (2002). SS et AO sont mesurés en utilisant la chromatographie en phase liquide à haute performance (HPLC). L'amidon est quantifié en utilisant un dosage enzymatique sur microplaque avec le robot pipeteur comme décrit par Gomez et al. (2003). La concentration pour chaque composé soluble (g/ kg masse fraîche) a été décomposée:

$$[X] = \frac{X}{MSS} \cdot \frac{MSS}{MS} \cdot \frac{MS}{MF}$$

avec X, la quantité (g) du composé soluble X, MSS la teneur en matière sèche structurale (g), MS et MF respectivement la matière sèche et fraîche. La matière sèche structurale est calculée en retirant les composés biochimiques majeurs, c'est-à-dire les sucres (solubles et insolubles) et les acides organiques.

L'indice de sucrosité (g saccharose équivalent /100 g de masse fraîche de chair) a été calculé comme une combinaison linéaire des concentrations en sucre, en utilisant les coefficients de sucrosité de chaque sucre (Lescourret et Génard, 2005):

$$\text{Indice de sucrosité} = 0.77 \times [\text{Glucose}] + 1.75 \times [\text{Fructose}] + 1 \times [\text{saccharose}] + 0.6 \times [\text{sorbitol}]$$

6.4. Teneurs en microconstituants

a. Vitamine C

La vitamine C (forme réduite et oxydée) a été dosée par microplaque conformément à la méthode préalablement décrite (Stevens et al., 2006). Des améliorations ont été apportées

concernant à la fois un meilleur contrôle de la chaîne du froid, une optimisation des étapes de prélèvement et de dosage et l'élimination par ajout d'ascorbate oxydase de réactions parasites liées à d'autres molécules réductrices que la vitamine C (Sérino, comm. personnelle).

b. Polyphénols

Les composés phénoliques ont été analysés à la récolte finale des fruits à maturité. Après lyophilisation, 20 mg de poudre de fruit lyophilisée ont été placés dans un tube de centrifugation de 2 ml, agité (1min) avec 1,5ml d'un mélange méthanol-eau (70/30) qui permet une meilleure re-solubilisation, et une amélioration du rendement d'extraction, et centrifugé (5min à 4°C). Le surnageant a été transféré dans un flacon d'injection avec filtration à 0,2 µm type GHP. La quantification des composés phénoliques a été effectuée par absorbance en chromatographie liquide à haute performance (HPLC) munie d'un détecteur à barrette de diodes. La séparation a été effectuée en phase inverse sur une colonne Uptisphere HDO (de longueur 150mm, de diamètre 3mm, et de porosité 3µm) précédée d'une pré-colonne chauffée à 30 °C. La détection a été effectuée par balayage entre les longueurs d'onde 200 et 800nm. Les chromatogrammes UV ont été enregistrés à 330 nm (détection d'acides chlorogénique et néochlorogénique) et à 280 nm pour la détection de la catéchine, de l'épicatéchine et de la Kuromanine. La phase mobile était constituée de deux solutions : une solution aqueuse acide à pH 2,6 avec de l'acide orthophosphorique (A) et du méthanol (B).

7. Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques et la réalisation des graphiques ont été effectuées sur le logiciel R dans sa version 3.3.1. Pour chaque box plot (construit avec le package multcompView), des analyses de variance sur les différentes variables mesurées (la date, la température et les traitements) à l'aide d'une ANOVA à $p=0.05$ suivie d'un test de Tukey HSD ("Honestly Significantly Different") pour les comparaisons multiples entre les modalités et les dates. Des tests de comparaison de distribution des rameaux ont également été réalisés en utilisant des tests non paramétriques (test de Wilcoxon), c'est-à-dire ne nécessitant pas de supposer que les observations suivent une loi normale. Les analyses factorielles discriminantes ont été réalisées en utilisant le logiciel XLStat (2007).

**ELEVATION DE TEMPERATURE, DEMANDE CLIMATIQUE
ET ECHANGES GAZEUX**

Résumé

Le contrôle du climat sous serre a bien permis d'obtenir les différences de températures souhaitées entre les différents traitements thermiques. Cependant, la régulation de la température a également entraîné une modification plus globale du climat et en particulier de l'humidité de l'air, les compartiments avec élévation de température présentant un VPD sensiblement plus élevé.

La modification du climat a largement modifié le statut hydrique de la plante, avec une diminution marquée du potentiel hydrique avec l'élévation de température.

La modification du climat et du statut hydrique a également entraîné une réduction des échanges gazeux à l'échelle de la feuille (transpiration et photosynthèse). Un modèle multiplicatif a été développé permettant de prédire la photosynthèse en fonction de l'environnement (température et VPD) ainsi que du statut hydrique de l'arbre. Les données expérimentales et le modèle mettent bien en évidence une forte inhibition de la photosynthèse avec la température au-delà de 32°C. A faible température, l'élévation de la température permet au contraire une plus forte photosynthèse. Ces observations ont été menées à l'échelle de la feuille, et il apparaît important d'étendre l'effet de la température sur la phénologie et la croissance des différents organes à l'échelle de l'arbre.

1. Caractérisation physique des différents traitements thermiques

La serre et ses différents dispositifs ont bien permis de réguler la température selon les consignes. On observe ainsi des différences de températures entre les différents compartiments comme attendus. Outre une élévation graduelle des températures journalières moyennes au cours de la saison, on observe des variations interannuelles fortes. Le climat en 2015 a montré des températures journalières moyennes plus élevées sur différentes périodes du développement par rapport à l'année 2014 (Figure 32A), avec pour conséquence une somme de degrés jours plus élevée entre floraison et récolte du fruit pour une période de développement plus courte comparée à celle de 2014 (Figure 32B).

Enfin, l'élévation de température a pu ponctuellement entraîner des températures maximales fortes à très fortes. Ainsi, la température a atteint 45°C dans le traitement avec élévation de température à +5°C (Figure 33A, B). Ces températures extrêmes ont été enregistrées pendant la période estivale qui correspond à la phase de la maturation du fruit.

Outre un effet attendu et prononcé des différents traitements sur la température, la régulation a également eu des impacts sur l'humidité de l'air des différents compartiments. La Figure 35 illustre l'évolution du déficit de pression de vapeur d'eau pour les différents traitements thermiques au cours du temps. Les valeurs les plus élevées ont été enregistrées dans

le compartiment le plus chaud à +5°C. En 2014, des valeurs maximales de VPD de près de 7 kPa ont été enregistrées dans le compartiment +5°C au jour 100 (jour après pleine floraison) au début de la phase de maturation. Ces valeurs très élevées sont liées à une température élevée couplée à une faible humidité relative (Figure 36). Pour les traitements témoins, le contrôle strict de la température sous serre a induit une forte augmentation de l'humidité de l'air. Le compartiment témoin a donc à la fois une température plus faible et une humidité relative plus forte que les traitements d'élévation thermique à +2°C et +5°C. La régulation de la température a donc aussi entraîné une modification de l'humidité et de la demande climatique dans la serre.

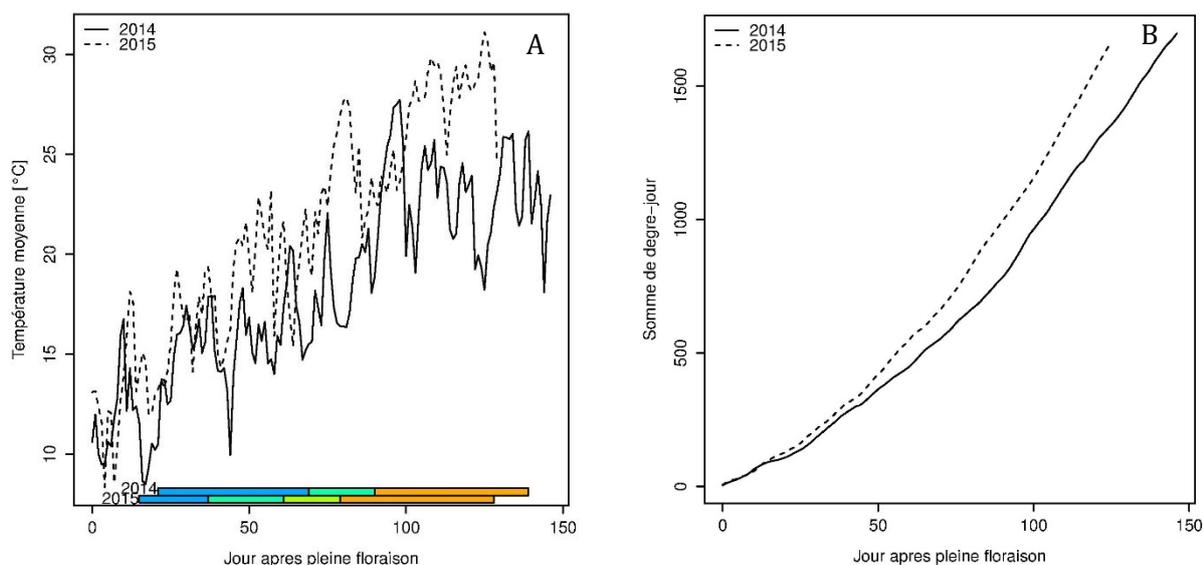


Figure 32 : Evolution des températures moyennes (A) et des sommes de degré-jour (B), pour le traitement témoin, en fonction du jour après pleine floraison pour les 2 années d'expérimentation 2014 et 2015.

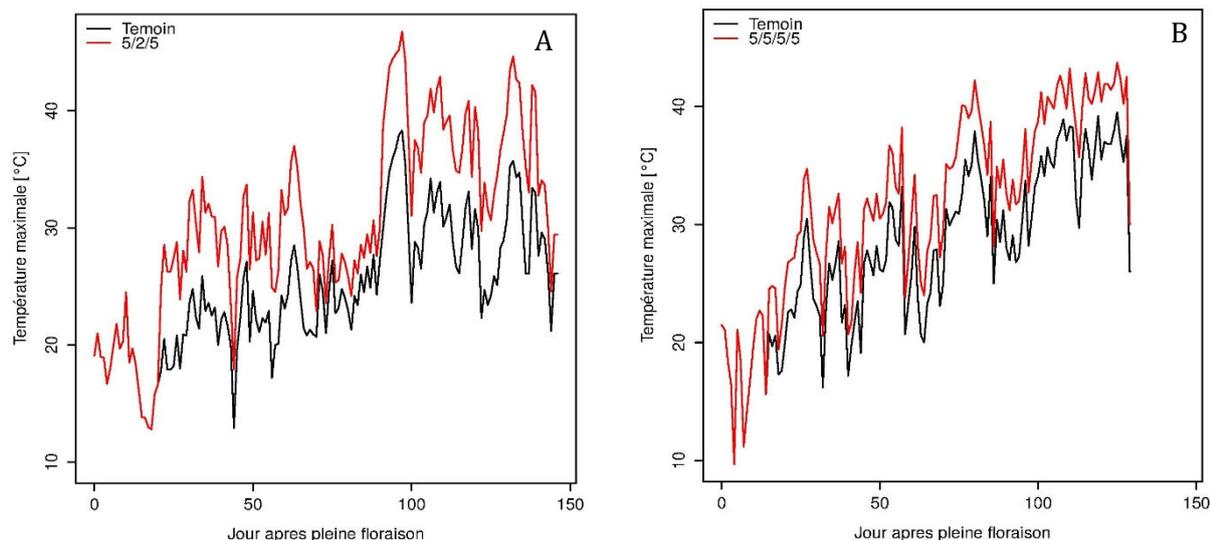


Figure 33 : Evolution des températures maximales pour le traitement témoin et le traitement « élévation continue de température » en 2014 (A) et en 2015 (B).

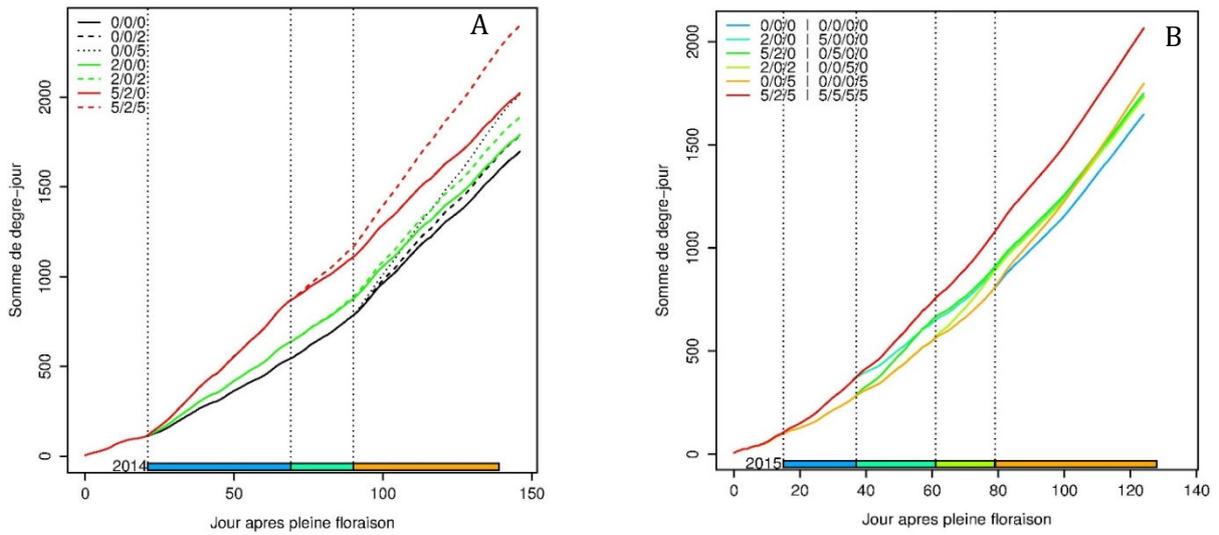


Figure 34 : Evolution du temps thermique [°jour] pour les différents traitements en 2014 (A) et en 2015 (B) en fonction du jour après pleine floraison.

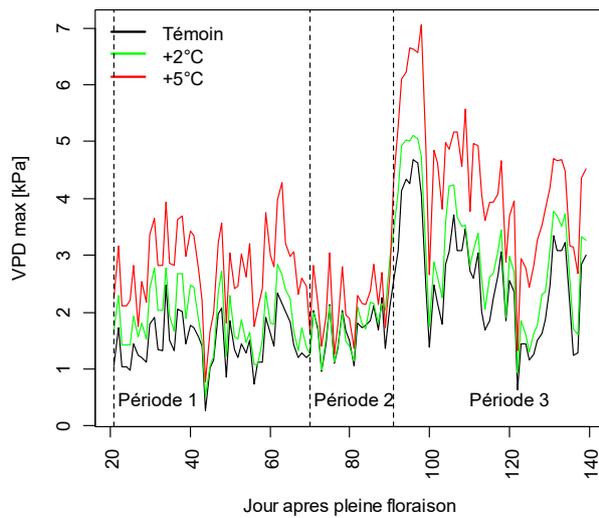


Figure 35 : Evolution du déficit de pression de vapeur d'eau maximum pour les différents traitements thermiques au cours du temps en 2014.

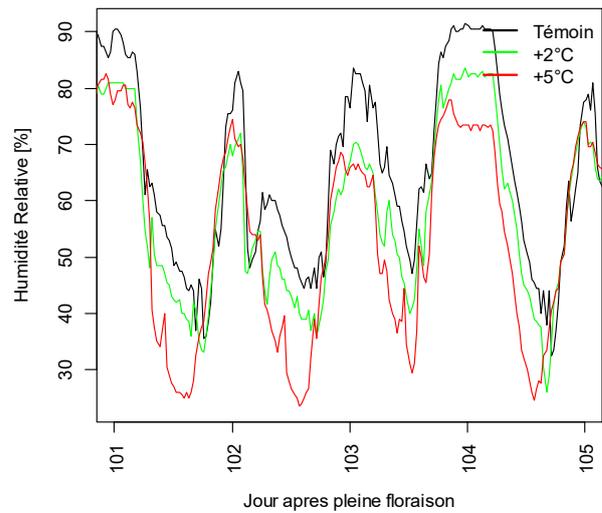


Figure 36 : Evolution de l'humidité relative pour les 3 traitements thermiques pour quelques jours (du jour 125 au 130) en 2014.

2. Elévation de température et fonctionnement physiologique de l'arbre

2.1 Potentiel hydrique:

Quel que soit le traitement, on observe une chute progressive du potentiel hydrique foliaire au cours du temps (Figure 37). A certaines dates de mesure (jours 34, 49 et 119 après floraison), le potentiel hydrique foliaire présente des différences significatives entre les traitements thermiques et le témoin. Ces variations sont liées aux conditions climatiques pendant les journées de mesure. Les arbres soumis à une température plus élevée et notamment les arbres soumis au traitement thermique en continu sont ceux ayant le potentiel hydrique le plus faible. A la dernière date de mesure, c'est-à-dire proche de la récolte des fruits, les arbres soumis à une élévation de température durant la dernière période ou en continue montrent une remontée du potentiel hydrique.

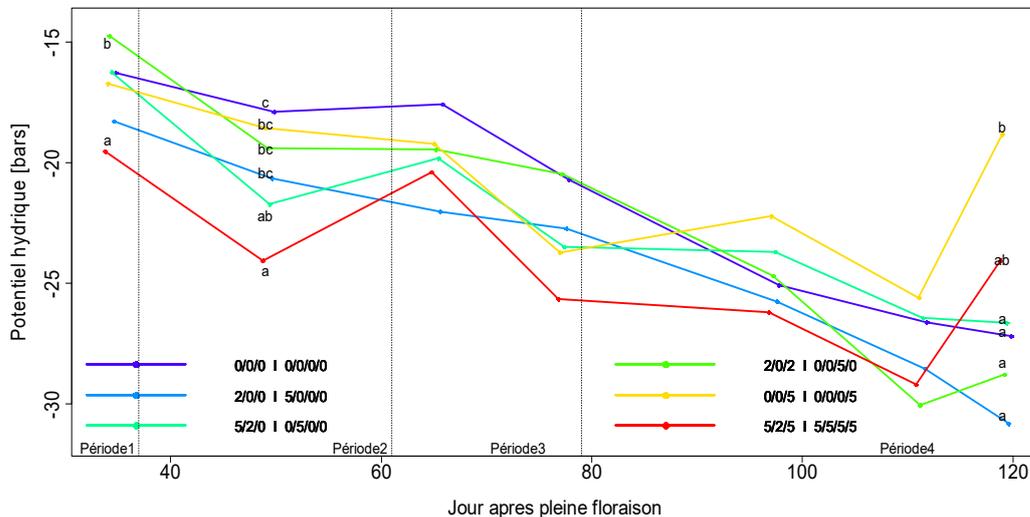


Figure 37 : Evolution du potentiel hydrique minimal de feuille pour les différents traitements thermiques en 2015 et sur les différentes périodes de traitement. Les différentes lettres présentent les différences significatives entre les traitements à une date donnée.

2.2 Echanges gazeux

La Figure 38 illustre les variations de la photosynthèse nette, de la température des feuilles, de la transpiration et de la conductance stomatique, pour les différents traitements. Les mesures de photosynthèse montrent une forte variabilité dans le temps pour les différents traitements (Figure 38A). Des différences significatives sont observées entre les traitements au cours du temps. Ces différences sont associées aux variations observées de température de feuille, de transpiration et de conductance stomatique. Des valeurs très faibles pour la photosynthèse ont été mesurées pendant la 2^{ème} période et à la récolte (jour 126 et 188). Ces valeurs sont à relier à de fortes températures qui dépassent les 30°C (atteignant 39°C dans le traitement +5°C) (Figure 38B). Cette chute de l'activité photosynthétique est liée à une diminution de la conductance stomatique (Figure 38D). Pour des températures élevées, la diminution du flux transpiratoire met en évidence une forte régulation stomatique (Figure 38C).

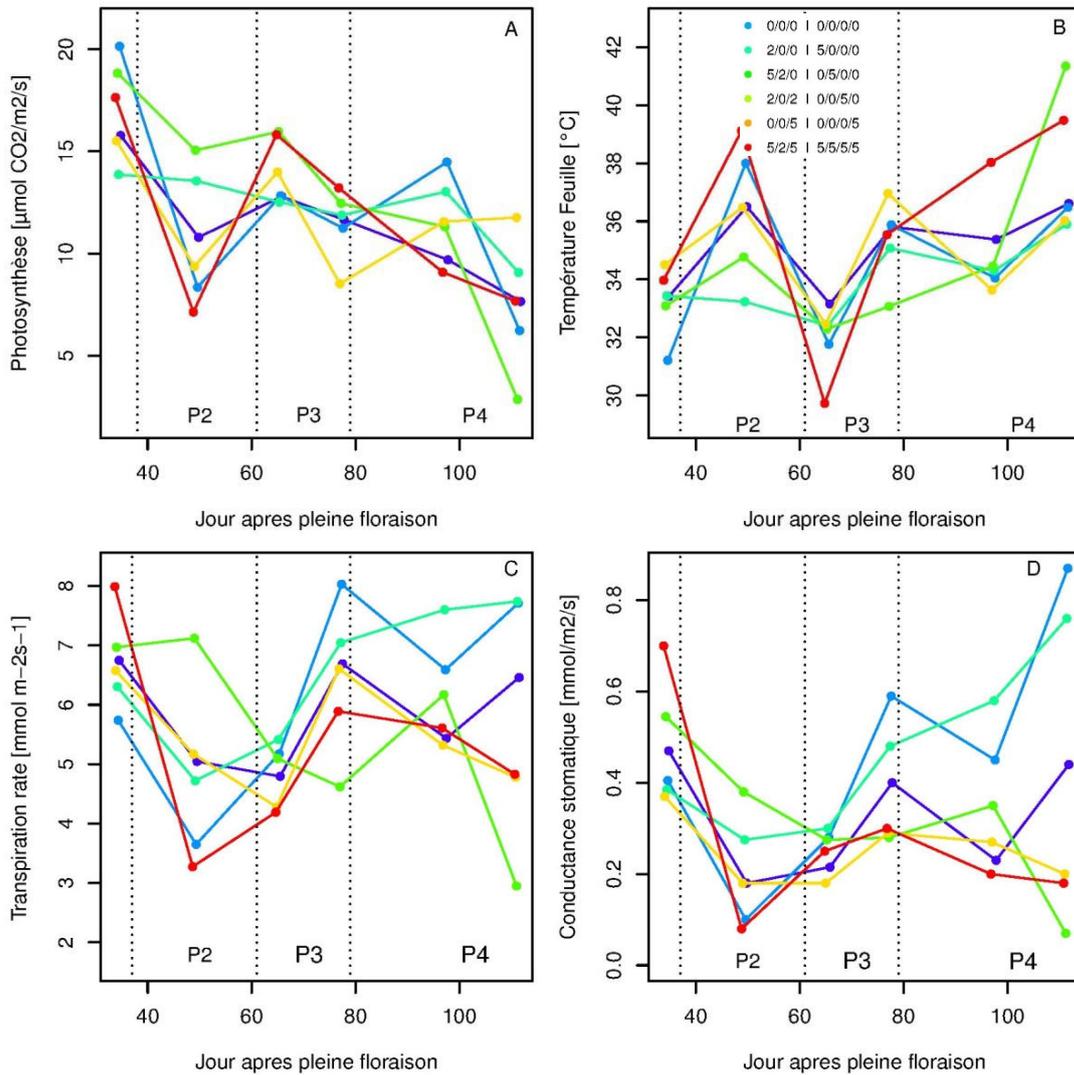


Figure 38 : Evolution des différentes variables caractérisant les échanges gazeux à l'échelle des feuilles: (A) photosynthèse nette, (B) température de feuilles, (C) transpiration et (D) conductance stomatique pour différentes journées ensoleillées au midi solaire, mesurés à l'aide d'une pince à photosynthèse (ADC) sur 2 feuilles par arbre avec 6 répétitions en 2015.

Le retour à des températures moyennes (aux environs de 30°C) a engendré une augmentation de l'activité photosynthétique et de la transpiration, en lien avec la conductance stomatique quel que soit le traitement. La Figure 39A illustre l'évolution du taux de photosynthèse en fonction de la température des feuilles pour l'ensemble des données 2014 et 2015. Malgré la forte variabilité de la photosynthèse associée à des mesures prises au cours de la saison et pour des conditions environnementales fluctuantes (température, VPD ...), la courbe enveloppe met bien en évidence la photosynthèse potentielle en fonction de la température. On observe une augmentation de la photosynthèse avec la température jusqu'à une température de $32-33^{\circ}\text{C}$. Au-delà de ces températures, il y a une chute progressive de l'activité photosynthétique jusqu'à des valeurs presque nulles au-delà de 40°C . Les échanges gazeux ont été associés au potentiel au VPD et au hydrique foliaire (Figure 39B, C). La diminution du potentiel hydrique avec le développement végétatif et la variation de la demande climatique, au cours de la saison

et suivant les traitements, met bien en évidence la diminution progressive de la photosynthèse avec la disponibilité en eau pour la plante. L'efficacité d'utilisation de l'eau, ratio de la photosynthèse nette sur la transpiration à l'échelle de la feuille, montre également une très forte évolution avec la température. Des températures sub-optimales, au-delà de 30-32°C, mettent en évidence une chute progressive de l'efficacité de l'utilisation de l'eau pour assimiler le carbone aux températures élevées (Figure 40).

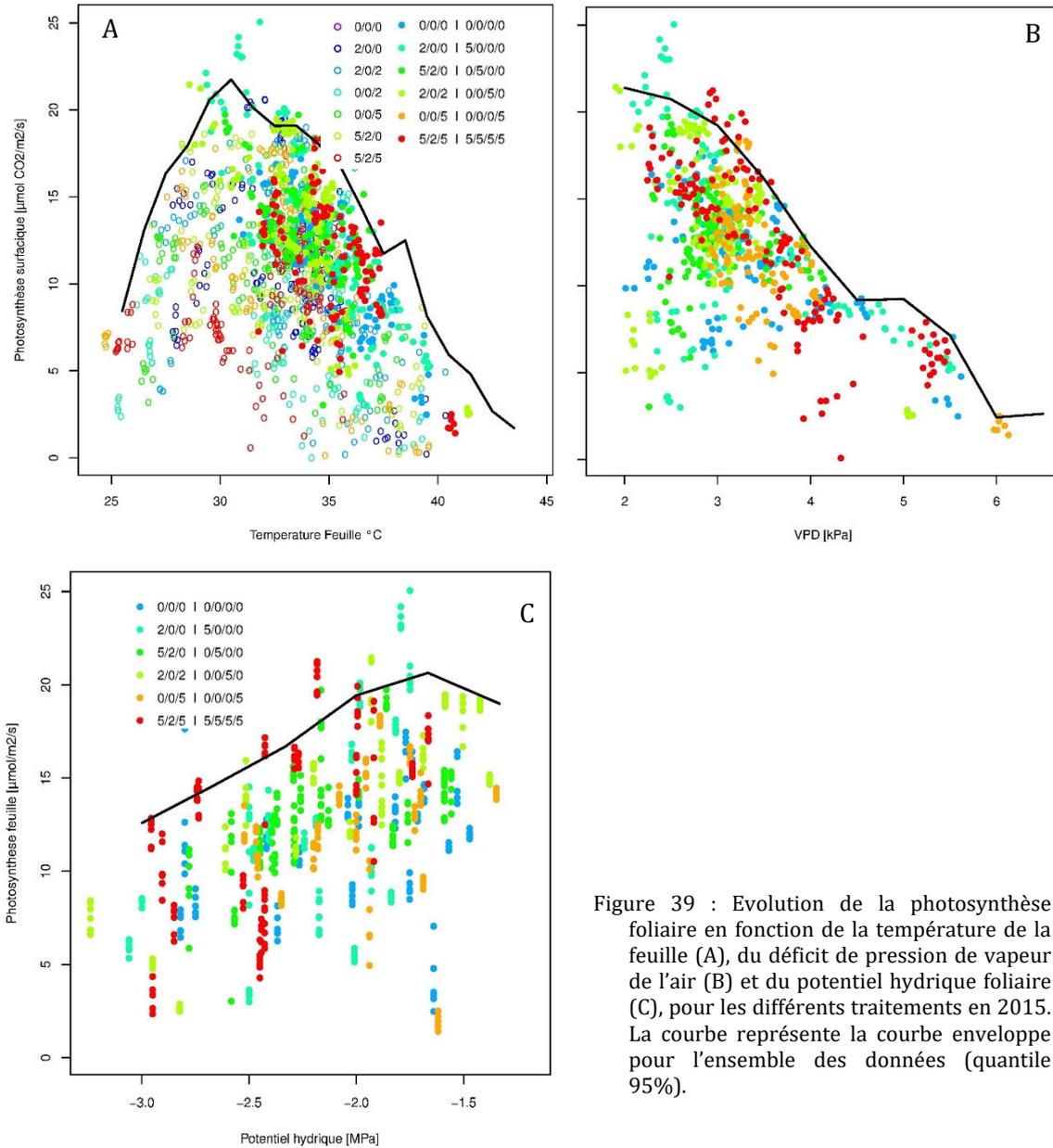


Figure 39 : Evolution de la photosynthèse foliaire en fonction de la température de la feuille (A), du déficit de pression de vapeur de l'air (B) et du potentiel hydrique foliaire (C), pour les différents traitements en 2015. La courbe représente la courbe enveloppe pour l'ensemble des données (quantile 95%).

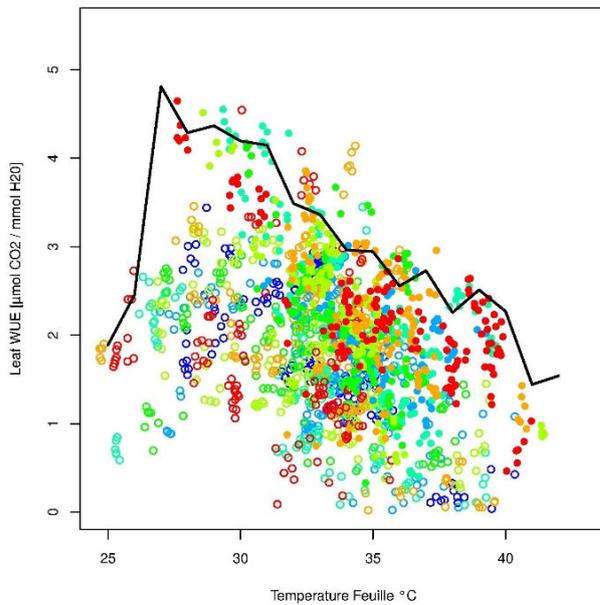


Figure 40 : Evolution de l'efficacité d'utilisation de l'eau à l'échelle de la feuille (Leaf Water Use Efficiency) en fonction de la température des feuilles pour l'ensemble des données en 2014 (symboles ouverts) et 2015 (symboles pleins). La courbe représente la courbe enveloppe pour l'ensemble des données (quantile 95%).

3. Discussion

3.1 Effet du climat sur le statut hydrique de la plante

Les mesures de potentiel hydrique ont montré que les arbres ayant subi une élévation de température avaient le potentiel hydrique le plus faible. De manière générale, une température élevée augmente la transpiration des feuilles et peut donc induire un déficit hydrique pendant la journée ce qui entraîne une diminution du potentiel hydrique de feuille (Tsukaguchi et al., 2003). Les fortes températures peuvent également influencer le bilan hydrique du fait qu'elles augmentent le déficit de pression de vapeur (VPD), en augmentant la pression de vapeur à saturation (Williams et al., 2013), ce qui entraîne une plus forte demande atmosphérique d'évapotranspiration (Weiss et al., 2009). La régulation de la température dans les serres a nécessité, au moins pour le traitement témoin, le déclenchement du refroidissement par les cool-box. Ce système a permis la régulation de la température mais a entraîné une élévation forte de l'humidité dans le compartiment. Le traitement témoin se trouve donc à la fois à une température plus faible et à une humidité plus forte. Cette diminution de la demande climatique, par une température plus faible et une humidité de l'air plus forte, induit *in fine* une réduction de la transpiration de la plante (Abdelmageed et Gruda, 2009). Le statut hydrique des arbres a bien montré un abaissement du potentiel hydrique avec l'élévation de température, liée à une augmentation de la demande climatique (Teskey et al., 2015 ; Hu et al., 2014).

Lors de nos expérimentations, lorsque la température a dépassé un certain seuil de température (autour de 32-35°C), les arbres ont répondu à l'augmentation du VPD de l'air par une forte régulation stomatique afin de limiter les pertes en eau par la transpiration. La fermeture des stomates peut se produire en réponse à une augmentation du gradient de pression de vapeur entre la feuille et l'air et entraîne une augmentation de la température

foliaire (Sheriff, 1979 ; Cochard et Granier, 1999). Cette fermeture des stomates lorsque la demande climatique est très élevée joue un rôle de protection du système conducteur et permet de maintenir son intégrité et d'éviter l'embolie (Brodribb et al., 2003 ; Cochard et Granier, 1999). L'augmentation du gradient de pression de vapeur entre la feuille et l'air avec l'augmentation de la température de la feuille peut provoquer une fermeture stomatique, soit par une réponse stomatique directe à l'humidité atmosphérique ou en augmentant la transpiration entraînant une diminution de la turgescence des feuilles et en particulier des cellules de garde (Sheriff, 1979).

3.2 Climat, statut hydrique et photosynthèse foliaire

La diminution de la photosynthèse dans des conditions de température élevée peut donc être attribuée en partie à la réduction de la conductance stomatique due à la fermeture partielle des stomates, qui augmente la résistance à la diffusion du CO₂ de l'air extérieur au chloroplaste (Abdelmageed et Gruda, 2009 ; Cochard et Granier, 1999). Les Figure 39B et C montrent bien l'effet du climat via le VPD et du statut hydrique sur la photosynthèse foliaire.

Nos résultats montrent également que le taux de la photosynthèse est lié à la température de feuille. L'appareil photosynthétique du pêcher peut être très fortement inhibé par des températures en-dessous et au-dessus de cette plage (DeJong et Moing, 2008). Lorsque la température s'élève, la photosynthèse augmente d'abord comme toute réaction chimique ou biochimique, puis atteint un maximum et diminue ensuite assez rapidement (Saugier, 1983). Dans nos résultats, le taux photosynthétique augmente atteignant des valeurs de 20 à 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour des températures entre 28°C et 35°C. Le point de compensation (IC) augmente avec la température du fait de l'augmentation de la respiration foliaire avec la température, et les taux nets de photosynthèse sont maximaux à une température optimale (Sheriff, 1979). Au-delà de ces valeurs, les arbres ont montré une chute de l'activité photosynthétique, de la conductance stomatique et de la transpiration. La diminution de la photosynthèse avec une élévation trop forte de la température est confirmée par de très nombreux auteurs. Sur fraise, Kidair et al. (2006) indiquent par exemple que l'exposition à de fortes températures a réduit la photosynthèse et la conductance stomatique. Cette diminution de la photosynthèse peut être expliquée par différents mécanismes. (i) L'augmentation de la température foliaire peut conduire à une diminution de l'état d'activation de la Rubisco conduisant à une limitation de la photosynthèse (Teskey et al., 2015 ; Abdelmageed et Gruda, 2009). (ii) la fluidité et l'intégrité des membranes thylacoïdales sont sensibles à des températures élevées dont des modifications causent la réduction de la photosynthèse (Allakhverdiev et al., 2008). (iii) une dégradation de la protéine D1 à des fortes températures en raison de la formation d'espèces réactives de l'oxygène (Yoshioka et al., 2006).

Lorsque le potentiel hydrique foliaire décroît, on observe une relative stabilité de la photosynthèse jusqu'à une valeur critique au-delà de laquelle il y a une chute assez brutale (Saugier, 1983). Nos résultats montrent à la fois un effet de la température avec une température optimale autour de 30-32°C et un effet fort du potentiel hydrique sur la réduction progressive de la photosynthèse. L'élévation de température et l'augmentation de la transpiration et du déficit hydrique de la plante ont pu également induire un ajustement osmotique avec la production et l'accumulation de différents solutés, principalement glucose (Machado et Paulsen, 2001) et sorbitol chez le pêcher. Ces accumulations peuvent entraîner une inhibition de la photosynthèse (Machado et Paulsen, 2001). Pour prendre en compte l'influence des conditions environnementales (VPD et température) et du statut hydrique de la plante, nous avons cherché à développer un modèle simple de photosynthèse. Il s'appuie sur une photosynthèse maximale qui est réduite par 3 fonctions de réduction, à l'image de ce qui a été fait précédemment avec le modèle de Jarvis sur la conductance stomatique (Jarvis, 1976). Les mesures ayant toujours été faites à rayonnement saturant (c'est-à-dire supérieur à 1500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), le modèle ne prend pas en compte la courbe de réponse de la photosynthèse au rayonnement. Cette courbe est par ailleurs bien décrite, également pour le pêcher (Pallardy, 1997). La photosynthèse est dans ce modèle le produit de fonctions de réduction, chaque fonction étant caractérisée par sa courbe enveloppe. Les paramètres des fonctions de réduction ont été estimés simultanément en cherchant à minimiser une fonction objective en utilisant un algorithme génétique (package genalg, R, Figure 41). La fonction objective est la somme du Carré des Ecart (SCE) entre la photosynthèse mesurée et la photosynthèse simulée. Le formalisme des fonctions est issu de la littérature (Makälä et al., 2008). L'effet de la température sur la photosynthèse reprend le formalisme développé avec des énergies d'activation (H_a) et de désactivation (H_d) ainsi qu'une température optimale (Johnson et al., 1942, Lohraseb et al., 2017) :

$$f(\Psi_{\text{feuille}}) = 1 - \exp\left(a + \frac{b}{\Psi_{\text{feuille}}}\right)$$

$$f(\text{VPD}) = 1 - \exp\left(a - \frac{b}{\text{VPD}}\right)$$

$$f(\text{Temp}_{\text{feuille}}) = \frac{H_a e^{\left(\frac{H_d(T_K - T_{\text{opt}})}{RT_K T_{\text{opt}}}\right)}}{H_a - H_a \left(1 - e^{\left(\frac{H_d(T_K - T_{\text{opt}})}{RT_K T_{\text{opt}}}\right)}\right)}$$

Le modèle développé permet de prédire avec une bonne qualité la photosynthèse sous l'influence du climat et du statut hydrique de la plante (Figure 41). Les fonctions de réduction sont proches des courbes enveloppes mis en avant dans l'analyse. La photosynthèse est ainsi fortement réduite pour des VPD supérieurs à 2-3 kPa et pour des potentiels hydriques inférieurs à -15bars. La photosynthèse est fortement inhibée pour les fortes températures, avec des valeurs de photosynthèses au-delà de 40°C inférieures de plus de 80% à la photosynthèse maximale. La température optimale pour la photosynthèse du pêcher est proche de 31°C, même

s'il manque cependant des valeurs de température plus faibles pour mieux décrire en particulier l'effet de température infra-optimale sur la photosynthèse.

Le modèle de photosynthèse développé repose sur l'hypothèse que la réponse à chaque facteur est totalement indépendante. La sous-estimation de la photosynthèse prédite par le modèle pour les faibles valeurs met bien en évidence l'existence d'interaction entre ces différents facteurs. En particulier, des interactions ont été mises en évidence entre le déficit de pression de vapeur et le statut hydrique de la plante via son potentiel hydrique (Tardieu et al., 1996).

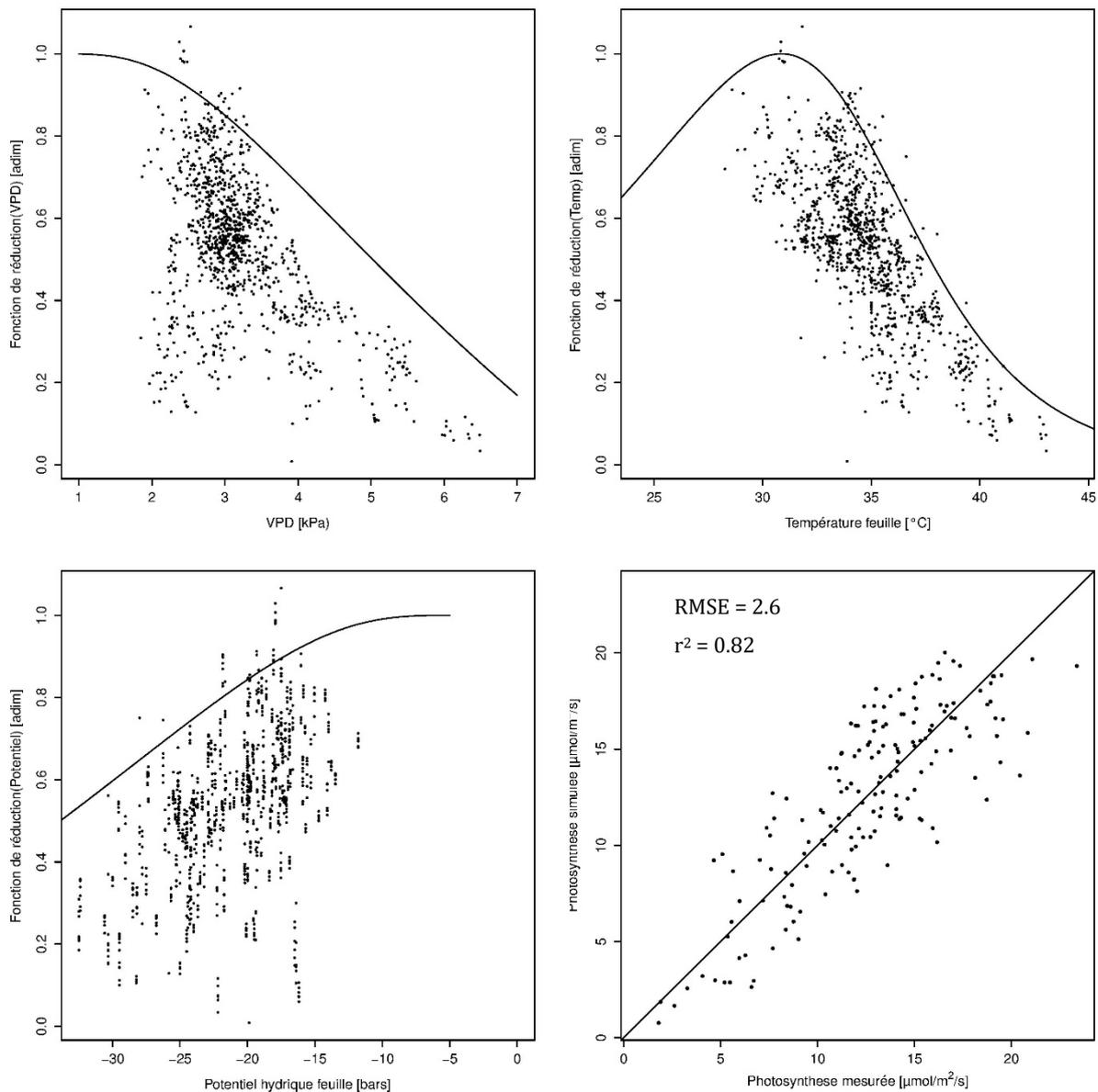


Figure 41 : Fonctions de réduction et photosynthèse nette : A, fonction de réduction en fonction du déficit de pression de vapeur de l'air (VPD, $a = 1.1$, $b = -9$), B, fonction de réduction en fonction de la température de la feuille ($H_a = 51.224 \cdot 10^3$, $H_d = 203.28 \cdot 10^3$, $T_{opt} = 303^\circ\text{K}$), C, fonction de réduction en fonction du potentiel hydrique de la feuille (ψ_{feuille} , $a = 0.98$, $b = 56.58$), D, photosynthèse simulée en fonction de la photosynthèse mesurée.

De façon complémentaire, nous avons observé à la récolte une chute importante de la photosynthèse avec des valeurs très faibles, de près de $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Cette chute de la photosynthèse n'est pas associée à une limitation par les stomates, la conductance stomatique étant à ce stade élevée (cas du traitement témoin à la dernière date de mesure en particulier). Selon DeJong et Moing (2008), la photosynthèse de la feuille de pêche peut varier de près de 50% en fonction de la demande des fruits. Le taux de photosynthèse augmente à partir du stade végétatif et décline avec la fin de la croissance des fruits (Abdelmageed et Gruda, 2009). A cette période, la demande des puits devient très faible, la croissance des fruits et la croissance végétative étant achevées. La diminution de la demande des puits entraîne une diminution de l'exportation des produits photosynthétiques (Li et al., 2007). Dans ces conditions, on observe une accumulation des assimilats carbonés dans les feuilles, leurs concentrations élevées inhibant alors les activités enzymatiques et diminuant la photosynthèse (Quilot-Turion et al., 2004 ; Li et al., 2007 ; DeJong et Moing, 2008).

**TEMPERATURE,
DEVELOPPEMENT ET CROISSANCE VEGETATIVE**

Résumé

Cette étude a permis d'évaluer la sensibilité du pêcher à différentes élévations de températures (témoin, +2°C et +5°C) depuis la période du développement précoce du fruit jusqu'à sa maturation. Les effets de ces augmentations de température ont été évalués sur différentes variables : l'intensité du débourrement et sa dynamique, le développement et la croissance des axes (émergence et allongement), l'architecture résultante, et enfin la floribondité et floraison des arbres. Des températures élevées précoces (après la floraison) entraînent des modifications importantes dans le cycle phénologique du pêcher avec en particulier un avancement important du début de cycle de développement du pêcher. Les températures élevées ont accéléré le rythme de croissance végétative raccourcissant le cycle. Le phyllochrone a varié au cours de la saison sans rapport avec les variations saisonnières de température. Des températures élevées durant les phases du développement ont affecté l'architecture de l'arbre produisant des axes principaux plus longs et portant moins d'axillaires. Ces modifications d'architecture ont entraîné une diminution importante de la densité et de la proportion des bourgeons floraux l'année suivante, affectant la floribondité de l'échelle du rameau à l'échelle de l'arbre entier, principalement liée à des dynamiques de croissance des pousses différentes et à l'augmentation des températures pendant la phase estivale de l'année précédente.

Mots-clés : Pêcher, température, phénologie, croissance, phyllochrone, architecture, floribondité, floraison.

1. Dynamique de la croissance végétative

1.1 Dynamique du débourrement et devenir des bourgeons

Au printemps ou plus globalement durant la saison de végétation, les bourgeons à bois du pêcher peuvent soit rester dormant, soit donner des axes courts (rosettes) soit donner des axes longs (pousses). En 2015, on observe une anticipation du débourrement et de la croissance végétative en réponse aux traitements thermiques appliqués l'année précédente, sauf lorsque l'élévation de température n'a été appliqué qu'à la dernière période (Figure 42). On montre ainsi que, quel que soit la longueur du rameau, les bourgeons à bois ont débourrés significativement plus tôt que le témoin, avec plus de 20% des bourgeons ayant déjà débourré au 9 mars, c'est-à-dire avant même la floraison. Cette anticipation du développement végétatif n'a pas été observée

lorsque l'élévation de température a été appliquée à la dernière période de développement des fruits.

Une fois le bourgeon débouffé, l'axe peut rester court ou s'allonger pour former des pousses longues. Le suivi des bourgeons débouffés met en évidence un très fort effet de l'élévation des températures sur leur devenir et sur la dynamique (Figure 43A). Une élévation de températures (traitement thermique continu et traitement thermique précoce +5°C) a pour conséquence une dynamique très rapide d'élongation des axes en pousse longue, contrairement aux traitements thermiques plus tardifs. Cependant cet effet est temporaire, et plus tardivement en saison, il n'apparaît plus de différences significatives entre les traitements. À la fin de la croissance végétative, les traitements (2/0/2, 0/0/0) ont significativement moins d'axes ayant évolué en pousse longue que le traitement thermique continu (5/2/5). En 2015, l'élévation de température n'a pas eu d'effet significatif sur la proportion des bourgeons ayant évolués en pousse longue (comprise entre 44 et 58% selon les traitements, Figure 43B), même si en tendance, l'élévation de température précoce a également favorisé l'émergence de pousses longues.

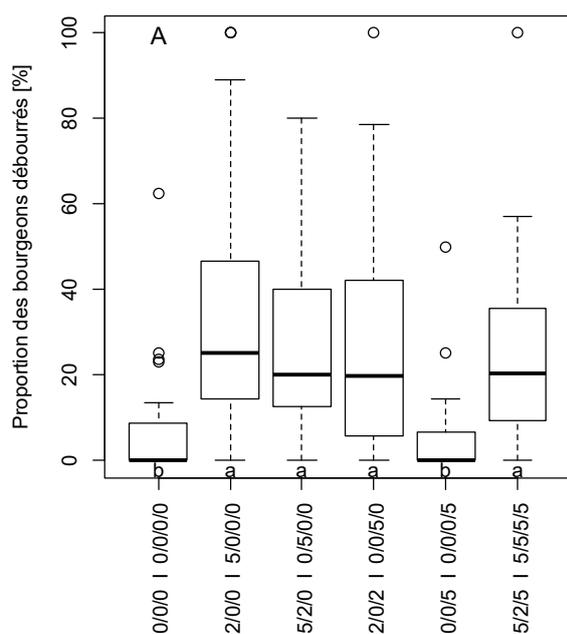


Figure 42 : (A) Proportion de bourgeons végétatifs ayant débouffé au printemps 2015(9 mars).

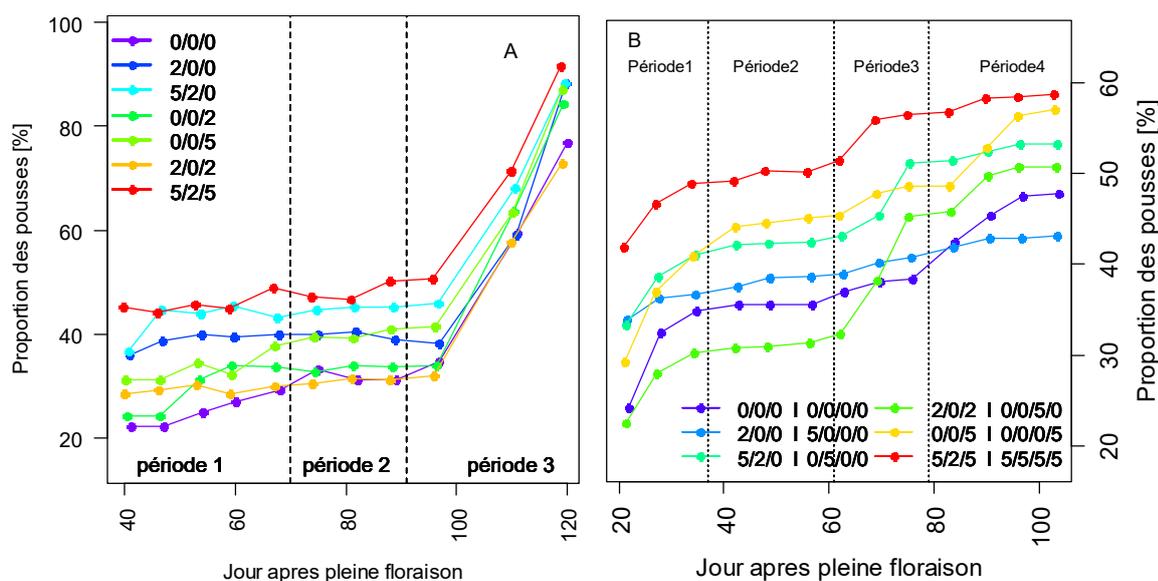


Figure 43 : proportion de bourgeons végétatifs ayant évolué en pousses longues au cours de la saison de développement (2014 : A, 2015 : B).

1.2 Développement et croissance des pousses

Le développement et la croissance végétative ont été suivis en termes d'émergence des feuilles et d'élongation des pousses. L'élévation de la température a un effet considérable sur l'émergence des feuilles et l'élongation des pousses. L'élévation de la température a accéléré l'émergence des feuilles ainsi que l'élongation des pousses par rapport au témoin, aussi bien en 2014 qu'en 2015 (Figure 44A-D). Ainsi, en 2014 et 2015, à la fin de la 1^{ère} période, les arbres ayant été soumis à l'élévation de température précoce présentent un nombre de feuilles plus important et une longueur des pousses significativement plus grande. Cependant, ces différences sont temporaires, et s'estompent aussi bien concernant le nombre de feuilles que la longueur finale des pousses. Les suivis du nombre de feuille et des longueurs de pousse relatives, c'est à dire le rapport entre le nombre de feuille (resp. longueur de la pousse) au cours du temps rapporté au nombre finale de feuille (resp. à la longueur finale de la pousse) montrent l'anticipation de l'émergence et de la croissance des axes pour les arbres soumis aux fortes températures après floraison.

Cette croissance anticipée se traduit par une proportion de leur élongation maximale atteinte plus précocement. En 2014, cette anticipation est suivie d'un fort ralentissement après la fin de la période 1. Les arbres témoins rattrapent ensuite leur croissance, avec un achèvement de leur croissance plus tardif. De manière similaire, la dynamique d'apparition des feuilles sur les pousses est impactée de façon transitoire par les différents traitements thermiques. L'élévation de température a donc anticipé d'une part le débourrement et la croissance des pousses et d'autre part raccourci la durée de leur croissance.

1.3 Vitesse d'émergence des feuilles et d'allongement des axes

Les vitesses d'émergence des feuilles exprimée soit par rapport au jour calendaire (nombre de feuille émise/jour) ou par rapport au temps thermique (nombre de feuille émise/degré-jour) sont présentées respectivement dans la Figure 45A et B. Il apparaît clairement 2 phases d'émergence soutenues, avec des vitesses maximales de l'ordre de 0,5 feuille/jour, soit 0,04 feuille/degré-jour. La vitesse d'émergence des feuilles est très variable au cours du temps, et le phyllochrone diminue très fortement après la 2^{ème} phase de croissance. L'expression de l'émergence des feuilles en fonction du temps thermique n'a pas permis d'obtenir un phyllochrone constant au cours du temps et identique pour les différents traitements. Les vitesses d'émergence varient de façon significative suivant les traitements, ces différences étant temporaires. Ainsi, l'élévation de température entraîne une accélération de la vitesse d'émergence des feuilles, aussi bien durant la 1^{ère} période que sur la 3^{ème} et 4^{ème} période. L'élévation de température à la 4^{ème} période a entraîné des vitesses de croissance plus élevée et a allongé la durée de croissance (en particulier pour le traitement avec une élévation de température durant cette période).

De façon similaire à la dynamique d'émergence des feuilles, deux vagues de croissance sont observées pour la croissance en longueur des pousses, pendant la 1^{ère} et 3^{ème} période (Figure 45C et D). Au cours du développement, les vitesses de croissance sont toutes synchrones par rapport au jour calendaire. A contrario, l'expression de la vitesse de croissance en fonction du temps thermique désynchronise les phases de croissance selon les traitements. Les vitesses de croissance sont variables selon les traitements aux différentes périodes. Les arbres ayant subi une élévation de température durant la 1^{ère} période ont une vitesse de croissance rapportée au temps calendaire plus forte, pour ensuite être plus faible. Pour des élévations de températures tardives (4^{ème} période), la vitesse de croissance est également supérieure et sur une durée plus longue (0/0/5 | 0/0/0/5). En s'approchant de la maturité des fruits, la vitesse de croissance est nulle pour l'ensemble des traitements.

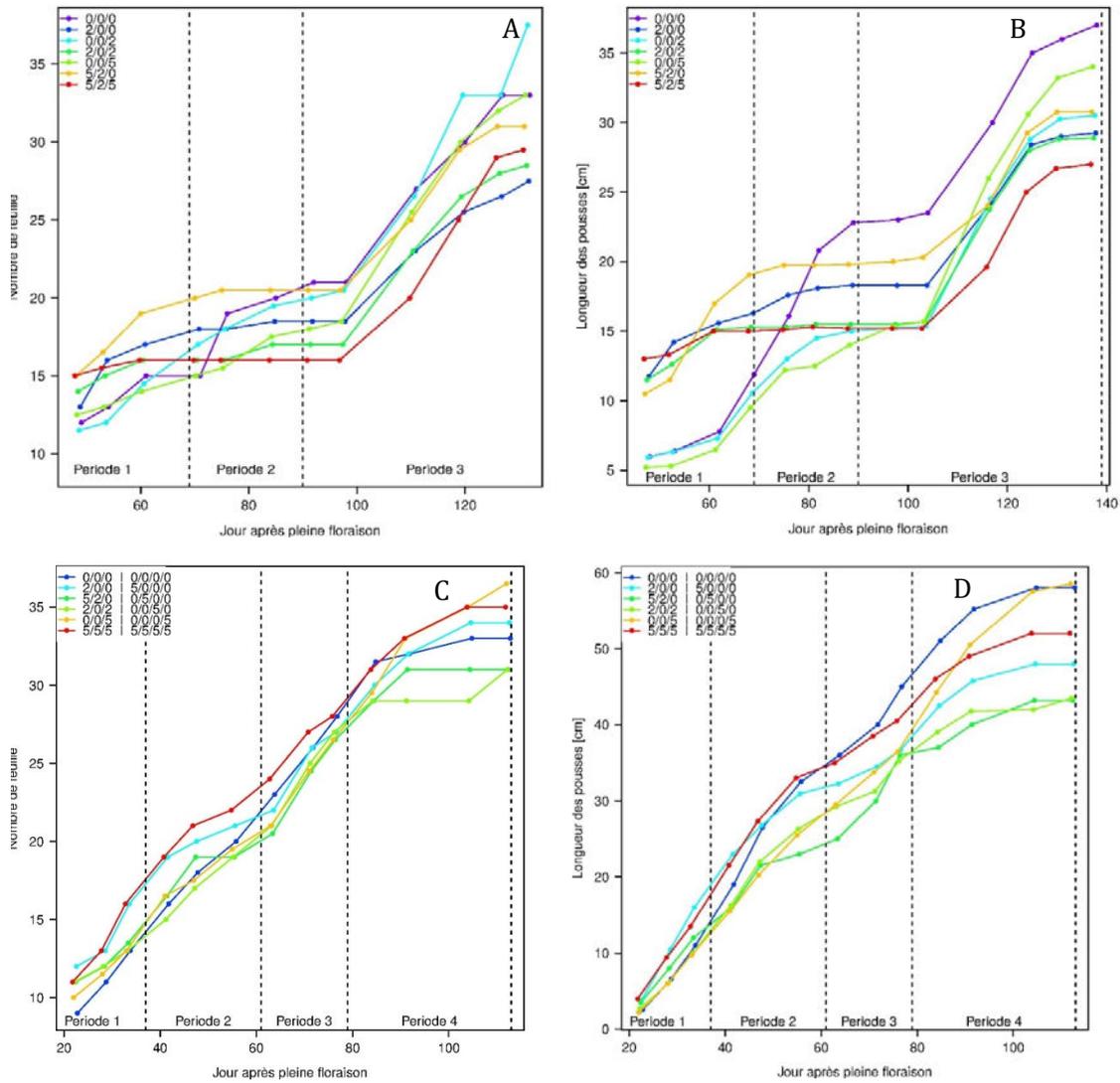


Figure 44 : Suivi pour des pousses insérées en position terminale sur le rameau du nombre de feuilles émises (A) et la longueur des pousses (B) en 2014 , du nombre de feuille émise (C) et de la longueur des pousses en 2015 (D) en fonction des jours après pleine floraison et de la période d'application des traitements thermiques pour l'ensemble des traitements.

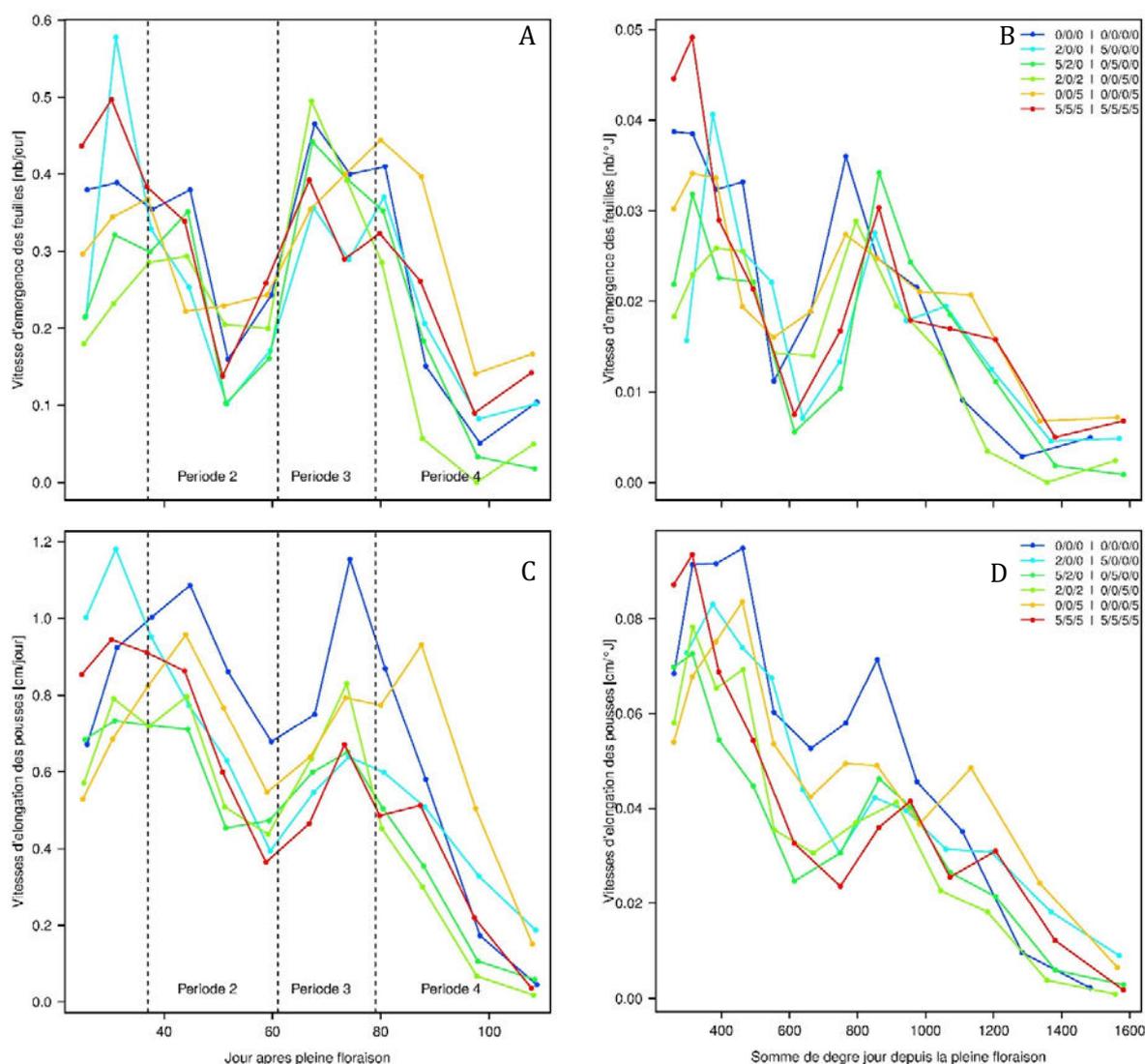


Figure 45 : Vitesse d'émergence des feuilles en fonction du temps calendaire [nb feuilles/jour] (A) et du temps thermique (B), et vitesse de croissance des pousses terminales en fonction du temps calendaire [cm/jour] (C) et du temps thermique (D) pour l'ensemble des traitements en 2015.

1.4 Longueur des pousses et nombre de feuilles

La Figure 46A présente la relation entre le nombre de feuilles, c'est-à-dire le nombre de phytomère émis, et la longueur des pousses. On observe logiquement une relation forte entre le nombre de feuilles et la longueur des pousses. De façon intéressante, à longueur de pousse identique, les températures plus élevées entraînent un nombre de feuille plus important, c'est-à-dire une longueur moyenne de phytomère plus courte, en particulier pour le traitement continu (5/2/5 | 5/5/5/5). Une relation négative entre la longueur moyenne des phytomères (nombre des feuilles/cm) et la longueur finale des pousses est observée (Figure 46B). Les pousses courtes présentent jusqu'à 2 feuilles/cm, alors que cette densité de feuille chute à près de 0.5 feuille/cm

pour les pousses longues. L'élévation de température tend à modifier l'architecture en augmentant le nombre de feuille par unité de longueur, en particulier pour les pousses longues. Les processus d'émergence et de croissance ne sont pas affectés de façon équivalente avec l'élévation de température : l'émergence des feuilles est plus accélérée que la croissance en longueur des pousses tendant à raccourcir la longueur des phytomères pour donner naissance à des axes portant plus de feuille pour des longueurs équivalentes.

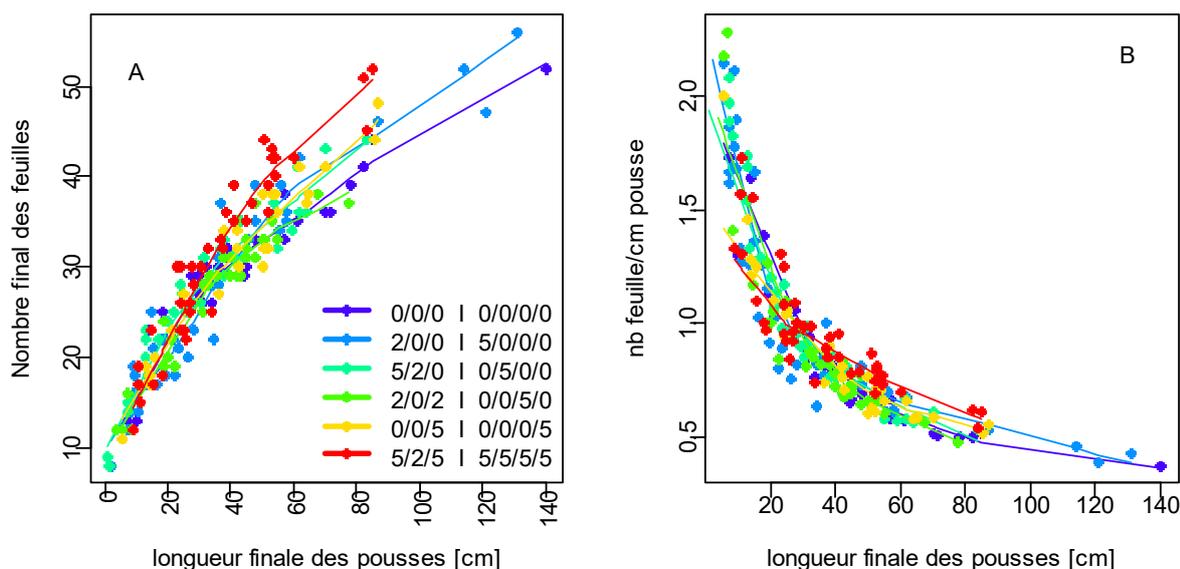


Figure 46 : Relation entre la longueur finale des pousses et le nombre final de feuilles (A) et la densité de feuille (nombre de feuille par longueur de pousse) (B) pour l'ensemble des traitements en 2015.

1.5 Surface foliaire

La Figure 47 présente les surfaces de feuille en fonction des traitements et de la longueur de la pousse qui les porte. L'élévation de température a entraîné une diminution de la surface moyenne des feuilles. La tendance s'observe avec une diminution progressive de la surface moyenne des feuilles avec l'élévation de la température. Cette diminution est d'autant plus marquée que l'élévation de température a lieu pendant les phases de croissance végétative forte (Figure 47A). Pour une élévation de température continue, la diminution est très forte avec une réduction de plus de 50% de la surface moyenne des feuilles par rapport au témoin (Figure 47B). On constate également une relation entre la surface moyenne des feuilles et la longueur de la pousse. Ainsi une pousse courte porte des feuilles plus petites. Le cas extrême est observé pour les rosettes avec des feuilles préformées dans le bourgeon et qui restent petites. La courbe de tendance montre bien que cette relation est modifiée selon les traitements : l'augmentation de la surface moyenne des feuilles avec l'allongement des axes est beaucoup moins prononcée pour le traitement continu. La dynamique d'évolution de la surface foliaire spécifique (SLA) au cours du temps montre un effet

significatif de la date de prélèvement, avec une augmentation au cours du temps pour tous les traitements. Cependant, il n'apparaît pas de différences significatives entre les traitements.

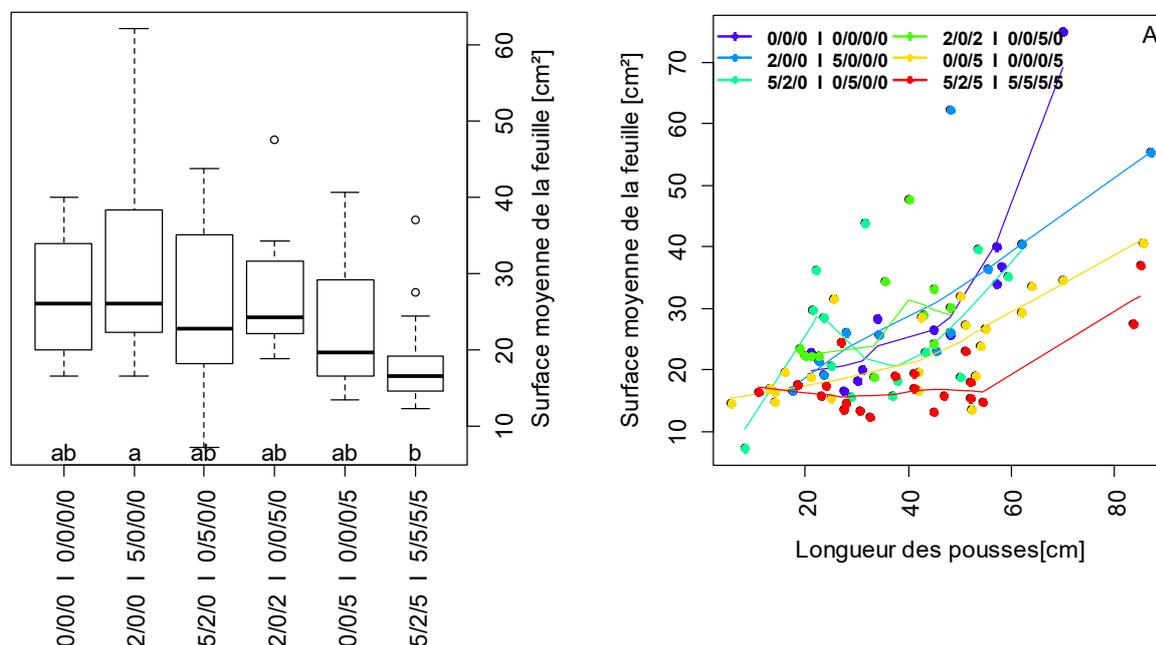


Figure 47 : Surface moyenne des feuilles pour les différents traitements (A) et relation entre la surface moyenne et les longueurs des pousses (B) pour l'ensemble des traitements en 2015 pour un prélèvement à la fin de la saison de croissance 2015. Les courbes représentent les courbes de tendance par traitement (lowess qui minimise l'écart entre les points).

2. Conséquence sur l'architecture de l'arbre

2.1 Développement des pousses principales et axillaires

Les dynamiques de croissance des pousses (longueur et nombre de feuille) ont été réalisées durant la saison de croissance sur un nombre limité d'axes. Pendant l'hiver 2014 et 2015, de façon à être plus exhaustif, la longueur de l'ensemble des pousses ayant poussé durant la saison sur l'arbre a été mesurée. Les distributions des longueurs présentent des différences significatives entre les différents traitements thermiques (Figure 48A). Deux populations de pousses, petites et longues, sont observées. En 2015, la proportion de pousses longues, c'est-à-dire supérieures à 50 cm, est fortement augmentée avec près de 33% pour le traitement avec l'élévation tardive de température (4^{ème} période), et jusqu'à 38% pour l'élévation continue, contre seulement 24% pour le traitement témoin (Figure 48B). En parallèle de cet allongement plus marqué des pousses terminales, l'élévation de température a également entraîné un allongement des pousses axillaires pour ces mêmes traitements avec près de 37% de pousses axillaires supérieures à 50 cm, contre moins de 27% pour le traitement témoin (Figure 48C).

Au niveau du nombre de pousses, l'élévation de température a conduit à produire des axes portants moins d'axillaires. Si le nombre de pousses principales s'étant développées est significativement plus important pour les traitements avec élévation de température (en particulier à la 3^{ème} période) par rapport au témoin (Figure 49A), la température a, en revanche, réduit considérablement l'émergence des pousses sylleptiques dites axillaires. Ainsi les pousses du traitement témoin portent en moyenne plus de 3 ramifications sylleptiques contre moins de 1 pour le traitement thermique à +5°C dernière période (0/0/5 | 0/0/0/5) et le traitement continu '5/2/5 | 5/5/5/5' (Figure 49B).

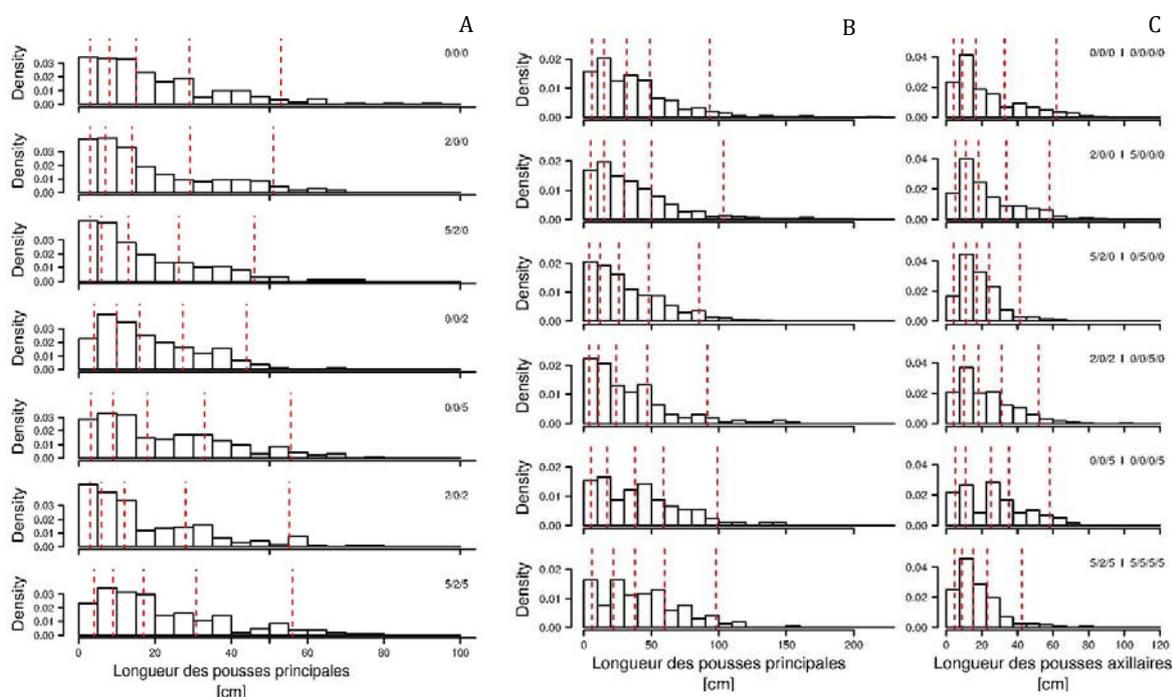


Figure 48 : Distribution des longueurs de pousses principales et axillaires ayant poussé durant la saison de végétation 2014 (A), des longueurs de pousses principales (B), des pousses axillaires (C) ayant poussé durant la saison de végétation 2015. Les lignes pointillées verticales rouges indiquent les quantiles 5, 25, 50, 75 et 95%.

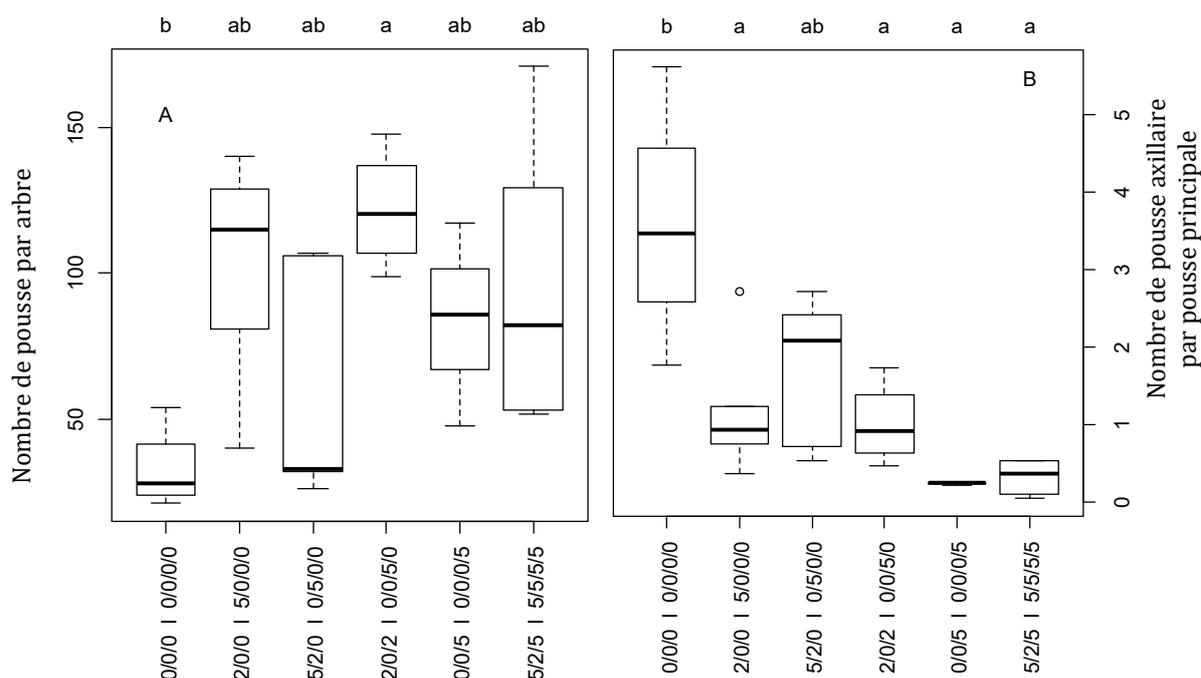


Figure 49 : Nombre de pousses principales sur l'arbre entier (A), et de pousses axillaires portées par les pousses principales (B) mesurées en janvier 2016 pour tous les traitements.

2.2 Croissance végétative finale

La croissance végétative totale, exprimée par la longueur cumulée de pousse, montre que la température n'a pas eu d'effet sur la croissance à l'échelle de l'arbre entier entre les différents traitements thermiques. La longueur cumulée des pousses pour l'ensemble des traitements est comprise entre 6 m et 14m en 2014 (Figure 50A). La saison de croissance 2015 montre une croissance beaucoup plus forte que l'année précédente (Figure 50B), avec un cumul de longueur de pousse allant de 40 à 80m par arbre. Cette croissance plus importante est liée à une augmentation de la vigueur avec l'âge des arbres.

L'élévation de température a donc favorisé l'apparition de pousses longues, via une plus grande proportion de bourgeons se développant en pousses longues et via un allongement plus marqué de ces pousses. Cet allongement plus prononcé des pousses principales a toutefois été réalisé au détriment du développement des pousses axillaires. Au final, la croissance cumulée n'a pas été modifiée, mais la part des pousses axillaires dans la croissance globale de l'arbre a été profondément réduite avec l'élévation de température.

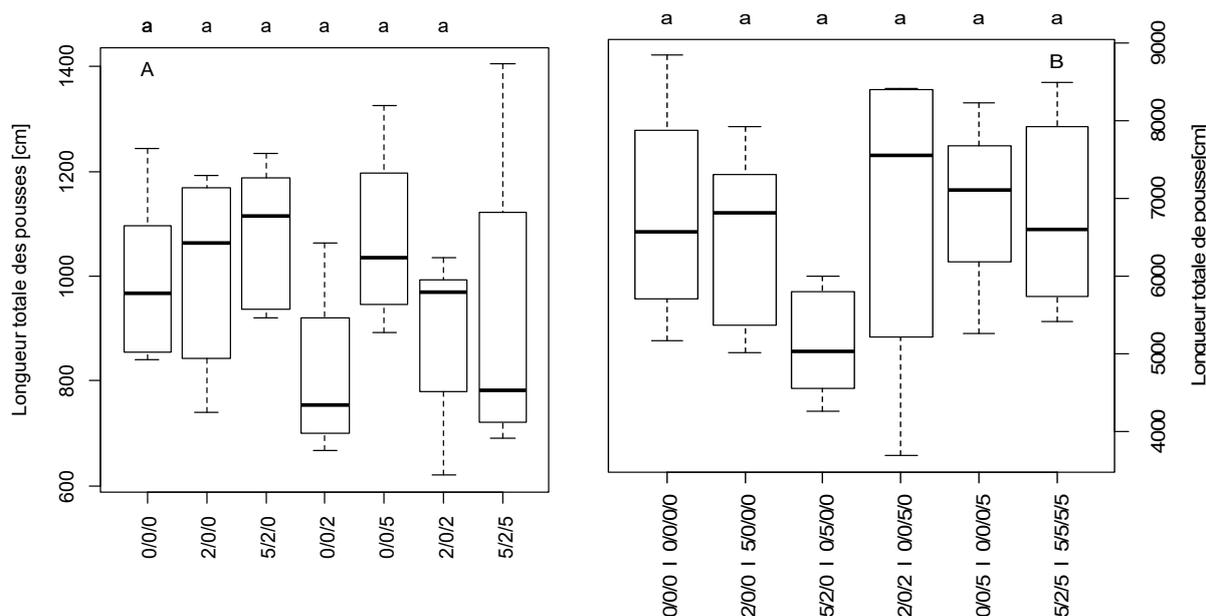


Figure 50 : Longueur cumulée des pousses par arbre après la saison de croissance 2014 (A) et 2015 (B) pour l'ensemble des traitements thermiques.

3. Floribondité et Floraison

3.1 Floribondité

Pour caractériser l'effet de l'élévation de température sur la floribondité, la densité de fleur (nb fleur/cm) est présentée dans la Figure 51(A et B). L'élévation de température diminue en tendance et de façon significative la densité des bourgeons floraux sur les rameaux, et ce quel que soit le type de rameau (petit, moyen ou long). Ainsi, sur les pousses de la saison 2015 donnant les rameaux de 2016, on observe, pour les rameaux longs, une densité de fleur beaucoup plus faible pour les arbres ayant été soumis à une élévation tardive de la température (traitement thermique continu et élévation de température à la dernière période). La densité de fleur est de l'ordre de 0.2 fleur/cm contre 0.4 fleur/cm pour tous les autres traitements (Figure 51B). La même tendance est observée après la saison de croissance 2014 (Figure 51A). De façon complémentaire, la densité des bourgeons à fleurs diminue avec l'allongement du rameau, quel que soit le traitement (Figure 51, Figure 52). Ainsi plus le rameau est long, moins il porte de bourgeons à fleurs. Les courbes de tendance montrent également une relation modifiée pour les élévations tardives de température, et ce quel que soit la longueur du rameau.

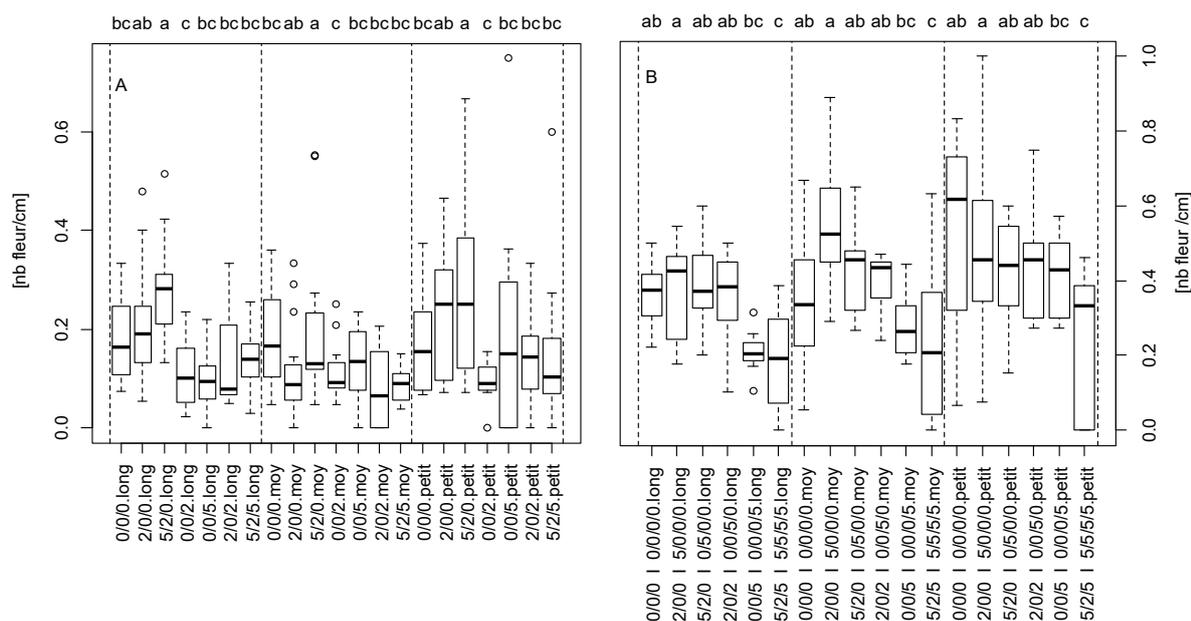


Figure 51 : Densité de bourgeons à fleur (nb fleur/cm rameau) selon le type de pousse (long, moyen, petit) pour les différents traitements thermiques après la saison de croissance 2014 (A) et 2015 (B).

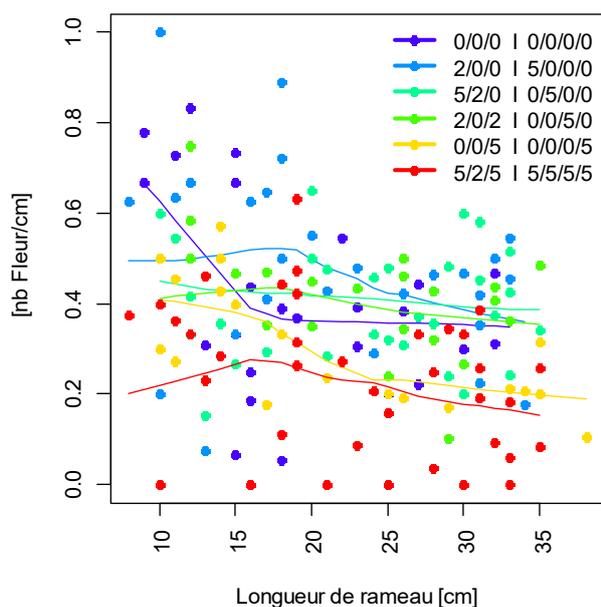


Figure 52 : Evolution de la densité des bourgeons à fleurs en fonction de la longueur du rameau [cm] et des traitements thermiques en 2016.

3.2 Date de floraison et étalement

La floraison chez le pêcher dépend de la date de début et de levée de dormance, avec la satisfaction des besoins en froid et en chaleur. La pleine floraison est caractérisée classiquement par le jour où la proportion de fleurs déjà ouverte est de 50%. Au printemps 2015, la floraison est concentrée aux alentours du jour calendaire 78 (18 mars) et aux alentours du jour calendaire 75

(15 mars) au printemps 2016 (Tableau 6). Il n'y a pas d'effet significatif des traitements des années (n-1) sur la date de floraison l'année n.

Traitements	2014	2015	2016
0/0/0 0/0/0/0	66.12 ± 2.88	79.11 ± 1.14	74.74 ± 3.25
2/0/0 5/0/0/0	64.51 ± 1.91	77.14 ± 1.71	74.79 ± 2.19
5/2/0 0/5/0/0	66.52 ± 1.78	77.56 ± 1.70	74.45 ± 0.22
2/0/2 0/0/5/0	65.13 ± 1.15	77.14 ± 0.88	75.14 ± 0.97
0/0/5 0/0/0/5	66.91 ± 2.21	78.97 ± 1.23	76.18 ± 0.95
5/2/5 5/5/5/5	66.54 ± 2.74	77.15 ± 1.22	77.53 ± 2.41

Tableau 6: Date médiane de pleine floraison (50% des fleurs ouvertes) avec l'écart type pour tous les traitements au printemps 2014, 2015 et 2016.

Outre la date de pleine floraison, un autre paramètre important est l'étalement de la floraison. La Figure 53 permet de montrer la date de début, de fin et de pleine floraison et donc son étalement (durée de la floraison). Le traitement «témoin» a présenté un étalement de la floraison moins important (entre 15 et 20 jours) par rapport au traitement «+5°C continu» qui a été marqué par un étalement plus accentué et une plus forte variabilité entre arbre (entre 15 et 40 jours).

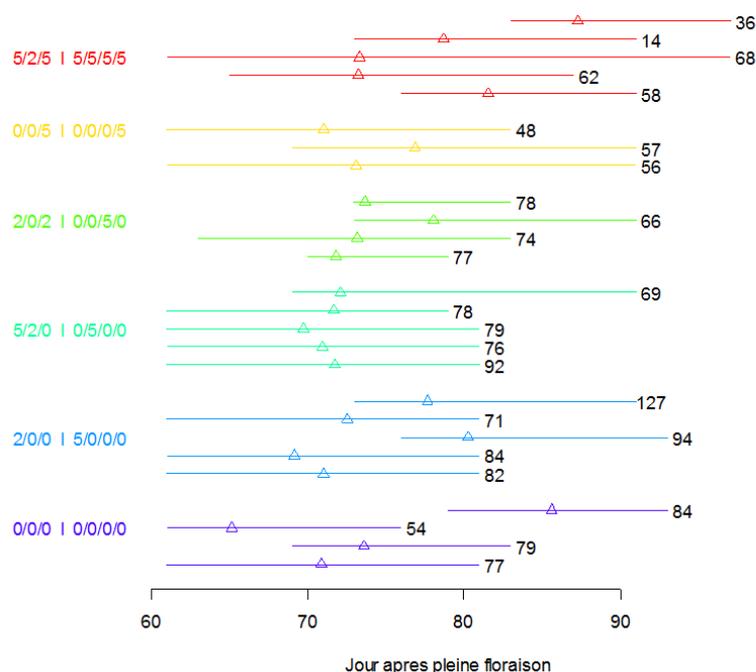


Figure 53 : Etalement de la floraison pour chaque arbre et en fonction des traitements. Chaque segment représente un arbre, le début et la fin du segment indiquant respectivement le début et la fin de la floraison, et le triangle indiquant la date de pleine floraison. Le nombre de fleurs suivies par arbre est indiqué sur la droite des segments.

4. Discussion

4.1 Dynamique de développement et architecture

Une élévation de la température au printemps (continue sur toutes les périodes ou pendant les phases précoces) a entraîné une anticipation du débourrement et de la croissance végétative. Ce résultat confirme des résultats précédents de Donnelly et al. (2006) et Chmielewski et Rotzer (2001). Lors de nos expérimentations, on observe ainsi au printemps une proportion plus importante de bourgeons ayant débourré précocement. Ces bourgeons évoluent plus rapidement en pousses longues. La proportion finale de bourgeons ayant donné des pousses longues est significativement affectée en 2014 mais pas en 2015, même si une tendance est observée. L'augmentation des températures au printemps a donc induit un décalage phénologique du développement des bourgeons. L'élévation de température a également été favorable à la croissance des pousses, aussi bien en nombre de feuille qu'en longueur des axes. Lors de nos expérimentations, les traitements thermiques précoces ont stimulé la croissance végétative. De même sur pommier, l'augmentation de la température 6-7 semaines après la floraison a stimulé considérablement la croissance végétative des arbres (Zhu et al., 1997). Cette accélération est temporaire et ne se maintient pas jusqu'à la maturité. Les traitements ayant été soumis à une élévation de température durant la 1^{ère} période (seulement durant cette période ou en continu) ont présenté de façon transitoire une longueur de pousse plus importante. De façon parallèle, l'élévation de température a accéléré l'émergence des feuilles. Ces résultats confirment ceux de Cao et Moss (1989) sur blé et orge et de Villalobos et Ritchie (1992) sur tournesol, qui ont observé une augmentation de la vitesse d'apparition des feuilles ou phyllochrone avec l'augmentation de température, jusqu'à un certain seuil, au-delà duquel le phyllochrone diminue. Dans notre étude, le phyllochrone a varié au cours de la saison sans rapport avec les variations saisonnières de température. Selon Davidson et al. (2015), le phyllochrone chez les jeunes pêcheurs n'est pas influencé par la température. Cultivés en continu à 20°C ou 30°C, il n'y a pas eu de différences de phyllochrone entre ces températures, même si la biomasse totale était plus grande pour les arbres cultivés à 20°C (Davidson et al., 2015). Si le phyllochrone ne semble pas dépendre uniquement de la température, l'effet de la variabilité interannuelle du climat sur l'émergence des feuilles semble être considérablement réduit lorsque le développement est exprimé en fonction du temps thermique plutôt qu'en fonction du jour calendaire (Figure 54), avec un début d'émergence synchrone entre les années et entre les traitements.

La croissance végétative est apparue marquée par 2 phases de croissance, séparé par un ralentissement (année 2015) voire même un arrêt de l'émergence des feuilles et de l'élongation de

la pousse (année 2014). Ce comportement a déjà été mis en évidence pour d'autres espèces ainsi que pour le pêcher (Lobit et al., 2001). Ce ralentissement de la croissance pourrait être associé à un temps de latence séparant la fin de l'émergence des feuilles préformées dans le bourgeon et la formation des nouvelles ébauches foliaires. En effet, la 1^{ère} phase de croissance repose sur la croissance de feuilles préalablement formées dans le bourgeon. Fournier (1994) a observé un temps de latence entre l'émergence des feuilles préformées et l'apparition des feuilles nouvellement formées durant la saison. Ce temps correspond à la reprise de l'activité du méristème. Toutefois, le nombre de feuille préformée dans le bourgeon est de l'ordre de 9-11 feuilles. Or le ralentissement observé intervient dans notre étude plutôt au-delà de 15 feuilles (année 2014) et même au-delà de 20 feuilles (année 2015), c'est-à-dire pour un nombre de feuille bien supérieure au nombre de feuille préformée. De plus, la fin de l'émergence de ces 1^{ères} feuilles est précoce, autour de mi-avril soit pour un temps thermique de 200°j (Fournier, 1994), alors que le ralentissement observé est beaucoup plus tardif, centré autour de 500-600°j. Ce ralentissement ne correspond donc pas à la reprise de l'activité du méristème et à la formation de nouvelles ébauches foliaires. Champagnat et al. (1986) ont également mis en évidence un temps de latence entre l'initiation d'une feuille et son développement. Ce temps de latence correspond approximativement à l'émergence de 5 à 6 feuilles, soit aux alentours de 150-200°j. Si le développement des feuilles apparaît ralenti vers 500-600°j, cela correspond à un ralentissement de l'initiation des feuilles autour de 300-400°j. Ces observations corroborent des observations précédentes sur pêcher (Lobit et al., 2001) et mettent bien en évidence un effet sur l'initiation foliaire.

Outre un effet positif de la température sur les vitesses relatives de croissance, on observe également un effet sur les durées de croissance (Dambreville, 2013). Des températures élevées ont accéléré le développement de la plante en raccourcissant la durée de son cycle phénologique (Bellia, 2003). Nous avons observé que les arbres soumis à une température élevée durant la 1^{ère} période ont un ralentissement de leur développement et de leur croissance végétative (émergence des feuilles et élongation des axes) qui apparaît de façon plus précoce.

L'élévation de température a affecté de façon différenciée l'émergence des feuilles et la croissance des pousses et des feuilles. La température a plus favorisé l'apparition des feuilles que l'élongation des axes. On observe ainsi pour une même longueur de pousse un nombre plus important de phytomères, mettant en évidence un raccourcissement de la longueur des phytomères avec l'élévation de la température. De façon complémentaire, la surface des feuilles a également été fortement réduite avec la température. Ce plus faible allongement des axes ou de la surface des feuilles peut résulter d'un raccourcissement de leur durée de croissance ou de l'effet de l'élévation de température sur le statut hydrique de l'arbre. La diminution de la croissance foliaire est

classiquement observée sur pêche, et est un des processus les plus précocement affectés par un déficit hydrique. La diminution de la photosynthèse apparaît ainsi plus tardivement que la réduction de la croissance en dimension des organes (Rahmati et al., 2015).

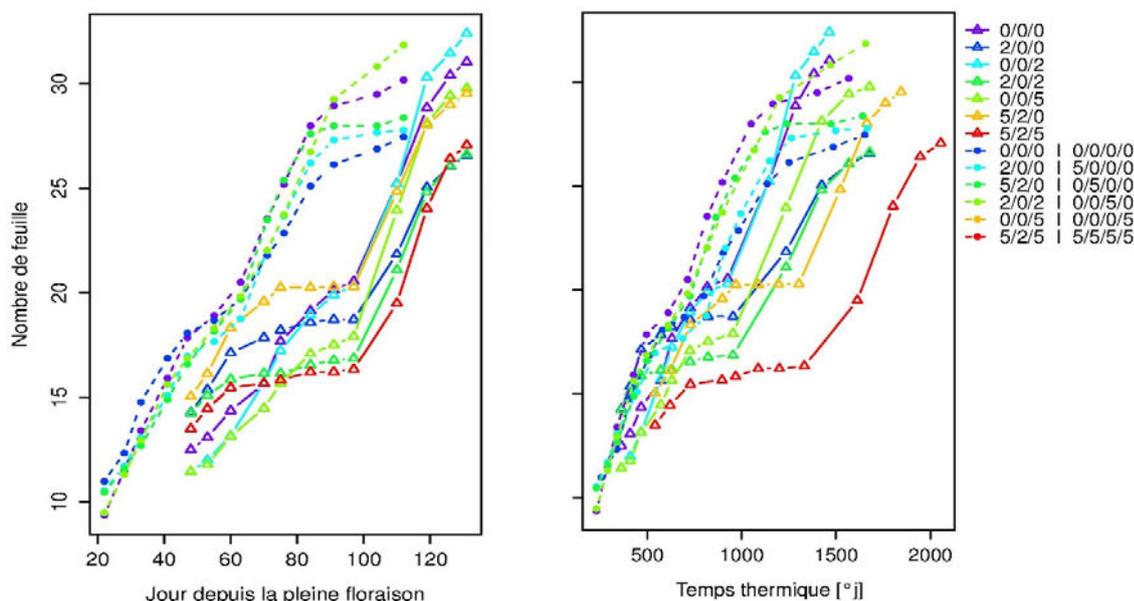


Figure 54 : Evolution du nombre de feuille sur les pousses pour l'année 2014 et 2015 pour les différents traitements thermiques, en fonction du jour après pleine floraison (A) ou en fonction du temps thermique (B).

L'élévation de température, aussi bien en 2014 qu'en 2015, a conduit à observer une plus forte proportion de pousses longues que pour le traitement témoin. Au niveau de l'élongation des pousses, Legave (2009) confirme l'effet cumulatif des hautes températures, via un allongement des pousses qui a *in fine* un impact sur l'architecture de l'arbre. De façon complémentaire, l'allongement des axes est associé à un plus faible développement des pousses axillaires. Ainsi, quel que soit l'année, l'élévation de température a favorisé les pousses principales, mais globalement la longueur totale des pousses à l'échelle de l'arbre (pousses principales + axillaires) n'a pas été affectée par les différents traitements thermiques. L'élévation de température a donc (i) avancé le débourrement et accéléré la croissance des axes et l'émergence des feuilles, (ii) réduit les processus de croissance (élongation des pousses et surface des feuilles) et (iii) favorisé la croissance de la pousse principale en réduisant les pousses sylleptiques. La croissance plus forte des pousses principales a été réalisée au détriment de la croissance des axillaires, avec une dominance apicale plus marquée.

4.2 Architecture et floribondité

Les effets pluriannuels de la température peuvent affecter la production de pêche au travers de la floribondité, c'est-à-dire de la production des bourgeons floraux. La floribondité peut être

affectée, soit via une modification des types d'axe ou de la densité de bourgeons à fleur sur ces axes. Nos observations ont montré, à longueur de rameau équivalent, une densité plus faible de bourgeon à fleur sur les arbres ayant subi une élévation de température tardive (dernière période et élévation continue). Les densités de bourgeons à fleur sont ainsi divisées par 2 avec le traitement continu, passant de près de 0,6 à 0,3 bourgeon à fleur/cm rameau pour les axes courts. De façon parallèle, les traitements thermiques en modifiant la distribution des longueurs des pousses, ont également induit des modifications sur le nombre de fleur porté. Les bourgeons à fleur et à bois sont portés à l'aisselle des feuilles, et on peut trouver jusqu'à 3 bourgeons par phytomère. La longueur moyenne des phytomères augmente avec la longueur des pousses. Et il y a donc une relation négative entre la longueur d'un axe et sa densité de bourgeon. Ainsi sur les axes courts, une succession de plusieurs phytomères courts est observée ce qui a pour conséquence une grande densité de bourgeons. De façon complémentaire, il apparaît, quel que soit le traitement, une relation également négative entre la longueur du rameau et la proportion des bourgeons à fleur (Figure 55). Pour un axe court, près de 80% des bourgeons sont des bourgeons à fleurs. Cette proportion n'est que de 40% pour des axes de plus de 30cm. Ces résultats confirment les travaux de Kervella et al. (1995). L'apparition de bourgeons floraux est reliée à des entrenœuds courts, et a contrario les entrenœuds longs ne portent souvent aucun bourgeon axillaire, aussi bien floral que végétatif. De façon complémentaires, les bourgeons floraux sont associés à des pousses ayant des vitesses de croissance des pousses plus faibles alors que les bourgeons végétatifs sont associés à des pousses vigoureuses et des phyllochrones courts (Kervella et al., 1995). L'activité des méristèmes axillaires est reliée à plusieurs processus impliqués dans la croissance des pousses : production des métamères, élongation des entrenœuds et croissance des feuilles. La vitesse d'élongation résulte de l'émergence et de l'élongation des métamères. Cette vitesse a un rôle central sur l'activité et le devenir des méristèmes axillaires. L'activité des méristèmes axillaires est plus longue sur des pousses avec une vigueur faible. Cet antagonisme entre vigueur de la pousse et activité du méristème peut être interprété comme résultant d'une compétition pour les ressources entre la division cellulaire au niveau du méristème et la croissance en dimension de la pousse (Kervella et al., 1995). Les conditions prévalant au moment de la formation des bourgeons axillaires sont également déterminants sur leur devenir. Ainsi Escobédo et Crabbé (1989), avec différentes manipulations (décortication, éclaircissage, taille) ont obtenu jusqu'à 90% de bourgeons floraux.

Des températures élevées peuvent aussi inhiber indirectement la formation de bourgeons. Pour certains cultivars de pomme, sous l'influence des gibbérellines produites par les apex des pousses longues, le plastochrone peut être fortement modifié (Koutinas et al., 2010). La réduction du nombre des bourgeons à fleur avec l'élévation de température résulte donc (1) d'un nombre plus

faible de bourgeon à fleur pour une même longueur de pousse, (2) d'un allongement des pousses qui induit (2a) une plus faible densité de bourgeon et (2b) une plus faible proportion de bourgeon à fleur. Selon Medina (2008), des températures diurnes/nocturnes élevées (26-30/22-26 °C) inhibent l'initiation des bourgeons floraux. Chez les espèces fruitières, la formation des fleurs passe par trois phases essentielles: (i) l'induction suivie de l'évocation florale, (ii) l'initiation des primordia floraux et (iii) enfin la différenciation et la croissance des ébauches florales. Chacune de ces phases est contrôlée par des processus internes et externes spécifiques (Mehri et Crabbé, 2002). Le passage de l'état végétatif vers l'état floral est considéré comme l'une des étapes les plus importantes de l'ontogenèse d'un végétal. Ce passage semble être contrôlé par des corrélations endogènes de nature hormonale ou métabolique et des facteurs de l'environnement (comme la température et la photopériode) qui auraient un effet indirect en agissant sur les périodes de repos et d'activité des bourgeons. Par ailleurs, il a été montré que l'induction et l'initiation florales sont deux étapes réversibles, c'est à dire que si le bourgeon se trouve sous de fortes températures, il peut redevenir végétatif. Dans les conditions du climat subtropical, où les faibles températures positives nécessaires pour satisfaire les exigences de refroidissement sont insuffisantes, une partie des bourgeons à fleurs, qui ont commencé leur développement pour certains cultivars de pomme, se retransforment en bourgeons végétatifs (Koutinas et al., 2010). Les élévations tardives de température correspondent aux périodes de sensibilité de l'induction et de l'initiation florale chez le pêcher (fin juin, juillet). En conséquence, la proportion plus forte de bourgeons végétatifs observée avec les traitements thermiques tardifs pourrait être associée à la non-différenciation florale ou à sa réversibilité.

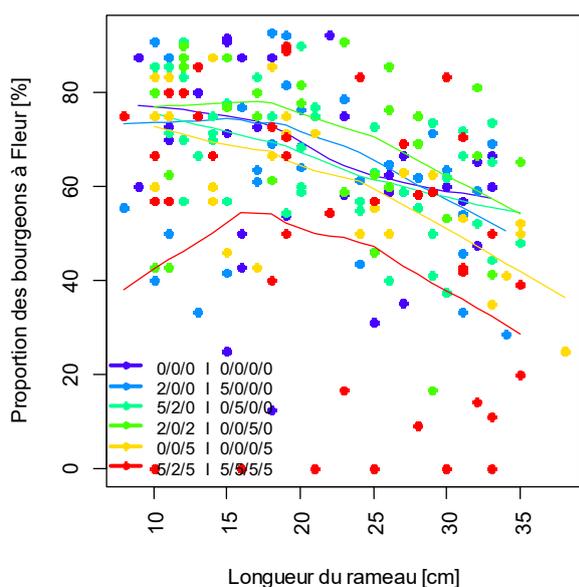


Figure 55 : Evolution de la proportion des bourgeons à fleurs [%] en fonction de la longueur du rameau [cm].

Chez le pêcher, la floraison a lieu avant l'apparition des feuilles (Lescourret et al., 1999). Les traitements d'élévation de température la saison précédente n'ont pas eu d'effet sur la date de floraison. On note cependant des dates de floraison variable entre les années mais homogène entre traitement. La bibliographie indique qu'une élévation de température précoce, c'est-à-dire bien avant la floraison, entraîne une floraison plus précoce (Besancenot et Thibaudon, 2012 ; Beaubien et Freeland, 2000 ; Seguin, 2010 ; Guédon et Legave, 2008 ; Hilaire et al., 2002). Selon Agenis (2006), le réchauffement a pour conséquence de reculer la date de satisfaction des besoins en froid (températures plus douces l'hiver), et d'avancer celle de satisfaction des besoins en chaleur. Le vécu thermique du bourgeon floral, quant à son entrée en dormance ou quant à la satisfaction de ses besoins en chaleur au printemps, n'a pas été affecté par les traitements, les dates de nos traitements étant trop tardif par rapport à la floraison (au plus tôt au moment de la floraison) ou trop précoce pour l'entrée en dormance (fin des traitements thermiques à la récolte des fruits). Par contre, si la date moyenne de pleine floraison n'a pas été affectée, on observe un étalement plus marqué et une variabilité plus forte avec l'élévation des températures. L'étalement temporel de la floraison peut avoir un impact sur la variabilité de la croissance des organes au sein de l'arbre. Sur pêcher, les fruits issues d'une floraison plus précoce sur l'arbre sont ainsi avantagés (Lescourret et al., 1999). L'étalement temporel de la floraison (15 à 40 jours) pour le traitement continu est susceptible d'induire un avantage compétitif pour les fruits les plus précoces.

Conclusion

Notre étude a permis de mettre en évidence que l'élévation de température a entraînée des modifications importantes dans le cycle phénologique du pêcher. Le suivi de la croissance végétative a montré un avancement important dès le début du cycle de développement, sous l'influence des températures élevées précoces et en continu avec une accélération importante des vitesses de développement au niveau de l'élongation des pousses et du nombre des feuilles portées. Elle a également conduit à un raccourcissement du cycle. Cette accélération de la vitesse de croissance a été associée à une dominance apicale plus marquée, et une diminution de la ramification des axes au travers de la réduction du développement des pousses axillaires.

Si l'élévation de température a favorisé l'organogénèse et la croissance, ces 2 processus n'ont pas été impactés à un même niveau, la croissance en dimension (allongement des pousses) étant moins augmentée. Ce différentiel a conduit à des pousses portant plus de phytomères mais des phytomères plus courts. De façon complémentaire, l'élévation de température a également entraîné une forte réduction de la croissance en dimension des feuilles, avec une réduction de leur surface. L'élévation de température a donc modifié la dynamique de croissance et l'architecture de l'arbre.

La modification de la dynamique de la croissance végétative (accélération pendant la première période puis ralentissement sur les périodes suivantes) a pu contribuer à la mise en place d'une compétition accrue et précoce, après la floraison, pour la ressource carbonée entre les parties végétatives et les jeunes fruits.

Pour mieux appréhender le fonctionnement des arbres dans leur pérennité, le suivi pluriannuel des effets d'une élévation de températures l'année n sur la mise à fleur l'année suivante a mis en évidence un effet sur la floribondité de l'arbre. L'élévation de température l'année n a modifié l'architecture des pousses (futurs rameaux porteurs des fruits), en favorisant la croissance des pousses longues moins floribondes et en diminuant la proportion de bourgeon à fleur; ces deux phénomènes conjugués ont réduit la production des bourgeons floraux et peuvent affecter le potentiel de production l'année suivante.

**TEMPERATURE,
CROISSANCE ET QUALITE DES FRUITS**

Résumé

Le pêcher est très sensible à la température à certaines périodes de son cycle. L'objectif de cette étude a été d'identifier les effets d'une élévation de température pendant la croissance du fruit jusqu'à sa maturation et en particulier sur (i) la dynamique de croissance des fruits au cours du temps, (ii) la composition des fruits à la récolte. Les objectifs sont d'identifier les processus affectés par une élévation de température, et les stades sensibles de développement du fruit.

Une augmentation de température après floraison a entraîné un raccourcissement très marqué de la durée de croissance du fruit, avec une date de récolte anticipée de près de 3 semaines. L'augmentation de température après floraison a influencé la dynamique de croissance en accélérant la croissance des fruits et en raccourcissant leur durée de développement, ce qui a abouti à la production de fruits de plus petit calibre, de plus faible poids sec, ayant une conductance cuticulaire plus élevée. Une augmentation de température en début de cycle de développement du fruit n'a pas ou peu affecté la teneur en matière sèche totale mais a diminué la teneur en matière sèche structurale. Les fruits récoltés sur les arbres soumis à une élévation de température pendant la phase de maturation des fruits ont des concentrations en sorbitol et en hexoses (fructose et glucose) plus élevées. Cette augmentation est liée à une plus faible dilution mais également à un effet sur le métabolisme. Les fortes températures en milieu ou fin de cycle ont également favorisé l'accumulation d'acide malique et citrique. Le rapport sucres sur acides, un indicateur de la qualité gustative des fruits, était deux fois plus élevé en 2014 qu'en 2015 ; ceci est peut-être lié au fait que l'année 2015 a été beaucoup plus chaude que 2014. Une augmentation de la température à différents stades de développement du fruit n'a pas eu d'incidence sur la coloration externe du fruit à maturité.

Mots-clés : Pêcher, température, phénologie, croissance, conductance cuticulaire, fermeté, métabolisme, carbohydrate, acide organique, polyphénols, qualité des fruits, sucres, vitamine C, matière sèche structurale.

1. Croissance du fruit

1.1 Dynamique de croissance des fruits

Le suivi de la croissance en diamètre des fruits met bien en évidence les différentes phases de croissance du fruit en 2014 (Figure 56) :

- Une première phase de croissance rapide jusqu'à 50 jours après la pleine floraison qui correspond à une phase d'importantes divisions cellulaires.

- Une phase pendant laquelle la croissance en diamètre est ralentie et qui correspond à la phase de durcissement du noyau.

- Une phase avec reprise d'une croissance forte après le jour (70) correspondant à la phase d'expansion cellulaire.

La température a fortement modulé la dynamique et la durée de croissance des fruits. Ainsi, l'année 2015 a été marquée par une récolte anticipée de près de 20 jours par rapport à la récolte de 2014. Cette anticipation importante de la récolte est à mettre en lien avec des températures plus élevées sur l'ensemble de la période. Outre cette variabilité interannuelle, les traitements thermiques appliqués ont également fortement affecté la croissance des fruits. L'élévation continue de la température a conduit en particulier à une croissance anticipée et un arrêt de croissance des fruits plus précoce. L'élévation précoce (1ère période) a également conduit à une augmentation importante de la croissance des fruits.

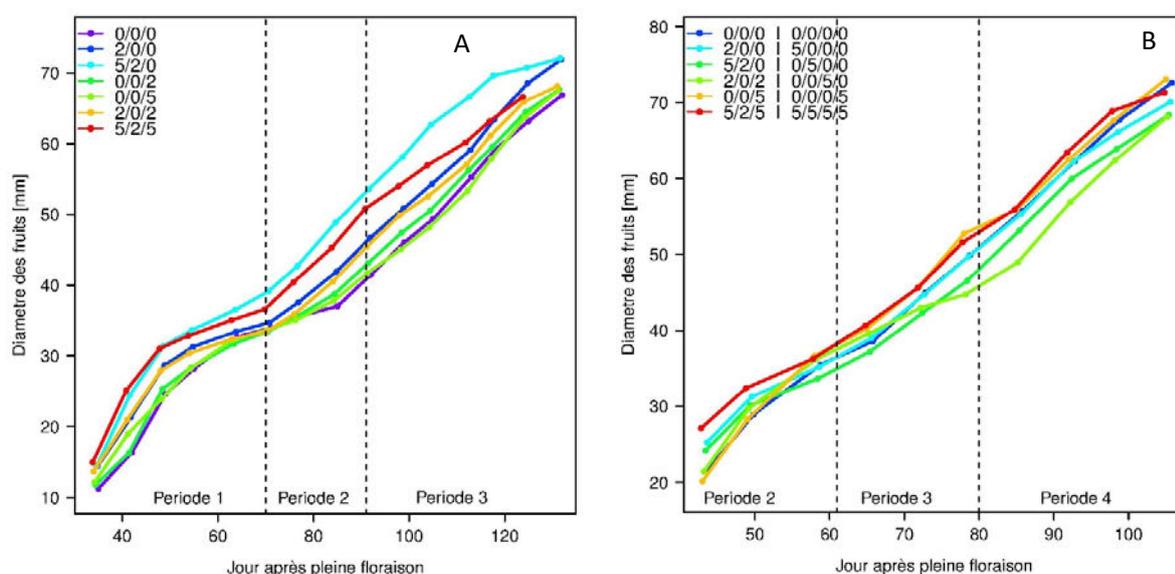


Figure 56 : Evolution du diamètre des fruits au cours du temps (jour après pleine floraison) pour les différents traitements thermiques (A : 2014, B : 2015).

1.2 Vitesse de croissance des fruits

La vitesse de croissance a été calculée à partir des mesures de diamètre, par unité de temps calendaire (Figure 57A, B) ou thermique (Figure 57C, D) respectivement. Les différentes phases de croissance sont synchrones en fonction du jour calendaire, en particulier le pic de croissance le plus marqué, correspondant au maximum de l'expansion cellulaire, est centré respectivement autour de 115 et 95 jours après pleine floraison (JAPF) pour les années 2014 et 2015. A contrario, les pics de

croissance apparaissent clairement décalés quand les vitesses sont représentées en fonction du temps thermique, en particulier pour la 3^{ème} phase de développement du fruit. Si les pics de croissance sont synchrones en fonction du temps calendaire, l'intensité de la croissance pour une période donnée, est différente suivant les traitements. En particulier, les fruits des arbres subissant l'élévation de la température à la période 1 et le traitement avec augmentation de température sur tout le cycle de développement du fruit ont une croissance plus prononcée sur les deux premières périodes par rapport aux fruits témoins. La croissance de ces fruits s'achève cependant plus rapidement durant la 3^{ème} phase de développement.

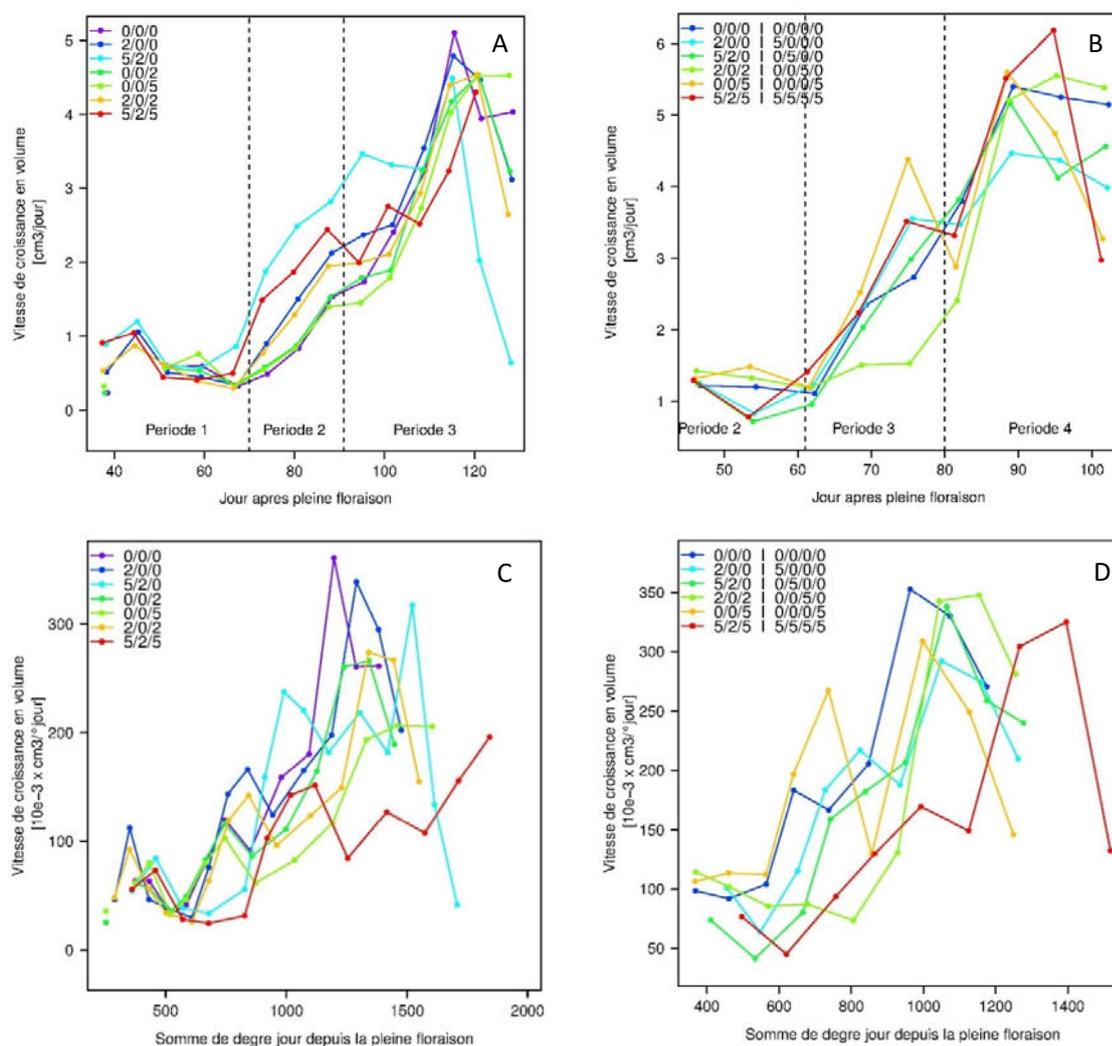


Figure 57 : Vitesse de croissance en volume des fruits en fonction du temps (jour après pleine floraison) (2014 : A, 2015 : B), et en fonction du temps thermique (2014 : C, 2015 : D).

1.3 Durée de croissance des fruits

La fermeté est le critère principal pour apprécier la maturité des pêches. La fermeté diminue classiquement au cours de la phase de maturation des fruits (Figure 58). Le traitement thermique continu (5/2/5) induit une avance de la maturité de près de 20 jours, suivi par les traitements (5/2/0, 2/0/0 et 2/0/2). Toutefois, il n'y a pas d'effet significatif de l'augmentation des températures dans la phase finale de développement du fruit pour les traitements (0/0/2 et 0/0/5) sur leur date de maturité par rapport au témoin (0/0/0).

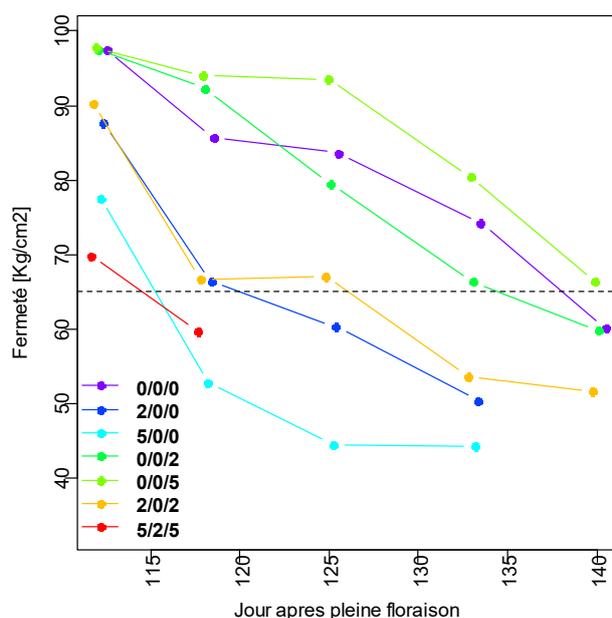


Figure 58 : Evolution de la fermeté des fruits au cours de la maturité au cours de la dernière phase de croissance en 2014.

Des différences dans la durée de croissance sont observées entre les traitements thermiques en particulier en 2014 (Figure 59A). Ainsi, des élévations de température précoce (2/0/0, 5/2/0) ont entraîné des raccourcissements de la durée de croissance des fruits de près de 10 et 15 jours respectivement. Une diminution encore plus marquée de la durée de croissance est observée pour le traitement continu (5/2/5) en 2014, avec une date de récolte anticipée de 21 jours. Pour l'année 2015, des différences de durée de croissance des fruits sont observées seulement pour les arbres soumis à une élévation de température continue, avec une date de récolte anticipée d'environ 10 jours. Des élévations de température sur des périodes plus tardives, c'est-à-dire proche de la maturité, n'ont pas eu d'effet sur la durée de croissance du fruit aussi bien en 2014 qu'en 2015. Les années 2014 et 2015 ont été marquées par des climats printaniers très différents. L'année 2015 a été une année printanière chaude et a entraîné un raccourcissement de la durée de croissance des fruits (Figure 59B) d'environ 3 semaines par rapport à l'année 2014. On constate une durée de croissance similaire entre le traitement ayant été soumis à une élévation de température continue en 2014 et le traitement témoin en 2015. Les différences entre traitements ont été beaucoup moins

marquées en 2015, avec des durées de croissance qui se rapprochent de la durée minimale de croissance observée associée au traitement thermique continu de 2014.

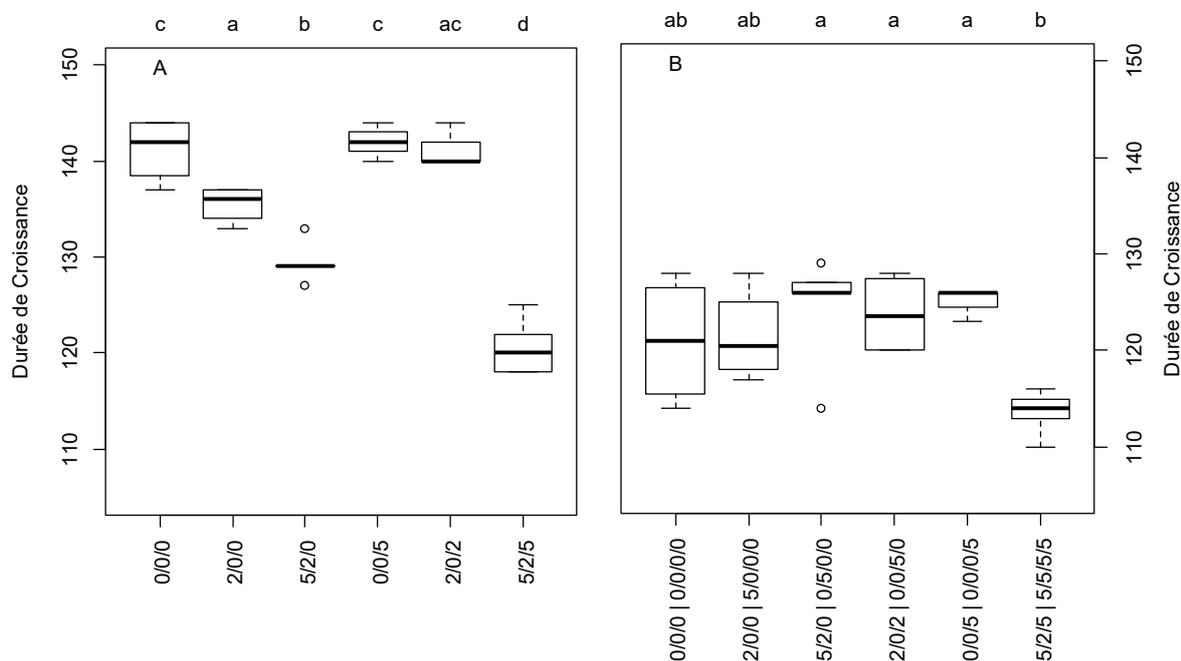


Figure 59 : Durée de croissance des fruits en jour pour les différents traitements thermiques (2014 : A, 2015 : B). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements ($P < 0.05$).

1.4 Conductance cuticulaire des fruits

Les mesures de conductance cuticulaire montrent qu'au jour 61 (JAPF), la conductance cuticulaire des fruits varie entre 15 et 35 [$\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$] pour l'ensemble des traitements, sans différences significatives entre les traitements (Figure 60B). La dynamique temporelle est également identique, avec une diminution de la conductance cuticulaire. En s'approchant de la maturité (Figure 60A), on constate pour les traitements ayant subi une augmentation de température précoce ou continue (5/2/0 et 5/2/5) une augmentation significative de la conductance cuticulaire jusqu'à des valeurs de 50 [$\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$], en comparaison des valeurs moyennes de 18 [$\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$] pour le témoin.

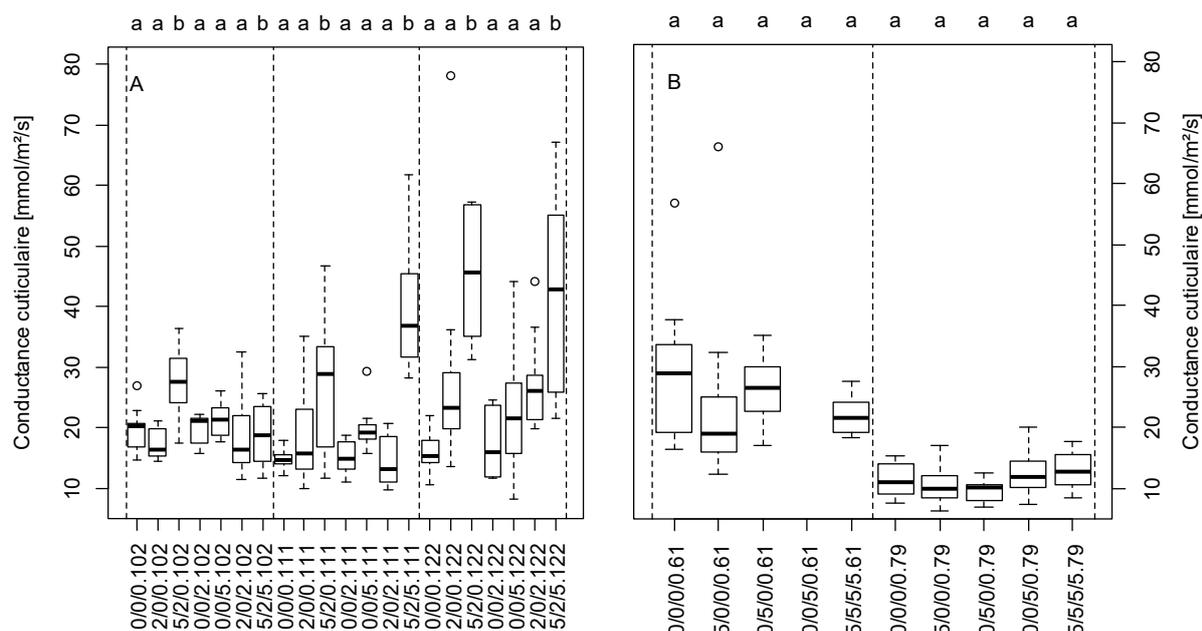


Figure 60 : Evolution de la conductance cuticulaire des fruits au cours de la maturité des fruits en 2014 (102, 111 et 122 JAPF, A) et au cours de 2^{ème} et 3^{ème} période en 2015 (61 et 79 JAPF, B). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements ($P < 0.05$).

1.5 Coloration des fruits

La figure 61 présente la clarté des fruits (L : qui varie du noir vers le blanc) et la composante 'a', en termes de couleur (qui varie du vert au rouge). En 2014, au début de la phase de la maturation, aux jours 105 et 112 (jour après pleine floraison), on distingue deux groupes significativement différents : les fruits des traitements '0/0/0, 0/0/2, 0/0/5' d'une part et les fruits ayant subi une élévation de température précoce '2/0/0, 5/2/0, 5/2/5', d'autre part caractérisés par une plus faible clarté (Figure 61A) et une coloration externe plus rouge (Figure 61B). Au-delà de ces dates, les dynamiques sont très proches pour les différents traitements. En 2015, on n'observe pas de différence aussi marquée et les dynamiques d'évolution de la clarté des fruits sont très proches pour les différents traitements. Cependant, les fruits récoltés sur des arbres placés à plus forte température pendant la maturation (0/0/5 | 0/0/0/5) montre une clarté significativement plus élevée au jour 125 (Figure 61C) et une diminution significative en couleur rouge au jour 105 (Figure 61D). Cette diminution en couleur rouge peut être expliquée par un rayonnement solaire plus faible arrivant aux fruits en 2015 en raison d'une croissance végétative plus précoce et accélérée pour les traitements à plus forte température. Cependant, à maturité, pour une année donnée, les fruits ne présentent pas de différence significative de coloration rouge comme indiqué par des valeurs similaires pour la composante 'a' pour les différents traitements. On peut également

noter que les fruits étaient globalement moins rouges en 2015 ce qui correspond également à des fruits moins exposés au rayonnement.

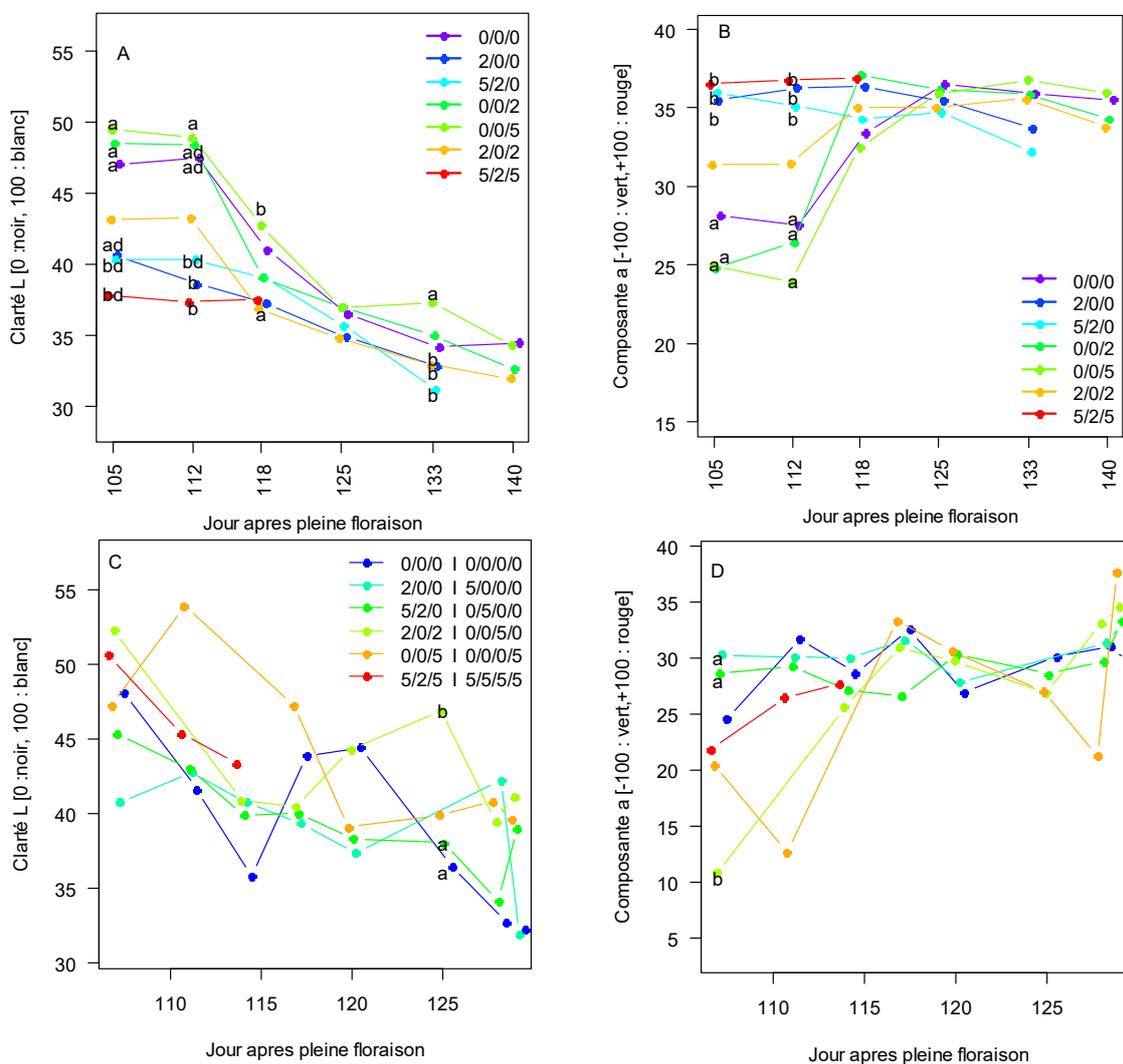


Figure 61 : Evolution de la coloration externe des fruits caractérisée par la composante 'clarté' (L) [0: noir, 100 : blanc] des fruits pendant la phase de la maturation (2014 : A, 2015 : B) et la composante (a) [-100: vert, +100 : rouge] (2014 : A, 2015 : B) au cours du temps (jour après pleine floraison). Des lettres différentes à une date donnée indiquent des différences significatives entre les traitements ($P < 0.05$).

1.6 Poids et teneur en matière sèche du fruit

1.6.1 Poids frais du fruit

L'effet de l'augmentation de température sur le poids frais à la récolte est différent selon sa période d'occurrence. Les fruits récoltés sur des arbres placés à des températures plus élevées pendant les phases précoces ou en continu ont une masse fraîche significativement plus faible que ceux du témoin en 2014 et 2015 (Figure 62A, B). A contrario, des élévations de températures plus tardives n'ont pas eu d'effet significatif sur le calibre final du fruit. Les différences entre traitements

sont beaucoup plus marquées en 2014 qu'en 2015. On peut noter que les fruits étaient plus gros en 2015 qu'en 2014.

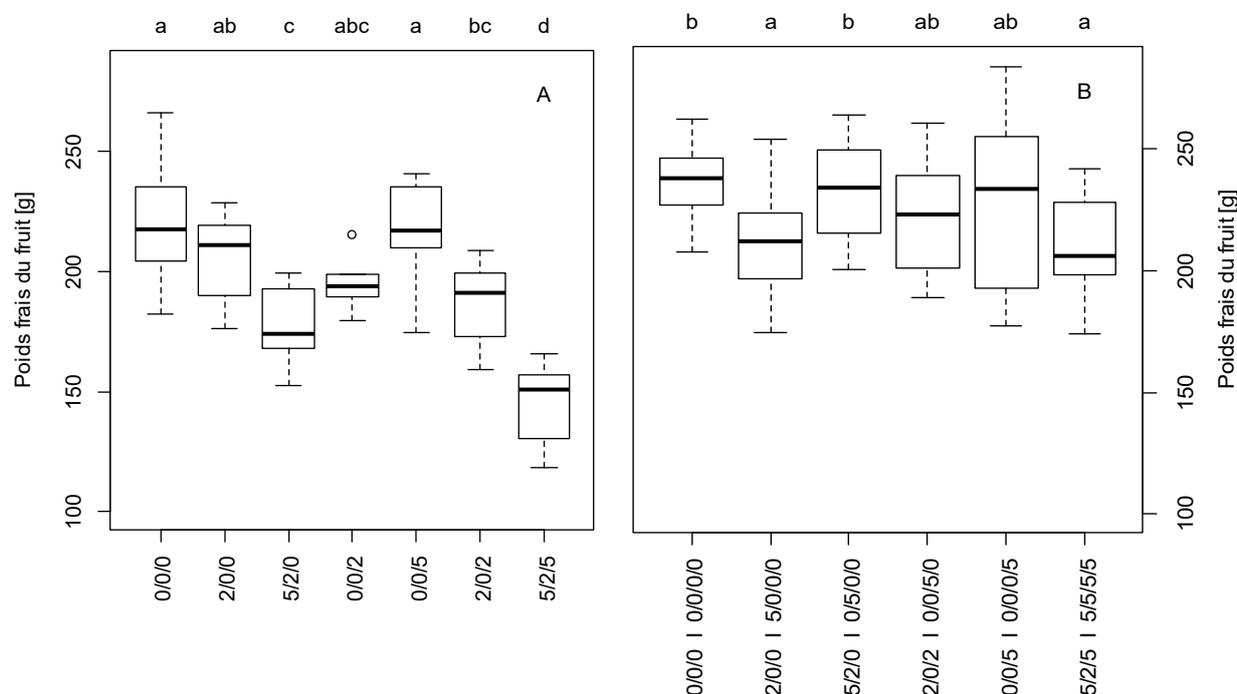


Figure 62 : Poids frais du fruit à maturité selon les différents traitements thermiques (2014 : A, 2015 : B). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements ($P < 0.05$).

1.6.2 Poids sec du fruit

L'effet de l'augmentation de température sur le poids sec du fruit est également différent selon sa période d'occurrence. Les traitements tardifs ou continus entraînent un poids sec de fruit significativement plus faible que celui du témoin en 2014 (Figure 63A). A contrario, des élévations de températures plus précoces ont diminué le poids sec du fruit l'année suivante (Figure 63B). Les différences entre traitement sont là encore beaucoup plus marquées en 2014 qu'en 2015.

1.6.3 Teneur en matière sèche du fruit

La teneur en matière sèche (TMS) à la récolte montre que l'augmentation de température durant la phase tardive de croissance conduit à une diminution significative des TMS pour le traitement +2°C à la dernière période comparé au témoin en 2014 (Figure 64A). Cependant, cet effet de température n'est pas noté sur les arbres l'année suivante (Figure 64B).

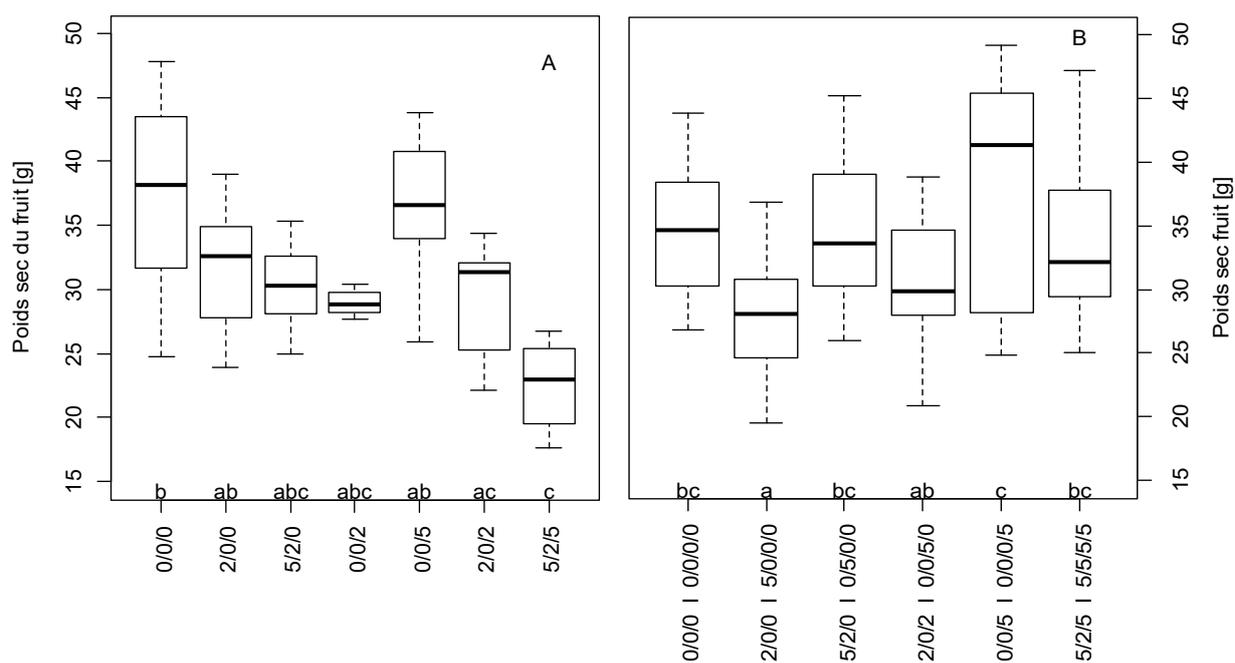


Figure 63 : Poids sec du fruit à maturité selon les différents traitements thermiques (2014 : A, 2015 : B). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements (P<0.05).

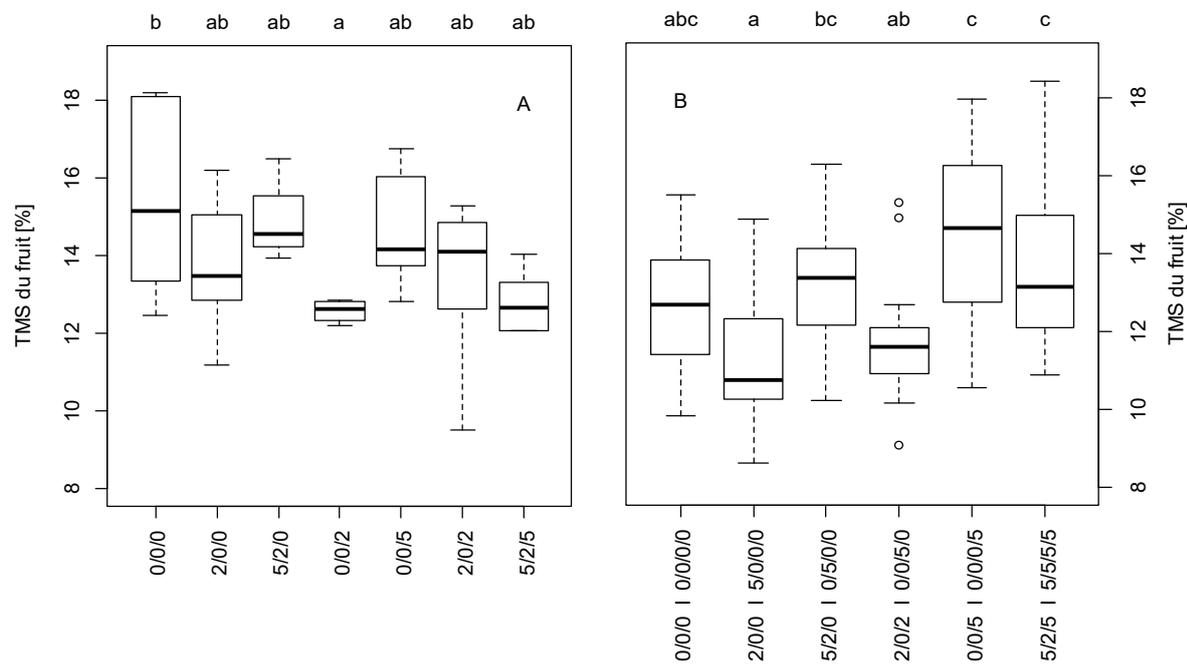


Figure 64 : Teneur en matière sèche du fruit à maturité selon les différents traitements thermiques (2014 : A, 2015 : B). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements (P<0.05).

1.6.4 Teneur en matière sèche structurale du fruit

De même que la durée de croissance, les teneurs en matière sèche structurale (TMS_{struct}) sont très variables suivant les années. L'année 2015 présente les TMS_{struct} les plus élevées avec des valeurs moyennes toujours supérieures à 45g/100g. A contrario, en 2014 la TMS_{struct} est toujours inférieure à 40 g/100 g. La teneur en matière sèche structurale a également été affectée par l'élévation de la température. Pour des élévations de température précoces ainsi que proches de la maturité '2/0/0' (Figure 65A) et '5/2/0 | 0/5/0/0', '0/0/5 | 0/0/0/5' (Figure 65B), les fruits présentent des TMS_{struct} significativement plus faibles par rapport aux fruits témoins. De façon encore plus prononcée, le traitement thermique continu en 2014 présente la TMS_{struct} significativement la plus faible. Ce résultat n'est cependant pas stable entre les années, les fruits ayant subi une élévation continue de la température en 2015 ne présentant pas une TMS_{struct} significativement différente des fruits témoin.

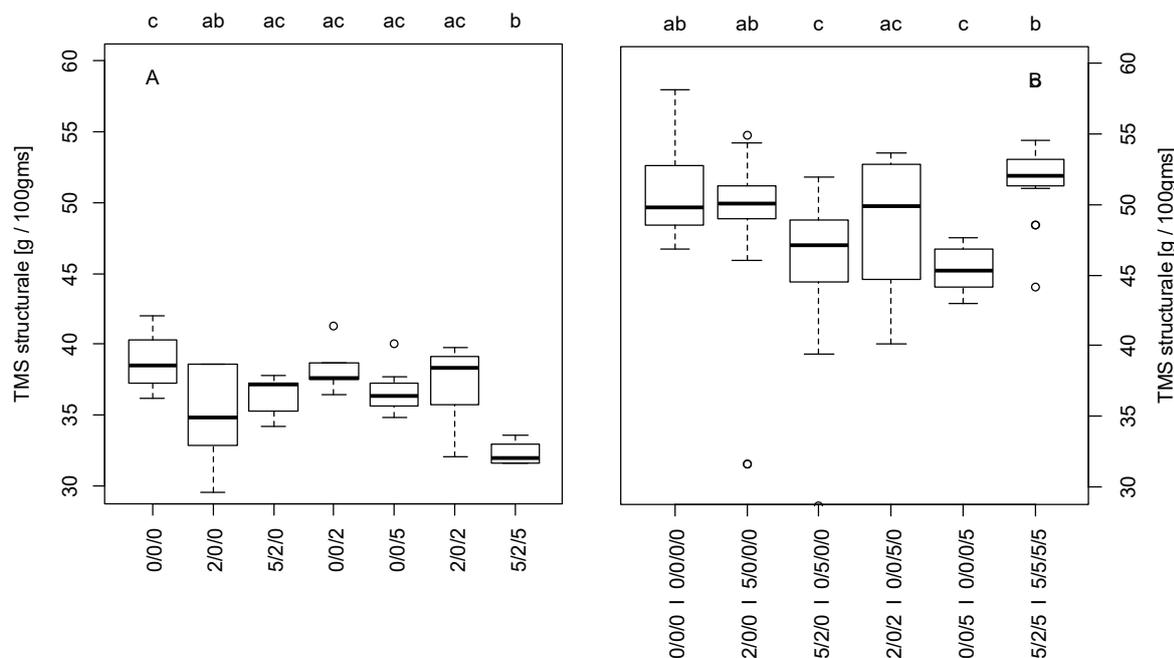


Figure 65 : Evolution de la teneur en matière sèche structurale TMS_{struct} des fruits à maturité pour les différents traitements thermiques (2014 : A, 2015 : B). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements (P<0.05).

1.6.5 Croissance du noyau

Des élévations de températures n'ont pas eu d'effet significatif sur le poids frais ni sur le poids sec du noyau en 2014 par rapport au témoin (Figure 66A, C). A contrario, des diminutions significatives du poids frais et sec du noyau sont notés sur le traitement précoce '5/2/0 | 0/5/0/0' en 2015 (Figure 66B, D). On observe des différences interannuelles avec des poids frais et sec de

noyau plus élevés en 2015 qu'en 2014. Cependant, la part du poids du noyau dans le poids du fruit est plus élevée lorsque les arbres sont soumis à une élévation de température en continu en 2014, aussi bien en poids sec qu'en poids frais (Figure 67A, C). On retrouve une réponse identique en 2015 avec une proportion du poids frais ou sec du noyau dans le poids total du fruit plus élevée pour le traitement précoce '5/2/0 | 0/5/0/0' (Figure 67B, D).

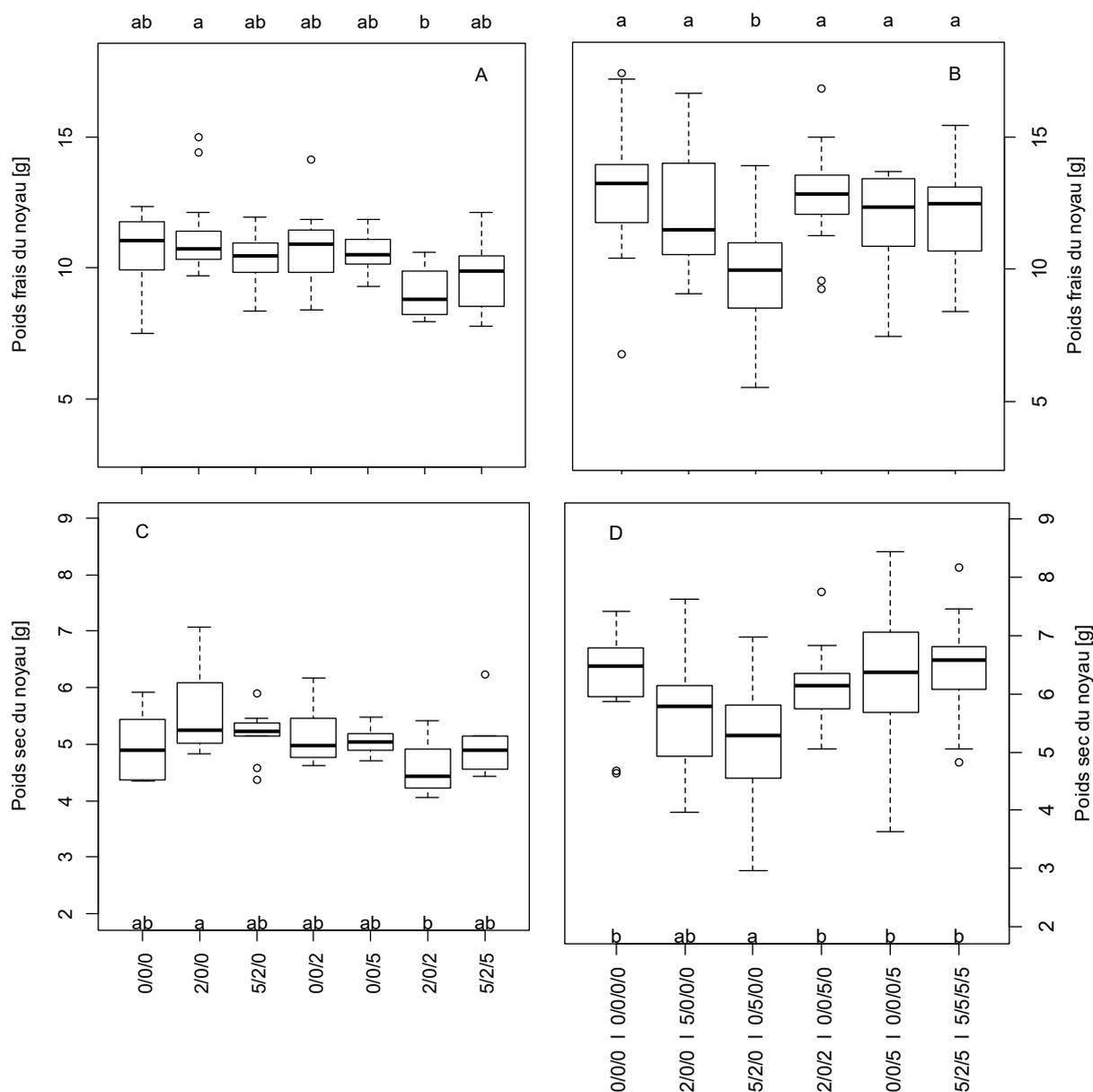


Figure 66 : Evolution du poids frais du noyau (2014 : A, 2015 : B) et du poids sec du noyau (2014 : C, 2015 : D) à maturité selon les différents traitements thermiques. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements ($P < 0.05$).

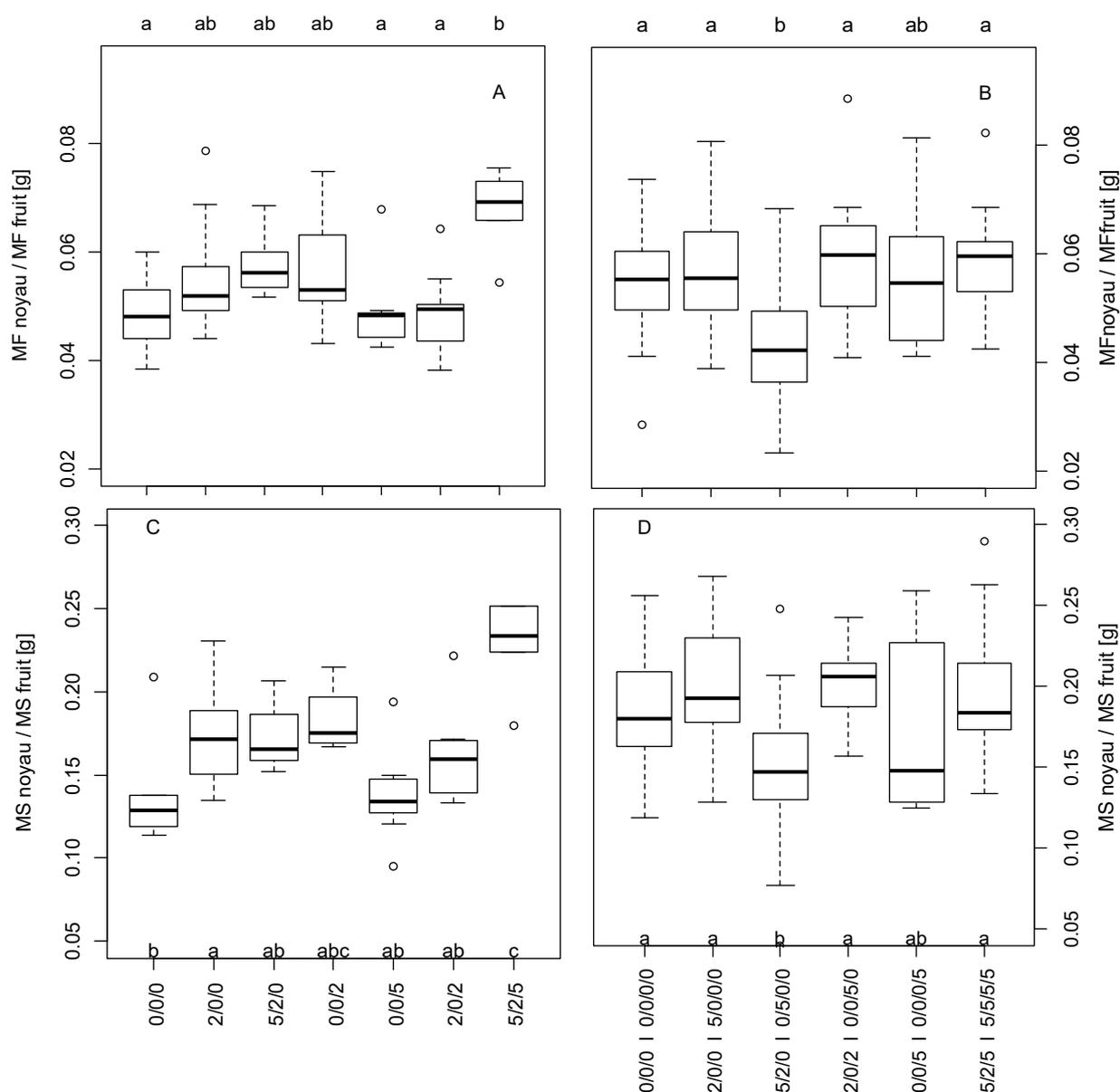


Figure 67 : Proportion du poids frais du noyau rapporté au poids frais du fruit (2014 : A, 2015 : B) et du poids sec du noyau rapporté au poids sec du fruit (2014 : C, 2015 : D) à maturité pour les différents traitements thermiques. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements ($P < 0.05$).

1.6.6 Nombre de cellules

Le nombre et le volume des cellules sont présentés dans la figure (Figure 68A, B). Il existe une grande variabilité du nombre de cellules dans le péricarpe des pêches échantillonnées qui ne permet pas de mettre en évidence d'effet de l'augmentation de température précoce ni sur le nombre ni sur le volume des cellules en fin de croissance des fruits. Par contre, le traitement avec élévation précoce de la température semble avoir augmenté la variabilité des données.

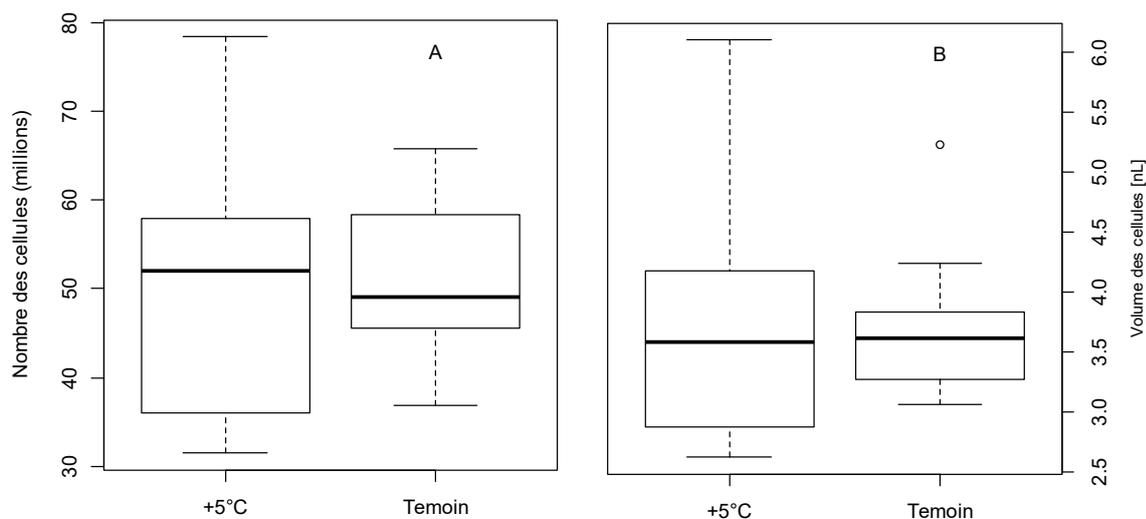


Figure 68 : (A) Nombre et (B) volume des cellules estimés sur des fruits récoltés (107 et 111 jours après pleine floraison) en 2015.

2. Composition du fruit

2.1 Analyse factorielle discriminante des variables caractérisant la qualité des fruits récoltés à maturité en 2014 et 2015 sous différents scénarios climatiques

Différents critères ont été suivis pour comparer la qualité des fruits à maturité. Une analyse factorielle discriminante a été réalisée sur ces critères pour comparer les traits de qualité des fruits récoltés entre les données de 2014 et 2015 et selon les traitements (Figure 69). Selon cette analyse, l'année de récolte est le facteur le plus discriminant des traits de qualité des fruits. On distingue clairement les fruits récoltés en 2014 qui sont corrélés avec des concentrations en saccharose (Su, exprimés en g par kg de matière fraîche) plus importantes et une durée de développement entre floraison et maturité plus longue (DD). A l'opposé les fruits récoltés en 2015 contiennent plus d'acide citrique, et sont plus riches en composés phénoliques (épicatéchine, acide chlorogénique, ...). L'effet des scénarios climatiques est moins discriminant que l'effet année, mais on distingue clairement les fruits récoltés sur les arbres placés à température élevée pendant la phase de maturation des fruits (4a, et 4b) ; ces fruits ont des concentrations en sorbitol et en hexoses (fructose et glucose) plus élevées. En 2015, les fortes températures pendant la maturation ont également augmenté les concentrations en catéchine et en acide chlorogénique.

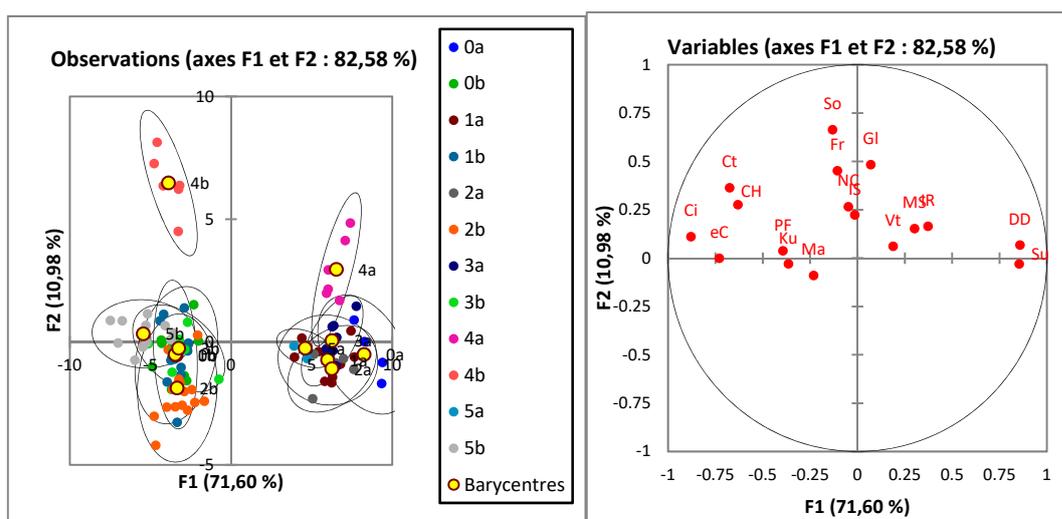


Figure 69 : Analyse factorielle discriminante des lots de fruits récoltés en 2014 (a) et 2015 (b) sur des arbres conduits à différentes températures A : position des fruits échantillonnés (observations), et du barycentre représenté en jaune (moyenne des fruits par traitement) et B : positionnement des variables descriptives du fruit à la maturité. Les concentrations en composés d'intérêt sont exprimées en g/ kg de matière fraîche. (0 : Témoin, 1 : élévation de la température durant la première phase de développement, 2, élévation de la température durant la deuxième phase de développement, 3 : élévation de la température durant la troisième phase de développement, 4 élévation de la température durant la quatrième phase de développement, 5 : élévation de la température durant tout le développement. PF: poids frais du fruit (g), DD: durée de développement du fruit, Ms: teneur en matière sèche, MSs : teneur en matière sèche structurale, Su: saccharose; Fr: fructose, Gl: glucose, So: sorbitol, Ci: acide citrique, Ma: acide malique, NC: acide néochlorogénique ; Ku: kuromarine, CH: acide chlorogénique ; Ct: catéchine, eC: épicatechine ; Vt: vitamine C totale ; IR: indice réfractométrique ; IS: indice de sucrosité.

Les teneurs en métabolites ont ensuite été exprimées par rapport à la matière sèche structurale de façon à s'affranchir des effets de dilution ou de concentration et d'identifier les métabolites dont l'accumulation est affectée par les traitements température. La Figure 70 qui représente l'analyse factorielle discriminante sur les teneurs en métabolites montre que l'on peut distinguer clairement les fruits récoltés en 2014 de ceux récoltés en 2015, ces derniers ayant des teneurs en matière sèche structurale, en acide citrique et en acide malique plus élevées, mais des teneurs en saccharose beaucoup plus faible. En 2015, on ne peut discriminer au sein des lots de fruits récoltés que les fruits récoltés sur les arbres conduits à température élevées lors de la maturation, les autres traitements ne se distinguent pas du témoin. De même en 2014, les fruits récoltés sur des arbres conduits à température plus élevée pendant la maturation se distinguent des fruits témoin, et dans une moindre mesure il est également possible de distinguer les fruits témoin et les fruits récoltés sur des arbres conduits à des températures plus élevées pendant tout leur développement. Les fruits récoltés sur des arbres conduits avec des températures plus élevées durant toutes les phases de leur développement se distinguent des fruits témoin par une plus forte teneur en sorbitol mais ils sont cependant moins différents que ceux récoltés sur des arbres placés à température élevée en fin de cycle. Le fait qu'une augmentation de températures durant tout le cycle de développement du

fruit ait moins d'effet que l'augmentation de température sur la dernière période de développement du fruit pourrait être lié à une adaptation des processus impliqués dans la croissance et le développement aux températures plus élevées. En 2015, les traitements thermiques ont été moins discriminants qu'en 2014, ce qui pourrait être la conséquence de différences climatiques interannuelles, des différences de charge en fruit mais qui pourrait également être dû à une adaptation des plantes aux plus fortes températures, puisque ce sont les mêmes arbres qui ont été soumis deux années de suite à des traitements thermiques similaires.

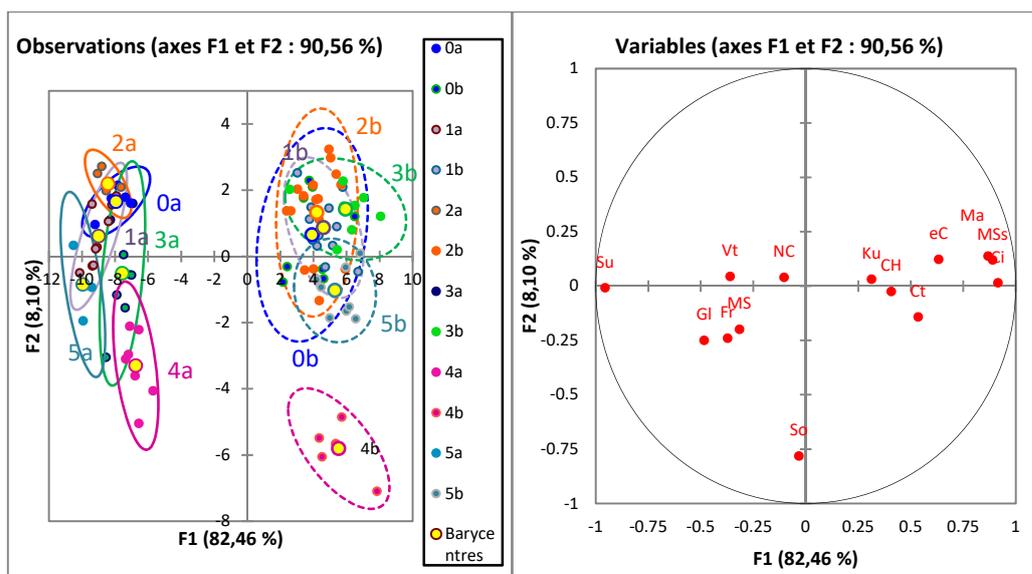


Figure 70 : Analyse factorielle discriminante des lots de fruits récoltés en 2014 (a) et 2015 (b) sur des arbres conduits à différentes températures A : position des fruits échantillonnés (observations), et du barycentre représenté en jaune (moyenne des fruits par traitement) et B : positionnement des variables descriptives du fruit à la maturité. Les teneurs en composés d'intérêt sont exprimées en g/g de matière sèche structurale. (0 : Témoin, 1 : élévation de la température durant la première phase de développement, 2, élévation de la température durant la deuxième phase de développement, 3 : élévation de la température durant la troisième phase de développement, 4 élévation de la température durant la quatrième phase de développement, 5 : élévation de la température durant tout le développement. PF: poids frais du fruit (g), DD: durée de développement du fruit, Ms: teneur en matière sèche, MSs: teneur en matière sèche structurale, Su: saccharose; Fr: fructose, Gl: glucose, So: sorbitol, Ci: acide citrique, Ma: acide malique, NC : acide néochlorogénique ; Ku: kuromarine ; CH: acide chlorogénique ; Ct: catéchine, eC: épicatechine ; Vt: vitamine C totale ; IR: indice réfractométrique ; IS: indice de sucrosité.

2.2 Analyse année par année des effets des traitements thermiques sur la teneur en composés d'intérêt des fruits récoltés à maturité.

Les effets des traitements thermiques sur les traits de qualité des fruits ont ensuite été étudiés année par année. La Figure 71 montre qu'en 2014, il est possible de distinguer les différents lots de fruits récoltés sur des arbres ayant poussé à 2 ou 5 degrés de plus que le témoin après la floraison ou lors de la maturation des fruits. Les lots de fruits les plus différents du témoin sont ceux ayant poussé sur des arbres à 5°C, après floraison, lors de la maturation des fruits ou sur les deux

périodes (lots 1,4 et 5). Ces lots de fruits ont globalement des teneurs en matière sèche structurale plus faible que les fruits témoins et des teneurs en composés d'intérêt sucres, acides, composés phénoliques plus élevées. L'élévation de température lors de la maturation est corrélée avec des teneurs plus fortes en sorbitol des fruits. A l'opposé l'augmentation de température après floraison a raccourci la durée de développement des fruits (DD, pour les traitements 5i et 5if) et augmenté leur teneur en saccharose (Su, et en composés phénoliques (eC et Ct).

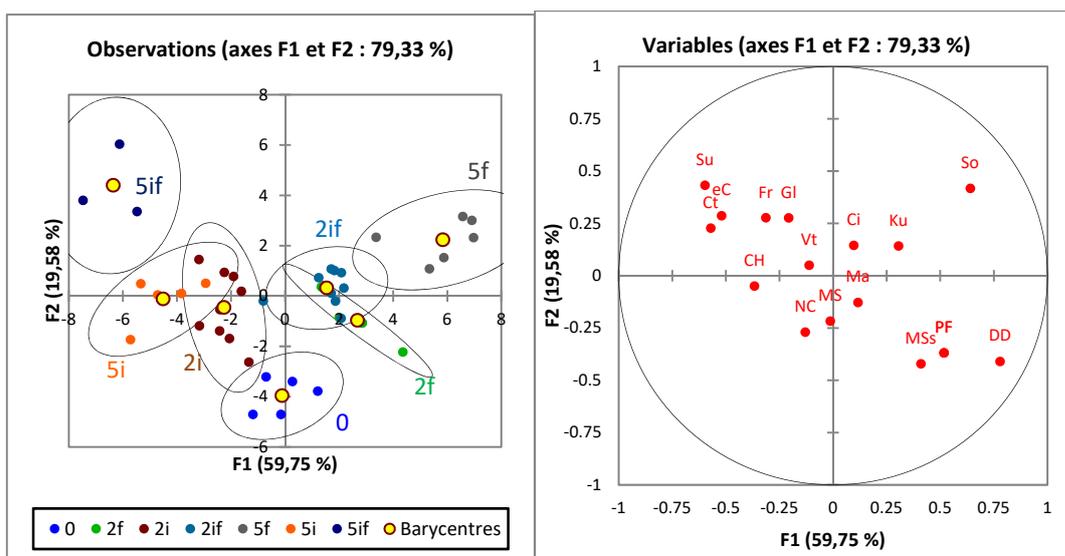


Figure 71 : Analyse factorielle discriminante des lots de fruits récoltés en 2014 sur des arbres conduits à différentes températures A : position des fruits échantillonnés (observations), et du barycentre représenté en jaune (moyenne des fruits par traitement) et B : positionnement des variables descriptives du fruit à la maturité. Les teneurs en composés d'intérêt sont exprimées en g/ g de matière sèche structurale. (0 : Témoin, 2i (5i): élévation de la température durant la première phase de développement du fruit de +2 (+5) degrés par rapport au témoin. 2f (5f) : élévation de la température de +2 (+5) degrés, par rapport au témoin durant la dernière phase de développement du fruit, 2if (5if): élévation de la température de +2 (+5) degrés durant la phase initiale et la dernière phase de développement du fruit. PF: poids frais du fruit (g), DD: durée de développement du fruit, Ms: teneur en matière sèche, MSS: teneur en matière sèche structurale, Su: saccharose; Fr: fructose, Gl: glucose, So: sorbitol, Ci: acide citrique, Ma: acide malique, NC: acide néochlorogénique ; Ku: kuromarine , CH: acide chlorogénique ; Ct: catéchine, eC: épicatechine ; Vt: vitamine C totale ; IR: indice réfractométrique ; IS: indice de sucrosité.

En 2015, on ne retrouve pas une discrimination aussi importante des traitements et seul le lot de fruits récoltés sur des arbres traités pendant la maturation (lot 4) est différent des autres lots (Figure 72). Il est également caractérisé par des teneurs en sorbitol plus élevées.

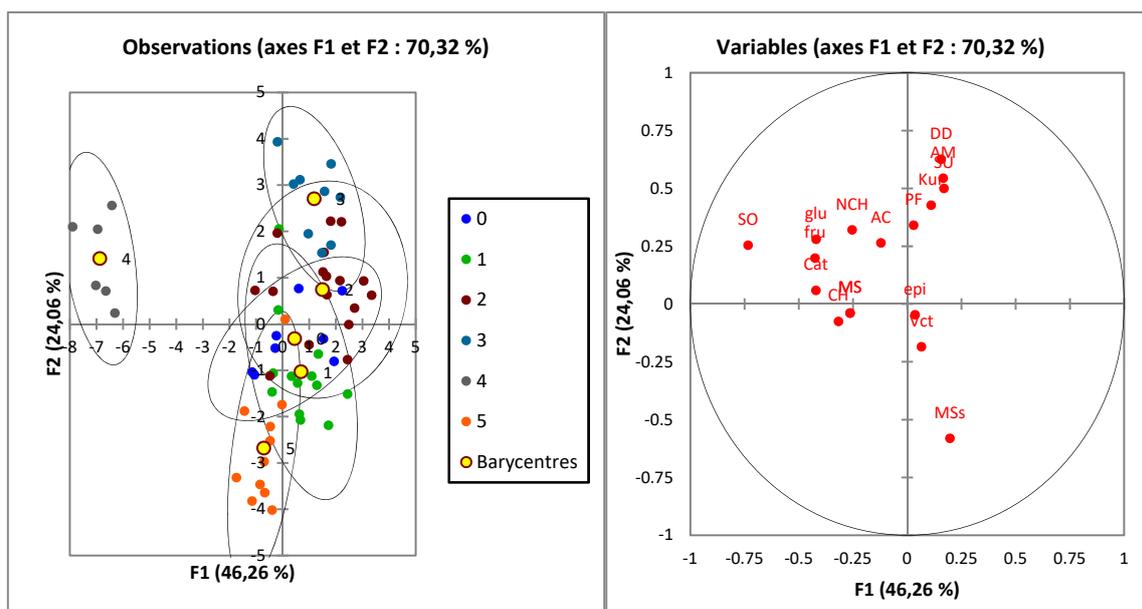


Figure 72 : Analyse factorielle discriminante des lots de fruits récoltés en 2015 sur des arbres conduits à différentes températures A : position des fruits échantillonnés (observations), et du barycentre représenté en jaune (moyenne des fruits par traitement) et B : positionnement des variables descriptives du fruit à la maturité. Les teneurs en composés d'intérêt sont exprimées en g/ g de matière sèche structurale. (0 : Témoin, de 1 à 4 : traitement augmentation de la température de +5°C par rapport au témoin à différentes périodes du développement du fruit depuis la floraison (1) jusqu'à la maturation (4) ; 5 : augmentation de la température +5°C en continu de la floraison à la maturation. PF: poids frais du fruit (g), DD: durée de développement du fruit, Ms: teneur en matière sèche, MSs: teneur en matière sèche structurale, Su: saccharose; Fr: fructose, Gl: glucose, So: sorbitol, Ci: acide citrique, Ma: acide malique, NC: acide néochlorogénique; Ku: kuromarine, CH: acide chlorogénique; Ct: catéchine, eC: épicatechine; Vt: vitamine C totale; IR: indice réfractométrique; IS: indice de sucrosité.

2.3 Teneur en sucre solubles totaux

Une augmentation significative de la teneur en sucres solubles totaux rapportée à la MSstruct est observée pour les fruits des traitements thermiques précoces (2/0/0 et 5/2/0 | 0/5/0/0) et tardif (0/0/5 | 0/0/0/5) en comparaison avec les fruits témoins (Figure 73A, B). L'augmentation de température sur toutes les périodes en 2014 pour le traitement continu (5/2/5) a également augmenté de façon significative le rapport de la teneur en sucres solubles totaux sur la MSstruct. Il apparaît une très forte variation interannuelle, avec des valeurs beaucoup plus basses pour l'année 2015. On observe également que la réponse à la température de la teneur en sucres solubles totaux rapportée à la MSstruct n'est pas stable entre les années. En particulier, les classements sont inversés entre 2014 et 2015 entre le traitement élévation tardive de la température et élévation continue de la température.

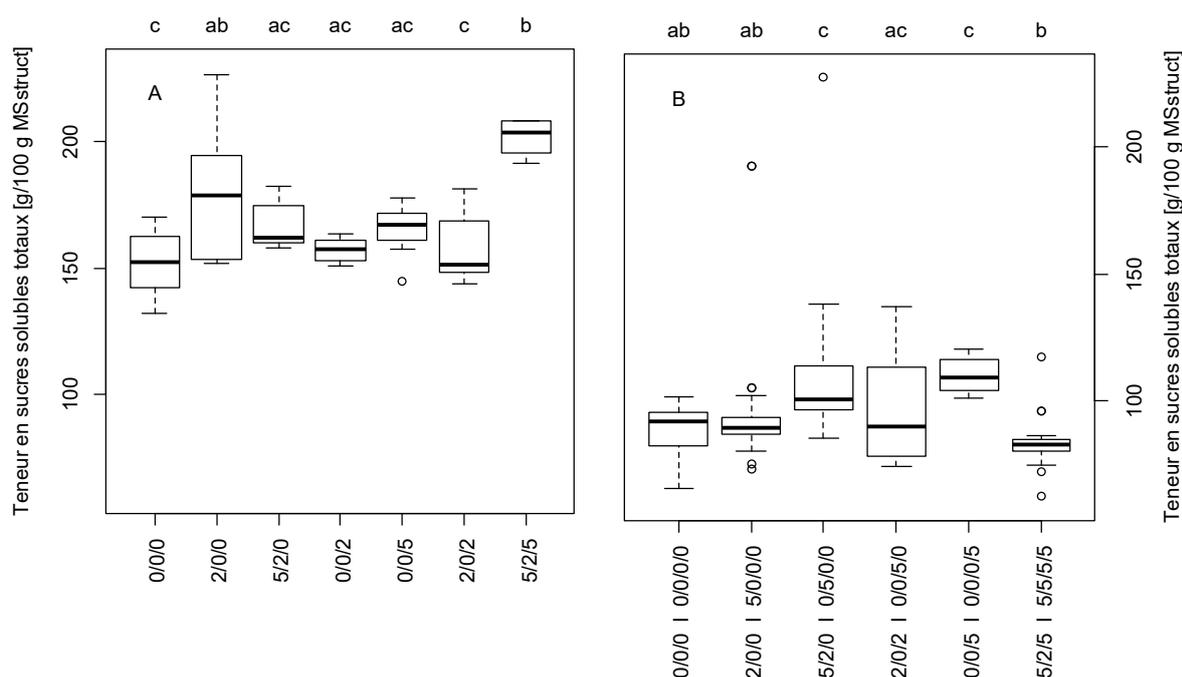


Figure 73 : Evolution du rapport de la teneur en sucres solubles totaux sur la matière sèche structurale pour les fruits à maturité selon les différents traitements thermiques (2014 : A, 2015 : B). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements ($P < 0.05$).

2.4 Teneur en sucre individuel

La teneur en saccharose, reflète l'évolution de la teneur en sucres solubles totaux, c'est en effet le principal sucre s'accumulant dans la pêche. Cette teneur varie considérablement entre les années. En 2014, les fruits ont eu des teneurs en saccharose beaucoup plus importantes que celles observées en 2015. De plus, une élévation de température pendant les stades précoces a favorisé l'accumulation du saccharose. Les traitements thermiques '2/0/0, 5/0/0', (Figure 74A) et '5/2/0 | 0/5/0/0' (Figure 74B) présentent des teneurs en saccharose rapportée à la MSstruct significativement plus élevées que le témoin. Ces teneurs élevées en saccharose sont liées à l'accumulation du sucre dans les fruits pendant la 1ère phase de croissance. Le traitement continu en 2014 a réduit la durée de développement des fruits et augmenté les teneurs en saccharose. L'augmentation de température n'a pas affecté la teneur en glucose rapportée à la MSstruct quelle que soit l'année et la période par rapport au témoin (Figure 74C, D). Cependant une élévation tardive de température en 2015 ou le traitement continu en 2014 ont significativement augmenté les teneurs en fructose (Figure 74E, F). Quelle que soit l'année, l'effet de l'élévation de température pendant la maturation apparaît clairement et se traduit par une augmentation des teneurs en sorbitol rapportée à la MSstruct (Figure 74G, H) par rapport aux différents traitements.

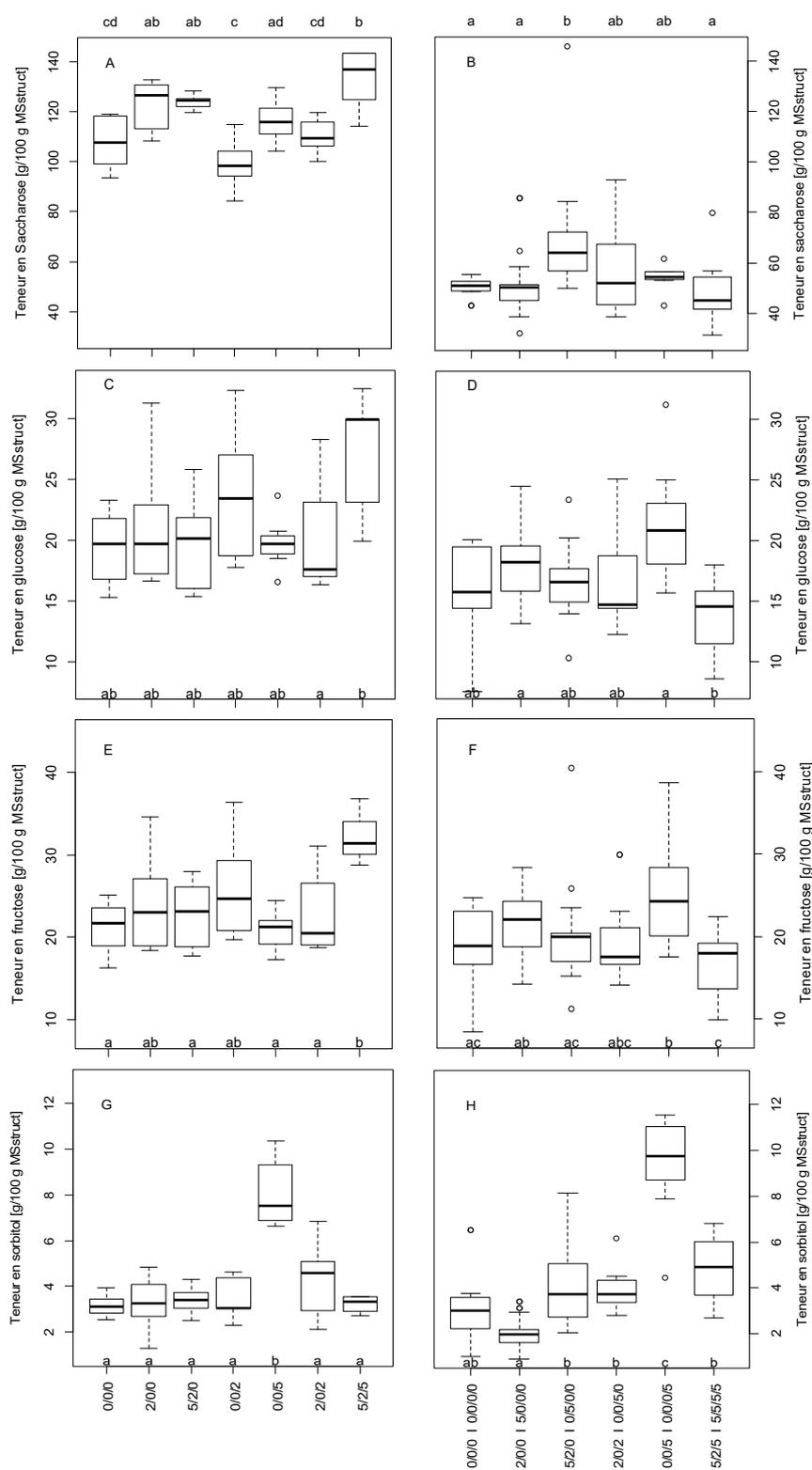


Figure 74 : Evolution de la teneur en sucre individuel exprimée par rapport à la matière sèche structurale pour les fruits à maturité selon les différents traitements thermiques. Saccharose (2014 : A, 2015 : B), glucose (2014 : C, 2015 : D), fructose (2014 : E, 2015 : F) et sorbitol (2014 : G, 2015 : H). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements (P<0.05).

2.5 Teneur en acides organiques

L'augmentation de température en 2014 n'a pas eu d'effet sur les teneurs en acide citrique (Figure 75A), mais a augmenté la teneur en acide malique pour le traitement continu '2/0/2' (Figure 75C). A contrario, une augmentation significative de la teneur en acide citrique rapportée à la MSstruct est observée quand on augmente tardivement la température (2/0/2 | 0/0/5/0) en 2015 (Figure 75B). De même, l'augmentation de température pendant la 2ème et 3ème période augmente significativement la teneur en acide malique dans la chair des fruits en 2015 (Figure 75D). Par contre, le traitement avec augmentation en continu de la température n'a pas d'influence sur les teneurs en acides organiques quelle que soit l'année par rapport aux fruits témoins. Par ailleurs, les teneurs en acide citrique sont pratiquement deux fois plus élevées en 2015 qu'en 2014, les teneurs en acides maliques étant du même ordre de grandeur entre 2014 et 2015.

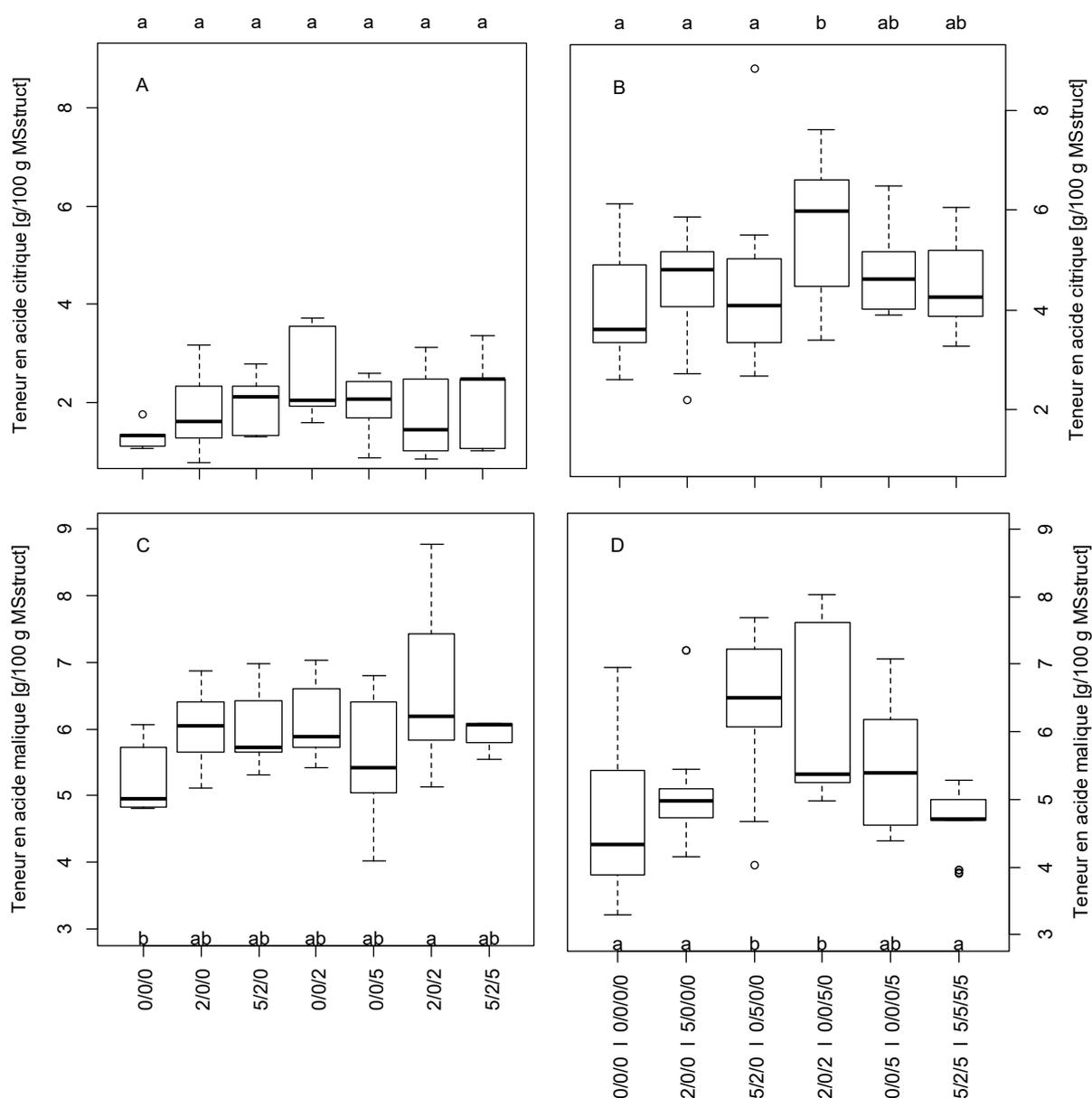


Figure 75 : Evolution de la teneur en acide citrique (2014 : A, 2015 : B) et en acide malique (2014 : C, 2015 : D) exprimée par rapport à la matière sèche structurale dans les fruits à maturité selon les différents traitements thermiques. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements ($P < 0.05$).

2.6 Concentration en sucre du fruit

Le tableau 7 résume les effets des traitements sur les concentrations en sucres (exprimées par kg de matière fraîche), l'indice de sucrosité et le rapport entre les concentrations en sucres et en acides. L'élévation de température précoce a favorisé l'augmentation de la concentration en saccharose en 2015, mais les fruits en 2014, quels que soient les traitements, étaient beaucoup plus concentrés en saccharose que ceux récoltés en 2015. L'augmentation de température (de 5°C par

rapport au témoin) pendant la phase de maturation des fruits a augmenté la concentration en sorbitol dans les fruits en 2014 et 2015. En 2014, il n'y a pas d'effet de la température sur les concentrations en hexoses (fructose et glucose), alors que cet effet est bien observé en 2015 : une élévation de température pendant la maturation a augmenté les concentrations en glucose et fructose pour le traitement '0/0/5 |0/0/0/5'. Ce traitement présente les concentrations les plus élevées en sucre (sorbitol, glucose et fructose). Au final, l'élévation de température durant la 2ème et 4ème période entraîne une sucrosité plus importante par rapport au témoin. Le rapport entre les concentrations en sucre et en acide qui est bien corrélé avec la perception de la qualité gustative des fruits est deux fois plus élevé en 2014 qu'en 2015 ; ceci est peut être lié au fait que l'année 2015 a été beaucoup plus chaude que 2014. Ce rapport tend en effet à diminuer en 2015 avec l'élévation de température en milieu ou fin de développement du fruit.

Année	Traitement	Saccharose [g/kgMF]	Sorbitol [g/kgMF]	Fructose [g/kgMF]	Glucose [g/kgMF]	Sucrosité [g/100g MF]	Rapport sucre : acide
2014	Témoin	64.7 ± 12.2 <i>a</i>	2.1 ± 0.5 <i>a</i>	12.7 ± 2.1 <i>a</i>	11.5 ± 1.9 <i>a</i>	6.2 ± 0.2 <i>a</i>	23.4 ± 3.0 <i>b</i>
	2/0/0	60.4 ± 7.8 <i>ab</i>	1.6 ± 0.7 <i>a</i>	11.5 ± 1.7 <i>a</i>	10.1 ± 1.3 <i>a</i>	6.6 ± 0.3 <i>ab</i>	22.5 ± 3.2 <i>ab</i>
	5/2/0	64.2 ± 7.9 <i>a</i>	1.8 ± 0.4 <i>a</i>	11.9 ± 1.7 <i>a</i>	10.4 ± 1.6 <i>a</i>	6.4 ± 0.2 <i>ab</i>	21.2 ± 2.1 <i>ab</i>
	0/0/2	48.8 ± 5.7 <i>b</i>	2.0 ± 0.6 <i>a</i>	13.4 ± 2.8 <i>a</i>	12.1 ± 2.4 <i>a</i>	6.8 ± 0.8 <i>ab</i>	18.1 ± 2.3 <i>a</i>
	0/0/5	67.9 ± 19.6 <i>ab</i>	4.8 ± 1.6 <i>b</i>	11.1 ± 1.5 <i>a</i>	10.6 ± 1.3 <i>a</i>	6.3 ± 0.1 <i>a</i>	22.4 ± 3.8 <i>ab</i>
	2/0/2	57.9 ± 7.1 <i>ab</i>	2.1 ± 0.7 <i>a</i>	11.5 ± 2.3 <i>a</i>	10.2 ± 2.2 <i>a</i>	6.3 ± 0.2 <i>a</i>	20.0 ± 3.4 <i>ab</i>
	5/2/5	56.4 ± 2.8 <i>ab</i>	1.6 ± 0.5 <i>a</i>	11.8 ± 1.00 <i>a</i>	10.7 ± 0.9 <i>a</i>	7.1 ± 0.5 <i>b</i>	24.7 ± 3.3 <i>b</i>
	P-value	0.03*	5e-10 ***	0.36	0.19	0.002**	0.007**
2015	Témoin	32.2 ± 4.7 <i>a</i>	2.2 ± 1.5 <i>ab</i>	11.7 ± 2.6 <i>a</i>	9.9 ± 2.1 <i>a</i>	6.2 ± 0.8 <i>a</i>	10.5 ± 1.8 <i>a</i>
	5/0/0/0	27.9 ± 6.7 <i>a</i>	1.1 ± 0.4 <i>a</i>	12.4 ± 2.2 <i>a</i>	10.5 ± 1.9 <i>a</i>	5.8 ± 0.8 <i>a</i>	9.5 ± 1.5 <i>ab</i>
	0/5/0/0	41.2 ± 7.9 <i>b</i>	2.5 ± 1.1 <i>b</i>	11.8 ± 1.4 <i>a</i>	10.3 ± 1.2 <i>a</i>	7.1 ± 0.9 <i>bc</i>	9.9 ± 1.6 <i>a</i>
	0/0/5/0	31.8 ± 7.6 <i>a</i>	2.2 ± 0.5 <i>ab</i>	10.8 ± 1.6 <i>a</i>	9.2 ± 1.3 <i>a</i>	5.9 ± 0.9 <i>a</i>	8.4 ± 1.8 <i>b</i>
	0/0/0/5	36.1 ± 9.1 <i>ab</i>	6.4 ± 2.4 <i>c</i>	16.0 ± 2.3 <i>b</i>	13.7 ± 1.8 <i>b</i>	7.8 ± 1.1 <i>b</i>	10.9 ± 1.2 <i>a</i>
	5/5/5/5	33.7 ± 8.8 <i>a</i>	3.8 ± 2.5 <i>b</i>	11.7 ± 2.4 <i>a</i>	9.6 ± 1.9 <i>a</i>	6.4 ± 0.9 <i>ac</i>	9.2 ± 1.4 <i>ab</i>
	P-value	3e-07 ***	8e-13 ***	7e-06 ***	7e-07 ***	4e-08 ***	0.001**

Tableau 7: Moyenne et écart type des concentrations en sucres solubles, indice de sucrosité et rapport (sucre / acide) (année 2014 et 2015). Différentes lettres dans les colonnes indiquent les différences significatives selon le test de Tukey (P < 0.05). Les différences significatives par rapport aux fruits témoin ont été surlignées en vert.

2.7 Concentration en acides organiques des fruits

La Figure 76 présente les effets des traitements sur les concentrations en acides (exprimées par kg de matière fraîche). En 2014, les concentrations en acides organiques n'ont pas montré d'effet de l'augmentation de température quelle que soit sa période d'occurrence (Figure 76 A, C, E). En tendance, il semble apparaître une diminution des teneurs en acide citrique avec une augmentation de température tardive. En 2015, les traitements thermiques à la 2ème et 3ème période et le traitement continu présentent des concentrations en acides organiques totaux (citrique et malique) significativement plus élevées que le traitement témoin (Figure 76B). Individuellement, les concentrations les plus élevées en acide malique sont observées avec l'augmentation de température pendant la période 2 en 2015 (Figure 76D), alors que l'acide citrique présente une

augmentation plus importante avec l'augmentation de température à la 3ème période et pour le traitement continu en 2015 (Figure 76F).

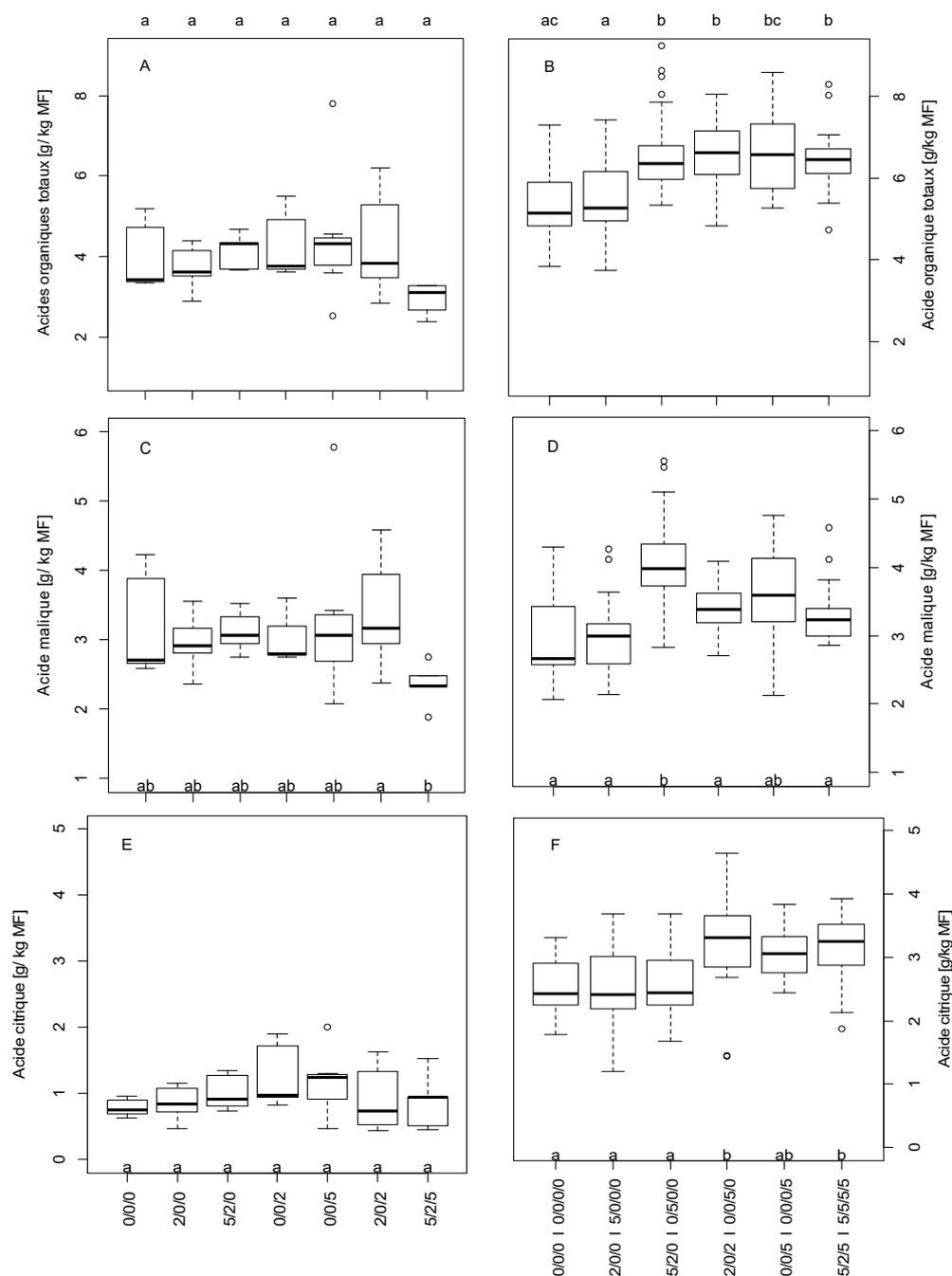


Figure 76: Concentrations en acides organiques totales (2014 : A, 2015 : B), en acide malique (2014 : C, 2015 : D) et en acide citrique (2014 : E, 2015 : F) dans les fruits à maturité selon les différents traitements thermiques. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements (P<0.05).

En 2015, nous n'avons pas observé d'effet du traitement continu sur la teneur en acides organiques rapportée à la MSstruct. A contrario, il existe des différences sur les concentrations

exprimées par rapport à la matière fraîche qui sont liées à des variations de teneur en eau ou en matière sèche des tissus entraînant une concentration des acides exprimés par rapport à la matière fraîche.

2.8 Teneur en vitamine C

La Figure 77 montre que les teneurs en vitamine C totale sont très variables au sein des traitements. Les traitements thermiques appliqués en 2014 et 2015 n'ont pas eu d'effet sur les teneurs en vitamine C quel que soit le traitement et leur période d'occurrence.

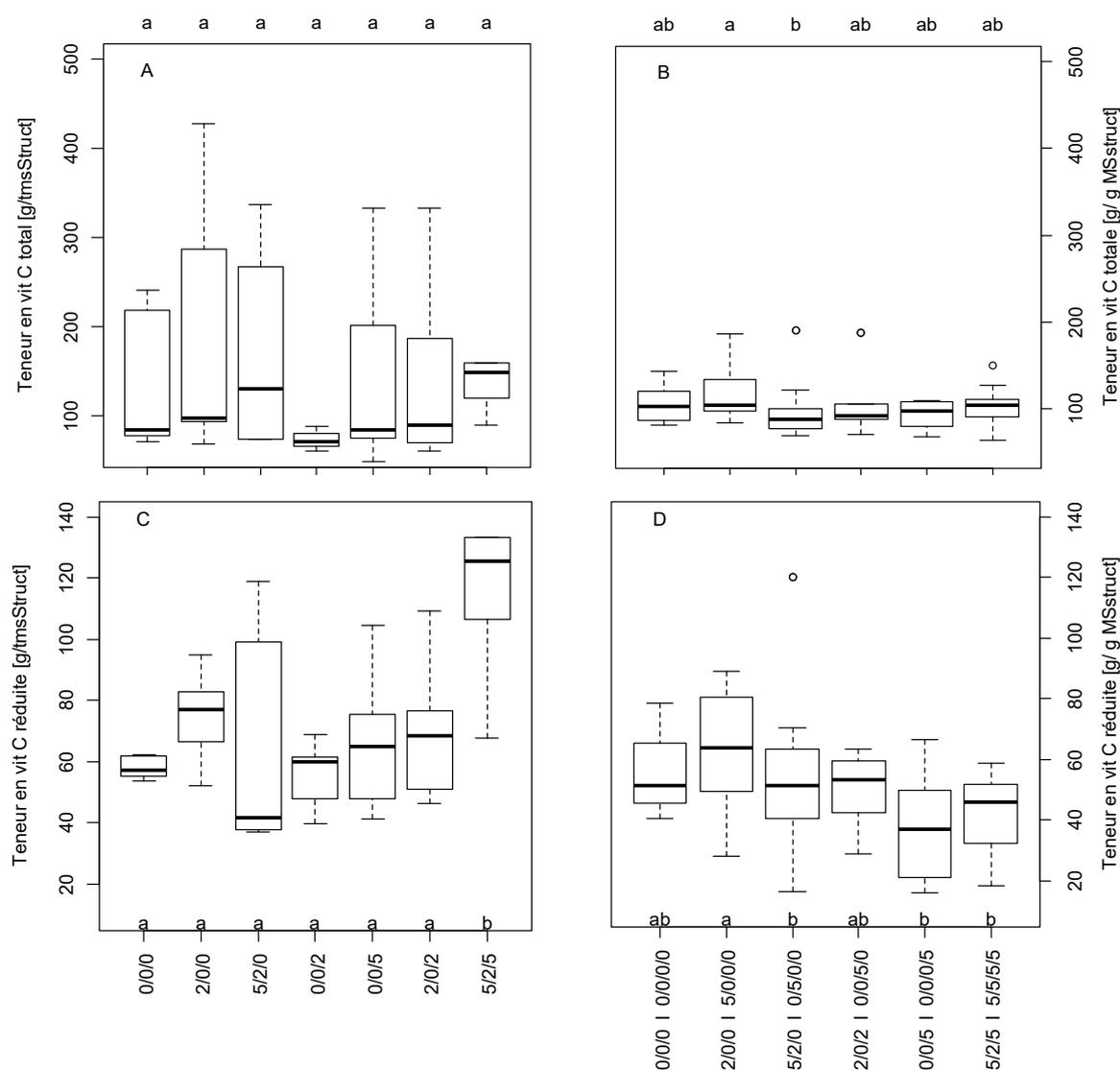


Figure 77 : Evolution de la teneur en vitamine C totale (2014 : A, 2015 : B) et réduite (2014 : C, 2015 : D) exprimé par rapport à la matière sèche structurale pour les fruits à maturité selon les différents traitements thermiques. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements ($P < 0.05$).

A maturité, une part importante de la vitamine C est présente dans le fruit sous forme oxydée comme le révèle la différence entre teneur en vitamine C totale et vitamine C réduite. La teneur en vitamine C réduite est également très variable entre fruits récoltés au sein d'un même traitement et est significativement plus élevée dans les fruits du traitement continu en 2014.

3. Discussion

3.1 Dynamique et durée de la croissance des fruits :

L'augmentation de température a eu des conséquences sur la phénologie du pêcher et en particulier sur la durée de croissance des fruits. L'augmentation de température a entraîné une accélération de la croissance du fruit, mais sans décalage des pics de croissance observés durant la 1ère et la 3ème phase de croissance. Les traitements ayant été soumis à une augmentation de température (continue sur toutes les périodes ou pendant la phase précoce) ont présenté des vitesses de croissance plus élevées sur les deux premières phases de croissance des fruits. Des recherches antérieures ont indiqué que les températures suivant la floraison ont un fort effet sur la croissance de la pêche, ainsi que sur la durée de croissance et la taille des fruits à la récolte (Lopez et al., 2007). En général, des températures relativement élevées sont favorables à la croissance des fruits et accélèrent la maturation de la plupart des fruits (Sugiura et al., 1991). Bergh (1989) a mis en évidence sur pommier que des températures élevées suivant la floraison (durant 42 jours) augmentent la croissance des fruits.

Comme le montre la dynamique des vitesses de croissance, les pics de croissance de la pêche sont bien synchrones entre les différents traitements thermiques en fonction du temps calendaire. Exprimés en fonction du temps thermique, ces pics de croissance se retrouvent fortement décalés suivant les traitements. Si les 2 pics de croissance sont synchrones, il apparaît cependant un raccourcissement très important de la durée de croissance et une avancée de la maturité et de la date de récolte pour les arbres soumis à l'augmentation de température durant la première période de croissance (cas du traitement thermique précoce et continu). Si les pics de croissance sont synchrones, cela signifie que le raccourcissement du cycle floraison-récolte concerne essentiellement la fin de la 3ème phase de croissance et la maturation. Une maturité plus précoce, avec une date de récolte avancée de 20 jours est observée en 2014 et d'environ 10 jours en 2015 pour les fruits ayant été soumis à une élévation de température précoce. Sur raisin, des températures relativement élevées ont favorisé la croissance et accéléré la maturité des fruits : pour un cultivar donné, la durée de croissance est plus courte dans les régions chaudes que dans les zones fraîches (Winkler, 1948). Les observations de Richardson et al. (2004) sur kiwi confirme

l'effet de l'augmentation de température au cours de la division cellulaire sur l'avancement de la maturité des fruits. Différents critères de qualité des fruits sont affectés qui montrent un avancement de la maturité : une fermeté inférieure, une conversion avancée de l'amidon en sucres solubles et la fin plus précoce de la croissance en dimension des fruits (Richardson et al., 2004). Warrington et al. (1999) ont également observé une diminution de la fermeté plus précoce pour des pommes lorsque les arbres sont placés dans un environnement plus chaud après floraison. Lors de nos expérimentations le raccourcissement du cycle a été très marqué en 2014, mais beaucoup moins prononcé en 2015. En 2015 les températures du témoin étaient proche des températures du traitement avec élévation de la température en continu en 2014, et les fruits ont eu des durées de développement de l'anthèse à la récolte similaires.

Le raccourcissement du cycle de croissance lié à l'augmentation de température a conduit à récolter des fruits plus petits. De Koning (1994) confirme sur tomate que le poids des fruits à la récolte est négativement corrélé avec la température, principalement en raison d'une diminution de la durée de croissance des fruits. La croissance du fruit résulte de deux processus: la multiplication cellulaire et l'expansion cellulaire. La multiplication cellulaire détermine le potentiel de croissance du fruit. Elle est sensible à différents facteurs comme l'alimentation hydrique et carbonée ou la température (Génard et al., 2010). Nos estimations du nombre de cellules n'ont été réalisées qu'en 2015 et montrent des écarts types importants qui ne nous permettent pas de mettre en évidence de différences quant au nombre des cellules entre les fruits témoins et les fruits se développant sous plus forte température. Il faut souligner qu'en 2015, nos arbres étaient peu chargés et que les traitements thermiques ont moins affecté les critères de qualité des fruits comparés à 2014. Bertin (2005) a observé sur tomate une diminution du nombre de cellules du fruit avec l'élévation de la température. Des travaux sur poivron ont montré que l'augmentation de la température nocturne diminuait à la fois le nombre de cellules et la taille des cellules (Darnell et al., 2012). Les effets d'une augmentation de température dépendent également du rapport source/puits. Des travaux précédents (Marcelis et Hofmaneijer, 1993) indiquent que lorsque l'assimilation a limité la croissance des fruits du concombre, le nombre de cellules par fruit a diminué avec l'augmentation de la température, alors que l'effet sur la taille des cellules était négligeable. Par contre lorsque l'apport d'assimilat n'a pas été limitant, une augmentation de la température augmente la taille des cellules, sans que le nombre de cellules soit sensiblement affecté (Marcelis et Hofmaneijer, 1993).

Nos résultats rejoignent les observations de Saha et al. (2010) sur poivron, de Ledesma et al. (2008) sur fraisier et de Sugiura et al. (1991) sur kaki. Ils ont observé que le poids et la taille des fruits diminuent pour des températures élevées (30°C); l'élévation de température ayant augmenté la vitesse de croissance des fruits mais raccourci encore plus fortement le cycle de croissance. Dans

nos travaux, l'augmentation de la vitesse de croissance est moins marquée que l'avancée de la maturité et conduit à avoir des fruits de plus petite taille et contenant moins de matière sèche à la récolte finale. Ce résultat est clair pour les fruits des traitements thermiques +5°C à la 1ère période et les traitements continus à +2 et +5°C. Adams et al. (2001) sur tomate et Wang et Camp (2000) sur fraise ont également montré que l'élévation de la température augmentait la vitesse de croissance des fruits, mais avait un effet plus important encore sur l'accélération de la maturation avec, pour conséquence, un poids moyen des fruits réduit à la récolte. Des travaux sur pêcher suggèrent aussi qu'une croissance trop rapide sous l'effet du réchauffement ne permettrait pas une mobilisation suffisante des éléments nutritifs, et pourrait conduire à des calibres réduits (Lopez et Dejong, 2007).

Outre un effet des traitements température et des fortes différences des scénarii climatiques en 2014 et 2015, d'autres facteurs peuvent également expliquer ces différences de croissance entre les traitements et entre les années. En particulier, la charge en fruits est connue comme pouvant moduler la croissance et la qualité des fruits (teneur en sucre, acidité; Kumar et al., 2010). Un indice de charge en fruit a été calculé à l'échelle de l'arbre via le nombre de fruits après éclaircissage rapporté à la longueur cumulée des pousses sur l'arbre [cm]. Cet indice montre que la charge en fruit est différente entre les 2 années. En 2014 (Figure 78A), la charge en fruit est plus forte qu'en 2015 (Figure 78B), le nombre de fruit par arbre est proche, mais la croissance végétative a été beaucoup plus forte en 2015. Les traitements en 2014 ne montrent pas de différence significative en termes de charge. A contrario, les arbres ayant subi une élévation de température continue ou seulement durant la 4ème période en 2015 ont une charge en fruit significativement moins importante par rapport au traitement thermique '5/2/0 | 0/5/0/0'.

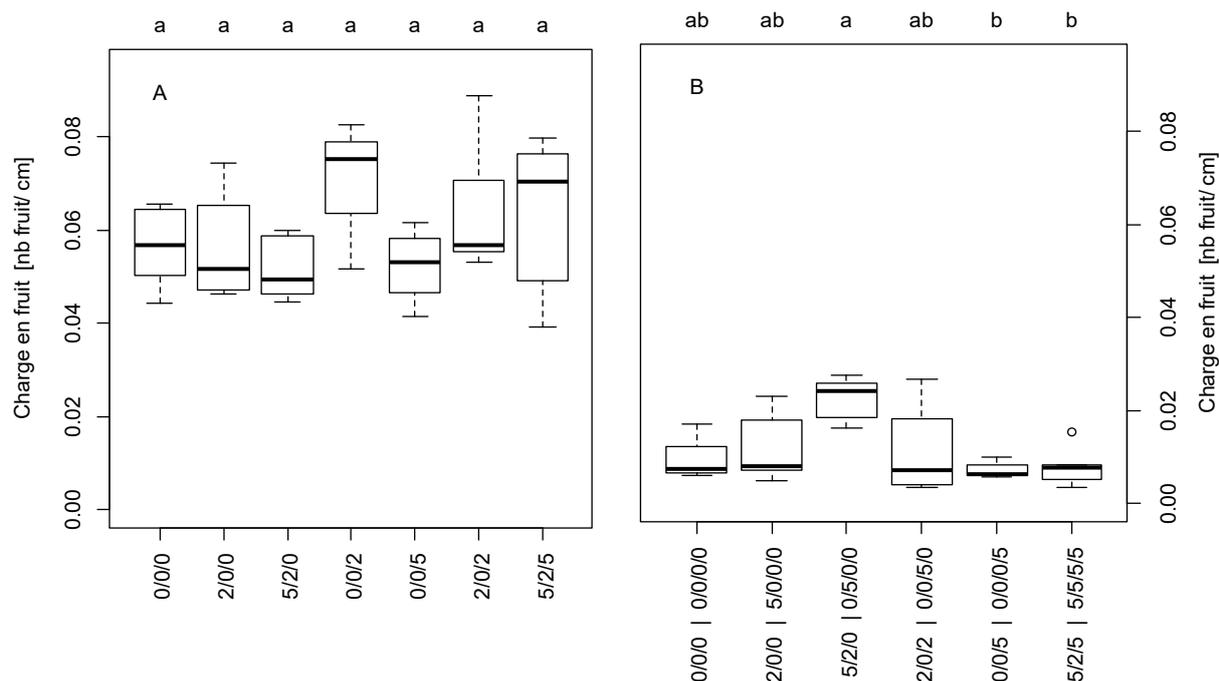


Figure 78 : indice de charge en fruit (nb fruit/ cm pousse) en fonction des traitements après l'éclaircissage en 2014 (A) et en 2015 (B).

La croissance en volume du fruit peut être analysée sous l'angle des flux d'eau et de carbone (Génard et al., 2010). Les variations de volume du fruit résultent du bilan entre les entrées d'eau et de carbone par le xylème et le phloème et des sorties par la transpiration et la respiration. Huguet et Génard (1995) ont montré que les pêches perdent une quantité considérable d'eau par la transpiration (70% de l'afflux d'eau entrant dans le fruit pendant sa phase rapide de grossissement). La perte d'eau par la transpiration est d'une importance majeure dans la détermination de plusieurs critères de qualité à la récolte, y compris la taille du fruit et sa concentration de sucre (Lescourret et al., 2001). La transpiration des fruits dépend de la surface de cuticule des fruits, de la conductance cuticulaire et du déficit de pression de vapeur de l'air (Lescourret et al., 2001). Les mesures de conductance cuticulaire ont montré que les fruits ayant été soumis à l'élévation de température (continue sur toutes les périodes ou pendant la phase précoce) ont une conductance cuticulaire plus forte. De fortes vitesses de croissance conduisent à une augmentation précoce et importante de la conductance liée à la génération de fissures cuticulaires importante chez la pêche (Gibert et al., 2005 ; Lescourret et al., 2001). Ces fissures contribuent fortement aux pertes transpiratoires (Gibert et al., 2005). D'autre part, le traitement thermique a induit une augmentation du VPD par rapport au traitement témoin. La diminution du poids frais des fruits et l'augmentation observée des concentrations en sucres solubles pourraient, dans ces

conditions, être liées à une plus faible dilution des sucres dans le fruit, liée à une perte transpiratoire plus intense (Génard et al., 2010).

3.2 A la récolte

3.2.1 Effets de l'élévation de température sur les carbohydrates et des acides organiques:

La composition des fruits en sucres, acides et en composés secondaires varie de façon très importante au cours du développement du fruit (Vizzotto et al., 1996) mais aussi en fonction de la conduite de la culture et du climat (Dumas et al., 2003, Gautier et al., 2008, Kumar et al., 2010 ; Etienne et al., 2013). Les variations de la composition du fruit peuvent être liées d'une part à une variation du déchargement de la plante vers le fruit associé (i) à une variation de la disponibilité pour les ressources carbonées (rapport source-puit affecté par exemple) et de la disponibilité en eau, (ii) à une modification de l'allocation des ressources carbonées vers le fruit ou (iii) à une modification du métabolisme du fruit.

Durant nos expérimentations, les fruits soumis à une élévation de température précoce ou continue ont eu une durée de maturation plus courte et des poids secs plus faibles, ce qui montre que ces traitements thermiques précoces ont diminué l'allocation d'assimilats vers les fruits. Par ailleurs, ils ont également modifié la répartition des assimilats dans le fruit (en diminuant la proportion de matière sèche allouée à la chair par rapport à celle allouée au noyau) d'une part et leur utilisation dans la cellule d'autre part (avec l'augmentation des teneurs en sucres au dépend du carbone allouée aux structures comme indiqué par une matière sèche structurale plus faible). Des résultats similaires ont été observés sur mandarine (Marsh et al., 1999 ; Richardson et al., 2004) et sur melon (Kano, 2006), des températures élevées pendant la 1ère phase de croissance suivant l'anthèse favorisant l'accumulation des sucres solubles totaux.

Les deux années d'expérimentation ont été marquées par des différences importantes notamment de croissance végétative qui a été plus importante en 2015 et par des niveaux de température très différents avec des températures plus élevées en 2015 (Figure 79). Toutefois, les températures durant les stades précoces étaient semblables entre les deux années, aussi les différences observées entre 2014 et 2015 ne peuvent pas être liées à des effets précoces du climat sur la composition des fruits. L'année 2015 était marquée par des températures plus élevées pendant les périodes 2, 3 et 4 qui ont pu affecter partiellement le métabolisme des sucres et des acides (les fruits récoltés en 2015 avaient des teneurs plus faibles en saccharose et plus fortes en acides) conduisant à un rapport sucres sur acides beaucoup plus faible. Les fruits en 2015 étaient également plus gros (liés à une charge en fruit plus faible et la respiration qui est proportionnelle à

la taille du fruit étaient donc plus importante. Ainsi une croissance des fruits plus importante en 2015 pourrait expliquer une plus forte teneur en acide citrique, en accord avec les effets de la croissance sur les teneurs en citrate simulée dans les fruits de pêche par Lobit et al. (2003).

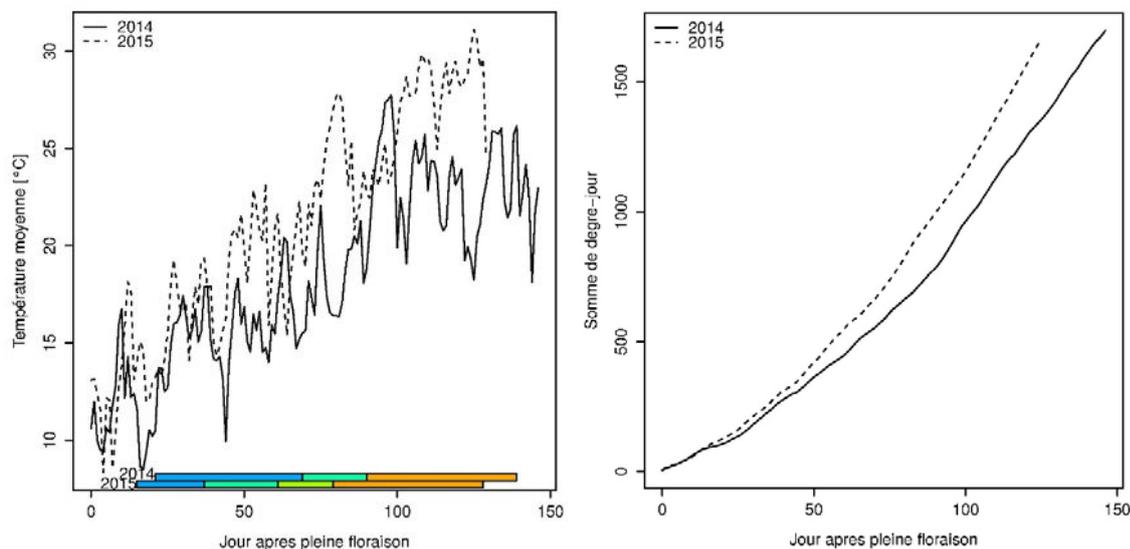


Figure 79: Evolution des températures moyennes (graphe de gauche) et des sommes de degré-jour (graphe de droite), pour le traitement témoin, en fonction du jour après pleine floraison pour les 2 années d'expérimentation 2014 et 2015.

Les acides malique et citrique sont les principaux acides organiques présents dans la plupart des fruits mûrs, et en particulier dans la pêche (Seymour et al., 1993 ; Moing et al., 1998 ; 1999). En 2015, l'augmentation de température pendant les périodes 2 ou 3 a entraîné une augmentation des teneurs en acides organiques totaux, liée à l'augmentation de la teneur en acide citrique (traitement 0/0/5/0) et en acide malique (traitement 0/5/0/0 et 0/0/5/0). Ces effets coïncident avec les phases d'accumulation importantes de ces acides dans les fruits de pêche, avec un premier pic pour l'acide malique (entre 40 et 80 JAPF) suivi d'une décroissance et un pic plus tardif pour l'acide citrique (Moing et al., 1998). Ces résultats confirment des travaux antérieurs de Reuther et al. (1969) sur citrus, où des températures élevées pendant la phase II ont conduit à des concentrations en acide supérieures au témoin. La plus forte acidité observée en 2015 pourrait être liée à une forte augmentation des températures en année 2015 sur les périodes 2, et 3 comparées à 2014 qui correspond à des périodes d'accumulation des acides maliques et citriques. L'augmentation de température durant les périodes 2 ou 3 a augmenté la respiration, ce qui a favorisé l'accumulation d'acide citrique. Nos données sont en accord avec le modèle d'évolution du citrate dans le fruit en réponse à la température développé par Lobit et al. (2003), Ce modèle prédit qu'une augmentation de températures appliquée sur des fruits jeunes conduit à une accumulation de citrate dans le fruit, liée à une stimulation de la respiration qui utilise le malate comme substrat. En fin de développement du fruit, le citrate devient le substrat utilisé pour la respiration. Une augmentation

de température au cours de la maturation stimule la respiration avec le citrate pour substrat dont la teneur diminue dans le fruit.

On retrouve des effets opposés de la température sur les teneurs en acides citrique et malique sur d'autres espèces. Wang et Camp (2000) ont observé sur fraise que l'augmentation de température n'avait pas le même effet sur l'accumulation de citrate et de malate ; une augmentation des températures (jour et nuit) a augmenté, la teneur en acide malique alors qu'elle a diminué la teneur en acide citrique. Sur kiwi, les concentrations de malate augmentent avec la température : celles-ci ont été doublées pour des fruits chauffés pendant la division cellulaire (Richardson et al., 2004). L'élévation de température pendant la 3ème période a augmenté la teneur et la concentration en acide citrique dans les fruits. Des résultats similaires ont été observés sur citrus lors d'une élévation de température entre 8 et 14 semaines après la floraison, (Richardson et al., 1997).

Nos résultats montrent également qu'il n'y a pas d'effet d'une augmentation tardive de la température sur les teneurs et les concentrations en acides organiques totaux des fruits ni sur l'acidité titrable des fruits (Figure 80). Pendant cette dernière phase de développement du fruit, la concentration en acide citrique diminue (Wu et al., 2007 ; Etienne et al., 2013). Les seules différences significatives au niveau de l'acidité titrable apparaissent entre traitement continu (tendance à l'augmentation de l'acidité titrable) et traitement précoce (tendance à la diminution).

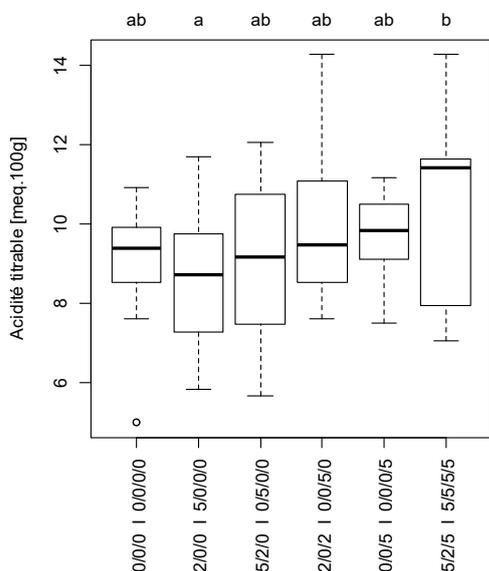


Figure 80 : Evolution de l'acidité titrable pour différents traitements thermiques en 2015.

3.2.2 Métabolisme

Il existe une grande diversité dans les concentrations en sucres dans les fruits qui suggère des différences inter et intra spécifiques des gènes impliqués dans leur métabolisme et leur transport. Les activités enzymatiques qui peuvent moduler la transformation d'un sucre en un autre sont très sensibles à la température ce qui peut entraîner des modifications importantes des concentrations et des proportions relatives en différents sucres (Desnoues et al., 2014). La vitesse d'une réaction chimique dépend de plusieurs paramètres comme la température ou la concentration en substrat (Desnoues et al., 2014). La température pourrait, jusqu'à une température optimale, augmenter les vitesses des réactions enzymatiques, et les ralentir voire les bloquer au-delà (Trasar-Cepeda et al., 2007). La saccharose synthase est une enzyme permettant la transformation des sucres transportés (saccharose et sorbitol) en fructose et glucose. Son activité dans les faisceaux vasculaires et l'épiderme des fruits soumis à des températures plus élevées de 2 à 4°C était significativement plus élevée que dans le fruit témoin pendant la phase de la division cellulaire et la différenciation (Richardson et al., 1997). Ainsi, elle pourrait être responsable des résultats décrits par Richardson et al. (1997) et Marsh et al. (1999) qui montrent qu'une élévation de température de 2 à 4°C pendant la première phase de croissance augmente l'accumulation de sucres dans les fruits de citrus 'Mandarine satsuma'.

Les variations de concentration en sucres ont été aussi mises en relation avec la dégradation de l'amidon (Ripoll et al., 2014). Dans nos résultats, nous avons observé que l'amidon est sensible à une élévation de température pendant la période 2 de la croissance et que sa teneur diminue (Figure 81). Les effets de la température sur la dégradation de l'amidon ont été décrits précédemment. Richardson et al. (2004) ont montré que les teneurs en amidon ont été réduites très rapidement après une augmentation de température durant la phase de division cellulaire du kiwi. Des résultats similaires, avec une augmentation de température juste après la floraison, indiquent une concentration en composés solubles plus élevée et une hydrolyse plus importante de l'amidon dans les pommes (Warrington et al., 1999). L'hydrolyse et l'utilisation de l'amidon peut être liée à une activité métabolique plus élevée associée à l'élévation de température (Wang et Camp, 2000). La réduction de la synthèse de l'amidon à des températures élevées pourrait être causée par (a) une inhibition directe des enzymes biosynthétiques de l'amidon dans les plastes (c'est-à-dire une sensibilité accrue des activités enzymatiques au stress thermique ou une thermolabilité) et/ou (b) par une respiration accrue ou une mobilisation plus faible du saccharose (Geigenberger et al., 1998). Cette dégradation de l'amidon a favorisé l'accumulation des sucres solubles pour le traitement appliqué durant la période 2 en 2015.

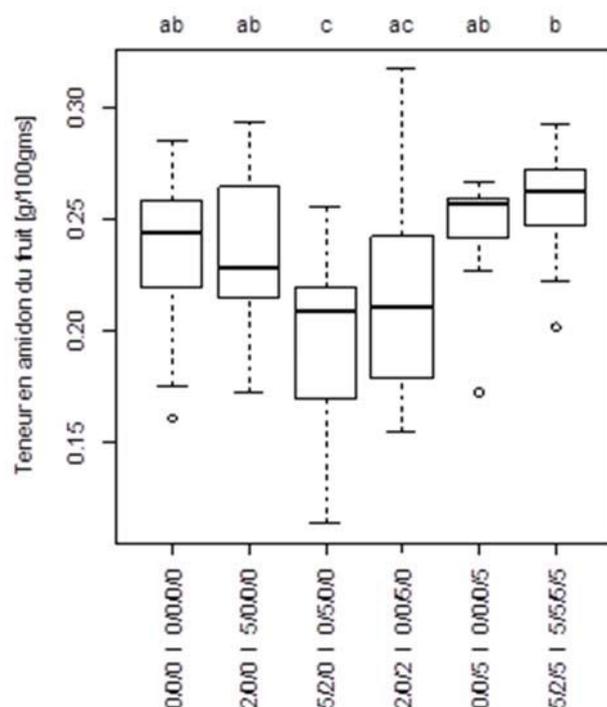


Figure 81: Teneur en amidon dans les fruits à maturité selon les différents traitements thermiques en 2015.

Un déficit hydrique peut également augmenter les concentrations de sucres solubles et d'acides organiques dans les fruits liés à un éventuel ajustement osmotique (Hummel et al., 2010). Le métabolisme du fruit est affecté de façon visible au travers de l'augmentation forte des teneurs en sorbitol. Le sorbitol est un indicateur de stress abiotique (déficit hydrique et température) pouvant en particulier jouer un rôle dans l'ajustement osmotique (Plénet et al., 2010). Chez le pêche, le sorbitol est, avec le saccharose, une des formes de sucre de transport des feuilles aux fruits. Sous l'effet d'une restriction hydrique, la proportion de glucose et de fructose augmente alors que la contribution du saccharose diminue. Le déficit hydrique entraîne également un retard dans la diminution des teneurs en sorbitol, en relation avec le retard de maturité observé sous fort stress (Plénet et al., 2010).

Alors que les teneurs en glucose et fructose sont similaires lors du développement des fruits de pêche (Vizzotto et al., 1996 ; Desnoues et al., 2014), une augmentation de température durant cette phase a augmenté les teneurs et des concentrations en fructose et sorbitol en 2015, sans effet sur le glucose.

La répartition du métabolisme primaire entre les sucres et les acides organiques a un effet significatif sur les fruits (Marsh et al., 1999). Les niveaux relatifs de différents sucres et acides changent pendant le développement des agrumes et cela semble être influencé par la température

(Richardson et al., 1997). Dans nos résultats, on observe que les températures élevées ont influencé la répartition du carbone selon la période de la croissance des fruits. Leur application pendant la phase précoce et finale de la croissance, a provoqué une accumulation importante du saccharose ainsi que du fructose et du sorbitol respectivement. Les concentrations en saccharose restent faibles pendant les phases précoces, ce sucre s'accumulant progressivement dès le début de 3ème phase de développement du fruit (Vizzotto et al., 1996).

En revanche, une accumulation des acides organiques (malique et citrique) est marquée pendant les phases 2 et 3. L'accumulation d'acides organiques de la pêche n'est pas dépendante de l'activité de fixation de CO₂ par la phosphoenolpyruvate (Moing et al., 1999), mais elle est liée à la capacité de stockage cellulaire. Chez la pêche, les acides organiques (citrique et malique) sont synthétisés dans le cytosol et stockés dans les vacuoles des cellules mésocarpiennes. Les modifications du métabolisme des acides organiques en réponse à la température proviennent probablement de l'impact de la température sur les propriétés cinétiques des systèmes de transport entre le cytosol et la vacuole (Lobit et al., 2003) limitant le fonctionnement des pompes à protons et la diffusion des anions organiques à travers le tonoplaste (Etienne et al., 2013). Selon le modèle de Lobit et al. (2003), une augmentation de température de 1°C pendant le stade précoce du développement des fruits augmente l'accumulation de citrate et cette augmentation de température pendant la phase finale de croissance du mésocarpe diminue l'accumulation de citrate ; donc la température augmente le «potentiel de synthèse» du citrate tout en réduisant le «niveau d'efficacité» des mitochondries. L'effet principal de l'augmentation de la température serait d'augmenter l'intensité respiratoire (Etienne et al., 2013), ce qui entraîne la synthèse d'acide citrique et une augmentation de sa concentration dans les pêches au début de la croissance (Lobit et al., 2003). La température affecte également la fluidité de la membrane en modifiant les propriétés lipidiques modifiant la perméabilité tonoplastique des cellules de fruits, ce qui pourrait augmenter la fuite de solutés tels que des protons ou des formes protonées d'acides organiques (Etienne et al., 2013).

3.3 Plus grande importation : capacité de transfert ou force de puits

Outre une modification du métabolisme du fruit, la forte accumulation des sucres pendant les périodes précoces peut être liée à l'augmentation de la taille des faisceaux vasculaires avec l'augmentation de température (Marsh et al., 1999). L'augmentation des capacités de transfert vers et dans le fruit lors du développement précoce des fruits déterminent sa capacité future à importer et à décharger les glucides (Marsh et al., 1999). Nos résultats montrent que l'augmentation de température pendant les périodes précoces en 2014 et 2015 a favorisé l'accumulation du saccharose dans la chair du fruit, sans effet sur les concentrations en fructose et glucose. De façon

similaire, Marsh et al. (1999) ont montré qu'une élévation de température pendant la division cellulaire entraînait une accumulation plus forte du saccharose sans effet sur le niveau des hexoses.

A l'échelle de la plante entière, les variations de concentration en sucres ont été mises en relation avec l'importation de carbone. Le carbone est importé sous forme de saccharose, il peut ensuite être hydrolysé en hexose ou en acides organiques (Marsh et al., 1999). Walker et Ho (1977) sur tomates, ont montré que l'importation de carbone est inversement proportionnelle à la taille des fruits, et est renforcée par le réchauffement des fruits (35°C) par rapport aux témoins (25°C). Richardson et al. (1997) ont également observé que les fruits chauffés sous tunnel avaient également une plus grande force de puits que les fruits témoins. La température peut influencer la répartition des photoassimilats entre les fruits et les parties végétatives, lorsque la température augmente la force de puits des fruits (Gautier et al., 2005). Des teneurs plus élevées de ces métabolites peuvent être donc une conséquence d'une plus grande force de puits des fruits (Lombardo et al., 2011 ; Walker et Ho, 1977). Génard et al. (1991) supposent que les qualités gustative (composition biochimique) et commerciale (fermeté et coloration) sont liées à la croissance des fruits pendant la phase de la croissance finale de la pulpe. Une croissance élevée pendant cette phase pourrait favoriser, par effet puits, l'apport externe des assimilats et ainsi permettre un important stockage de matières solubles.

L'élévation de température pendant les périodes précoces et tardive a diminué la teneur en matière sèche structurale des fruits. Gautier et al. (2005) ont montré que sous faible charge en fruits, c'est à dire lorsque le rapport source/puits est favorable, le chauffage a diminué la TMSstruct. A contrario, lorsque la charge a été plus forte (année 2014), l'élévation de température a entraîné une diminution de la TMSstruct avec des valeurs globalement beaucoup plus faibles. La teneur en TMSstruct représente principalement la teneur en paroi cellulaire. Le saccharose et le sorbitol pourraient fournir un substrat pour la respiration, la division cellulaire et la synthèse de la paroi cellulaire au stade I du développement des fruits de la pêche (Vizzotto et al., 1996). La diminution en TMSstruct peut être liée soit à une diminution des parois dans le fruit (cellule plus grande et moins nombreuse) soit à une augmentation des teneurs en composés solubles. Nous avons observé que pendant la période précoce, les fruits soumis à une élévation de température ont montré une accumulation importante de saccharose et de composés phénoliques, entraînant en conséquence une diminution de la TMS struct. La plus faible fermeté des fruits ayant subi une élévation de température peut être liée à une plus faible proportion de parois. Famiani et al. (2012) confirme la corrélation positive entre la fermeté des fruits et la TMSstruct dans les fruits du kiwi après le stockage. La TMSstruct diminue au cours de la croissance de la pêche. Les scénarii climatiques de 2014 et 2015 ont entraîné une récolte beaucoup plus précoce en 2015, quel que soit le traitement.

Cette contraction forte de la durée de croissance/maturation a pu entraîner une récolte finale avant la fin de la chute de la MSstruct, ou avant l'augmentation des teneurs en composés solubles (sucres solubles et acides organiques) et des composés phénoliques (catéchine et épicatechine).

3.4 Effet de la température sur la vitamine C

Comme la température a une influence directe sur les activités enzymatiques elle peut affecter l'ensemble du métabolisme primaire et secondaire de la plante, et modifier la composition des organes, notamment leur teneur en sucres (Lafta et al., 1995). L'acide ascorbique, forme réduite de la vitamine C, est une molécule anti-oxydante présente dans toutes les cellules de la plante où elle joue différents rôles (Gest et al., 2013). Sa concentration dans les tissus dépend de l'environnement, elle est très sensible à la lumière, à la chaleur et à l'oxydation (Rivero et al., 2004 ; Gautier et al., 2005 ; Gautier et al., 2008 ; Tamaoki et al., 2003).

En 2014, les arbres soumis à une élévation de température sur tout le cycle de développement (traitement 5/2/5) ont produit des fruits avec une plus forte teneur en vitamine C, mais également de plus fortes teneurs en saccharose et en fructose, comparées aux fruits témoin. Ces corrélations entre accumulation de sucres et de vitamine C ont été décrites sur de nombreux espèces, et ne sont pas seulement liées au fait que les sucres soient les substrats de la voie de synthèse de la vitamine C (Wheeler et al., 1998 ; Massot et al., 2010). Les sucres jouent un rôle dans la régulation des voies de synthèse de composés anti-oxydants comme le glutathion ou la vitamine C (Smeekens, 2000, Hanson et Smeekens, 2009). Cette accumulation de vitamine C pourrait être liée à l'activation de gènes de la voie de biosynthèse et de recyclage de la vitamine C par un signal sucre comme cela a été montré sur Kiwi (Nishikawa et al., 2005). Cette corrélation peut être également liée au fait que l'accumulation de sucres dans le fruit dépend du rayonnement, et que de nombreux gènes de la voie de biosynthèse de la vitamine C sont activés lorsque que le rayonnement augmente (Massot et al., 2012). Ainsi il a été montré sur feuille d'arabidopsis que l'accumulation de sucres et de vitamine C est liée au transfert d'électrons dans la chaîne photosynthétique et que l'accumulation de vitamine C peut être décorrélée de celle des sucres (Yabuta et al., 2007).

Par ailleurs la vitamine C joue un rôle clé dans la régulation du potentiel redox de la cellule (Pastori et Foyer, 2002 ; Noctor et Foyer, 1998). En situation de stress oxydatif, l'oxydation de la vitamine C permet de réduire les espèces réactives de l'oxygène ce qui peut conduire à une diminution transitoire de la teneur en vitamine C, avant l'activation de la synthèse de la vitamine C et l'augmentation de l'activité des enzymes anti-oxydantes. On trouve dans la bibliographie des cas de diminution des teneurs en vitamine C dans les fruits à des températures relativement élevées (>31°C), que les fruits soient sur la plante ou détachés (Lester, 2006 ; Richardson et al., 2004 ;

Gautier et al., 2005 ; 2008 ; Huet, 1958 ; Rivero et al., 2004). Mais aussi des cas où la teneur accrue en acide ascorbique a été observés en combinaison avec des activités enzymatiques accrues impliquées dans le système antioxydant (Jimenez et al., 2002).

L'élévation de la température a pu générer un stress oxydatif au niveau des feuilles en situation de photo-inhibition, ce qui a pu activer la synthèse de vitamine C dans les feuilles et son transfert dans les fruits (Hancock et al., 2003). Il existe une rétro-inhibition de l'expression des gènes de la voie de synthèse de la vitamine C (en fonction de la teneur en vitamine C dans la cellule (Mieda et al., 2004) qui permet une fois le stress passé, aux teneurs en vitamine C de retrouver leur valeur d'origine.

En 2014, les teneurs en vitamine C étaient très variables entre les fruits et en moyenne plus élevées qu'en 2015. Ces différences pourraient être liées à des différences d'exposition des fruits à la lumière (entre fruits ombrés et ensoleillés), avec un fort effet de l'ombrage sur la composition de la peau des pommes (Li et al., 2009) ou sur le fruit de tomate (Gautier et al., 2009). En effet, en 2014, la croissance végétative des arbres étant plus faible, beaucoup plus de fruits étaient exposés au rayonnement et il existait un grand contraste entre fruits exposés à la lumière et fruits ombrés, comparé à 2015 où les fruits étaient plus protégés dans le couvert.

Conclusion

L'augmentation de la température pendant les différentes phases du développement des fruits affecte de nombreux processus (phénologie, croissance, métabolisme) et ses conséquences varient selon le stade de développement de la plante et du fruit au moment de leur occurrence. En termes de croissance, les fruits ayant été soumis à l'élévation de température (continue sur toutes les périodes ou pendant la phase précoce) ont une croissance forte avec un raccourcissement de la durée de croissance conduisant à une forte avancée de la date de récolte. Le raccourcissement du cycle de croissance résulte en des fruits de plus petite taille à la récolte. Nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet sur la division cellulaire, par contre le rapport entre poids du noyau et du fruit était augmenté ce qui indique que c'est la croissance de la chair qui a été principalement affectée. En termes de composition, les fruits récoltés sur des arbres ayant subi une augmentation de température précoce ont des concentrations en saccharose plus importantes, avec une teneur en matière sèche structurale réduite. Des augmentations de température plus tardives (pendant les périodes 2 et 3) augmentent les teneurs et concentrations en acides totaux (citrique et malique) dans la chair des fruits. Une élévation de température durant la dernière phase (croissance finale des fruits et maturation), affecte positivement les teneurs et les concentrations en hexoses (glucose, fructose) et en sorbitol. L'augmentation des concentrations en sorbitol et hexoses, et en particulier

en fructose qui possède un pouvoir sucrant supérieur aux autres sucres, a entraîné une augmentation de l'indice de sucrosité en fin de développement. Les fortes températures n'ont pas eu beaucoup d'effet sur la vitamine C quelle que soit la période et ni sur la coloration du fruit à la récolte.

Les climats très différents durant les deux années d'expérimentations ont mis en évidence des résultats pas toujours stables sur les différents processus en réponse à des augmentations de température. Cette non-stabilité pourrait être associée (i) à la forte variation du climat entre ces deux années (le témoin de l'année 2015, correspondant sensiblement au traitement +5°C continu de l'année 2014) (ii) au fait que les arbres sont jeunes et ont présenté une forte croissance entre ces deux années. Ainsi en 2015, le développement végétatif des arbres était beaucoup plus important qu'en 2014 pour un nombre de fruits sensiblement identique, avec pour conséquence une charge en fruit beaucoup plus faible en 2015. Nos résultats expérimentaux ont mis en évidence la complexité des interactions selon les stades de développement du fruit entre conduite et climat sur l'élaboration de différents critères de qualité des fruits. Une meilleure connaissance de ces interactions, des lois de réponse à la température et des températures seuils pour différents processus serait utile pour comprendre les effets de l'élévation de la température sur la croissance et qualité des fruits. Nous n'avons pas ici abordé la variabilité génétique de la sensibilité à la température qui peut être très différente selon les processus. Cette étude a mis en évidence la complexité des réponses à la température et suggère la nécessité d'utiliser des approches complémentaires comme la modélisation pour hiérarchiser les processus impliqués dans la qualité identifier des lois de réponses à la température et utiliser des modèles pour rechercher les combinaisons entre génotypes et conduites de cultures qui seraient les plus adaptées aux futures conditions climatiques afin de maintenir la production en termes de rendement et de qualité des fruits.

SYNTHESE ET PERSPECTIVES

Dans ce travail, les approches expérimentales ont été utilisées pour mieux appréhender l'effet de la température sur les processus écophysologiques impliqués dans la croissance végétative et reproductive ainsi que dans l'élaboration de la qualité des fruits. Les expérimentations ont été effectuées sous différents niveaux de température (témoin, +2°C et +5°C) et pendant différentes périodes de la croissance du fruit sur une variété de mi-saison de pêcher depuis la période du développement précoce du fruit jusqu'à sa maturation. Cela nous a permis de bien caractériser l'effet de l'élévation de température sur l'acquisition du carbone et les pertes transpiratoires à l'échelle de la feuille ainsi que de mesurer la croissance végétative et ses conséquences sur l'architecture de l'arbre et sa pérennité, et enfin sur la croissance et la qualité des fruits.

Synthèse

Le climat, au-delà de la température

Les climats ont été très différents pour les 2 années d'expérimentations. L'année 2015 s'est caractérisée par un climat beaucoup plus chaud que celui de 2014, avec pour conséquence un traitement témoin en 2015 plus chaud que celui de 2014 et proche du traitement +5°C continu de l'année 2014. Les traitements thermiques ont été associés à une modification plus générale du climat et en particulier de l'humidité de l'air, avec une humidité de l'air plus forte pour le traitement témoin associé aux techniques de refroidissement de la serre. Le maintien de la température extérieure en serre a nécessité un refroidissement qui a entraîné une élévation de l'humidité de l'air. Les traitements thermiques ont donc également été associés à des différences de déficit de pression de vapeur, avec des VPD plus fort sous élévation de température. Les traitements thermiques sont donc aussi associés à des différences dans la demande climatique. Cette élévation de la demande climatique s'est traduite par un statut hydrique des arbres plus défavorable et une diminution du potentiel hydrique de la plante au cours de la journée.

Température, vitesse et durée de croissance

Les arbres conduits avec des températures plus élevées précoces ont présenté une accélération de la dynamique de croissance végétative. Cette accélération s'est exprimée au travers de 3 composantes. D'une part, en termes de développement des bourgeons, l'élévation de température a entraîné une proportion de bourgeons débouffés plus grande et plus précoce. D'autre part, les températures élevées après la pleine floraison ont accéléré l'émergence des feuilles avec un phyllochrone, c'est-à-dire le temps séparant l'apparition de 2 feuilles, plus court. Cette accélération est cependant temporaire et on observe un fort ralentissement après la fin de la période 1. Enfin,

l'élongation des pousses a été plus forte et une plus grande proportion des pousses s'est transformée en axe long. Une élévation de température (traitement thermique continu et traitement thermique précoce +5°C) a eu pour conséquence une dynamique très rapide d'élongation des axes en pousse longue, contrairement aux traitements thermiques plus tardifs. Cette accélération de la vitesse de croissance a été associée à une dominance apicale plus marquée, et une diminution de la ramification des axes au travers de la réduction du développement des pousses axillaires.

Concernant les fruits, l'augmentation de température a entraîné également une accélération de la croissance du fruit. Un raccourcissement dans la durée de la croissance de la 3^{ème} phase est observé pour les fruits soumis à des températures élevées (précoce et en continu). La durée de maturation pour les fruits soumis à une élévation de température (précoce et continue) est plus courte. La fermeté, un bon indicateur de la maturité des fruits, a diminué beaucoup plus tôt avec des températures élevées au printemps après la floraison (continu et précoce +5°C). Au final, on observe un raccourcissement très marqué de la durée de croissance du fruit, avec une date de récolte anticipée de près de 3 semaines. Ce raccourcissement de la durée de croissance a entraîné une diminution de temps du remplissage et d'importation de carbone.

Le raccourcissement du cycle de développement des fruits a eu des conséquences sur le calibre des fruits et les traits de qualité des fruits à la récolte. Une conductance cuticulaire plus forte pendant la phase de la croissance rapide de fruit et une mobilisation insuffisante des éléments nutritifs sous l'effet de réchauffement climatique ont conduit à récolter des fruits de petite taille. En revanche, les fruits récoltés sur les arbres placés à température élevée pendant la dernière phase de développement présentent des traits similaires au témoin (fermeté, durée de la croissance, taille des fruits et conductance cuticulaire). Nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet sur la division cellulaire, par contre le rapport entre poids du noyau et du fruit a été augmenté ce qui indique que c'est la croissance de la chair qui a été principalement affectée.

Croissance végétative et croissance des fruits

Dans notre étude, avec l'élévation de température, le décalage temporel des périodes de fortes croissances végétatives peut temporairement fortement modifier la compétition pour la ressource carbonée et le rapport source/puit. La croissance initiale des fruits et des feuilles est en effet supportée par la remobilisation des réserves au printemps. Avant de devenir des sources en assimilats carbonés, les jeunes feuilles sont des puits qui peuvent entrer en compétition avec la croissance précoce des fruits, en particulier durant leur 1^{ère} phase de croissance. Cette 1^{ère} phase de croissance des fruits se caractérise par une très forte activité de division cellulaire, définissant leur

croissance potentielle. Cette croissance précoce et anticipée est réalisée sur les réserves carbonées de la plante et peut être en compétition avec la croissance des fruits pendant sa phase de division. Chez le pêcher, la croissance végétative a lieu après la floraison et la croissance végétative et celle des fruits se déroulent en même temps. Les températures élevées peuvent augmenter la compétition entre la croissance des fruits et la croissance végétative (i) en anticipant le développement et la croissance végétative, (ii) en augmentant la respiration des différents organes et (iii) en privilégiant l'allocation du carbone vers les apex et les jeunes feuilles (Wolf et al., 1991). L'élévation de température en début de printemps a pu toutefois favoriser l'acquisition du carbone, à une période où l'élévation des températures peut être bénéfique à la photosynthèse. Cette compétition accrue peut également être temporaire, et permettre une anticipation de l'autotrophie pour le carbone et un rapport source/puits plus favorable ensuite à la croissance des fruits.

Selon Vizzotto et al. (1996), la croissance des fruits du pêcher montre une courbe double sigmoïde avec une première phase de croissance rapide, une deuxième période d'augmentation réduite du diamètre correspondant au durcissement du noyau et une phase finale caractérisée par une croissance rapide en volume des fruits. Le ralentissement de croissance des pousses entre les 2 phases de croissance pourrait être associé à une compétition pour les ressources carbonées entre la croissance végétative et la croissance des fruits. En effet, le ralentissement ou l'arrêt de l'émergence des feuilles est centré autour de 80 (année 2014) et 55 jours après pleine floraison (année 2015). La croissance des fruits n'est pas forte durant ces périodes. Ce ralentissement de l'émergence des feuilles pourrait être relié non pas à des phénomènes de compétition pour les ressources au moment de leurs croissances mais plutôt au moment de leurs initiations. Le délai entre l'initiation d'une feuille et sa croissance est de l'ordre de 5-6 feuilles, soit environ 15-20 jours selon le phyllochrone. Cette période correspond au 1er pic de croissance des fruits, et à une période où la surface foliaire est encore faible, c'est-à-dire lorsque le rapport source/puits est encore faible. Williamson et Coston (1989) et Soing et Mandrin (1993) ont également rapporté un ralentissement de la croissance des pousses, associé à la phase finale de croissance des fruits. Ce ralentissement n'est pas observé lorsque l'arbre ne porte pas de fruit. Toutefois, des études menées à l'échelle de la branche fruitière, avec des charges en fruit variés sur rameaux décortiqués, n'ont pas permis de mettre en évidence un lien entre la croissance des fruits et la croissance des pousses (Ben Mimoun, 1998). Des interactions à une échelle plus large, et en particulier avec la croissance du système racinaire pourraient expliquer ces vagues de croissance. Sur pêchers, la croissance du système racinaire est rythmique, avec une 1ère période de forte croissance entre mi-avril et mi-mai (Williamson et Coston, 1989) et une seconde après la récolte des fruits en juillet-août (Bécel, 2010).

Ces phases de croissance observées sur les pousses pourraient être associées à une compétition pour les ressources carbonées entre la croissance racinaire, la croissance des pousses et la croissance des fruits. Sur Chêne, la croissance rythmique de la partie aérienne, avec des flushs de croissance, a été relié à la croissance rythmique du système racinaire (Willlaume et Pagès, 2006) et des manipulations du rapport source/puits ont largement modifié l'antagonisme entre la croissance de la partie aérienne et le système racinaire.

Croissance végétative, acquisition du carbone et statut hydrique

Au début du printemps (début de la saison de développement), les traitements avec l'élévation de température ont enregistré des températures maximales de 28-32°C, contre 20-25°C pour le témoin. Ces valeurs élevées de la température ont eu des effets bénéfiques sur différents processus. En particulier, à l'échelle de la feuille, la photosynthèse a présenté des taux élevés, jusqu'à 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La courbe de réponse à la température met bien en évidence une augmentation continue de la photosynthèse jusqu'à des températures de 30-32°C. Au-delà, le taux de photosynthèse a été fortement diminué (jusqu'à moins de 5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Pendant la période estivale, les traitements avec l'élévation de température ont enregistré des températures maximales extrêmes atteignant près de 45°C. Ces températures extrêmes ont été associées à des déficits de pression de vapeur très élevés affectant la croissance des pêches de façon plus ou moins directe, en particulier à travers leur influence sur l'assimilation carbonée. De façon complémentaire, l'accélération de la croissance végétative a permis le développement plus précoce de la surface foliaire, donc une transpiration à l'échelle de l'arbre plus grande pour une même demande climatique. Le climat (température et VPD) et la surface foliaire plus importante ont induit un statut hydrique de la plante défavorable, même avec une alimentation en eau qui n'était pas limitante. A l'échelle de la feuille, le modèle de photosynthèse développé met bien en évidence l'effet combiné de la température et du statut hydrique de la plante sur l'acquisition du carbone. Selon les températures et le statut hydrique, les élévations de températures peuvent donc être favorables ou au contraire délétères. Des travaux précédents ont montré que le potentiel hydrique est un indicateur intéressant pour gérer l'irrigation et que le bilan carboné devient négatif pour des potentiels hydriques seuils. Dans ces conditions, l'acquisition du carbone devient inférieure aux besoins pour la respiration et la croissance (Rahmati et al., 2014). Le décalage phénologique de la croissance végétative avec l'élévation de la température a entraîné la mise en place plus précoce de la surface foliaire. Le statut hydrique moins favorable pourrait être le résultat non seulement d'une demande climatique plus forte (température et VPD plus élevés) mais également d'une surface transpirante plus développée. Au final, cette croissance végétative précoce pourrait avoir un effet

négalif sur l'acquisition du carbone par la plante et sa croissance à plus long terme. Ainsi, l'effet de la chute de potentiel hydrique sur la croissance foliaire a été observé, avec une diminution importante de la surface foliaire pour les traitements thermiques (tardif et continu).

Température et composition des fruits

Le fruit est un système complexe et difficile à analyser sans prendre en compte les processus de croissance et d'élaboration de la qualité en interaction avec le développement végétatif et le fonctionnement de la plante (photosynthèse, transpiration). Plusieurs facteurs environnementaux, agronomiques et génétiques interagissent sur le système « fruit », influençant la production et l'élaboration de la qualité. La forte variabilité de la composition des fruits entre les deux années d'expérimentation pourrait être associée (i) à la forte variation du climat entre ces 2 années (le témoin de l'année 2015, correspondant sensiblement au traitement +5°C continu de l'année 2014) (ii) au fait que les arbres, encore jeunes, ont présenté une forte croissance entre ces 2 années, le développement végétatif des arbres étant beaucoup plus important en 2015, et la charge en fruit était plus importante en 2014.

A la récolte, les fruits ont présenté des différences de composition liées aux traitements thermiques, en particulier pour le saccharose, le sucre principal dans la chair de la pêche. L'année de récolte est le facteur le plus discriminant des traits de qualité des fruits. En 2014, une élévation de température (précoce et continue) a conduit à récolter des fruits ayant des concentrations et des teneurs en saccharose plus importantes et une durée de développement entre floraison et maturité plus longue (DD) par rapport aux fruits en 2015. Ces derniers étaient caractérisés par des teneurs et des concentrations moins importantes en sucres, en particulier, en saccharose et plus riches en acide (citrique et malique) et en composées phénoliques à la récolte. La concentration en sorbitol, forme de transport du carbone dans le phloème pour la pêche et osmoticum produit pendant le stress hydrique, a été significativement augmenté par l'élévation de température tardive. Des températures élevées à la phase finale de la croissance ont également augmenté les concentrations en fructose ce qui produit des fruits avec une sucrosité plus importante. Cette augmentation est liée à une plus faible dilution mais également à un effet sur le métabolisme. Quelle que soit l'année et la phase de croissance, l'élévation de température n'a pas eu d'effet sur l'acidité titrable. En outre, la coloration des fruits à la récolte ne présente aucune différence significative.

Température, croissance et développement pluriannuel

Une anticipation du débourrement et du développement des pousses en axe long est observée pour les arbres soumis à un traitement thermique (précoce et continu) l'année

précédente. A contrario, une température élevée tardivement n'a pas eu d'effet sur la date de débourrement. De même, des températures élevées précoces ou pendant l'été n'ont pas influencé la date de la floraison l'année suivante. Cependant, il est apparu des asynchronismes de floraison. Les fleurs portées sur les arbres du traitement thermique continu ont présenté un plus grand étalement temporel. Selon l'approche théorique de Ganeshaiah et Uma Shaanker (1994), cet étalement pourrait impacter la nouaison et la croissance des fruits. Sur nos observations, les bourgeons floraux qui ont fleuri plus précocement, se sont effectivement plus développés que les fruits issus de bourgeons ayant fleuri plus tardivement (Figure 82). Cet étalement plus grand de la floraison peut donc avoir des conséquences avec une variabilité précoce de croissance des fruits plus grande, pouvant entraîner une récolte plus hétérogène en terme de calibre des fruits.

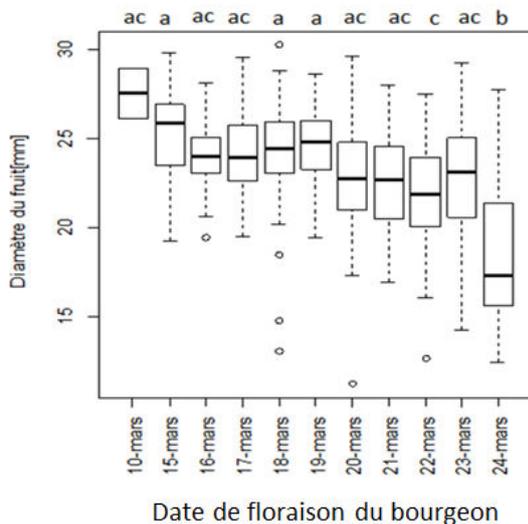


Figure 82 : Diamètre des fruits au jour 43 (après pleine floraison) selon la date de floraison du bourgeon.

La floraison est une étape cruciale dans la fructification. Lorsque le nombre de fleurs est faible, la charge peut être limitée par le nombre de fleurs formées (Guardiola, 1997). Des températures élevées pendant l'été ont affecté l'initiation des bourgeons floraux l'année suivante. L'induction et l'initiation florale chez le pêcher ont lieu fin juin/juillet de l'année précédente. La différenciation des bourgeons de fleurs est souvent associée à la croissance des pousses. La diminution de la densité de bourgeons floraux le long des axes peut résulter d'une part d'une dédifférenciation de l'ébauche florale avec les fortes températures (Koutinas et al., 2010). D'autre part, le développement des bourgeons axillaires est à relier à la vitesse de croissance des pousses, des vitesses de croissance fortes entraînant généralement moins de bourgeon et une plus grande proportion de bourgeon à bois. Enfin, un bilan carboné moins favorable peut également engendrer une plus faible initiation d'ébauche floral (Koutinas et al., 2010).

De façon complémentaire, la structure de la croissance l'année précédente a également eu un impact sur le type de rameau et sur le nombre de bourgeon à fleur porté par les arbres. En effet, l'élévation de température a entraîné une dominance de la pousse principale plus marquée et un plus faible développement des axillaires. Au final, si la croissance cumulée à l'échelle de l'arbre a été sensiblement identique, la taille des pousses et leurs architectures ont été profondément modifiée avec moins d'axe développé mais plus long avec l'élévation de température. La longueur des pousses a un effet majeur sur le nombre de bourgeon porté, les premiers phytomères étant généralement des phytomères courts, ayant donc une densité de bourgeons élevée.

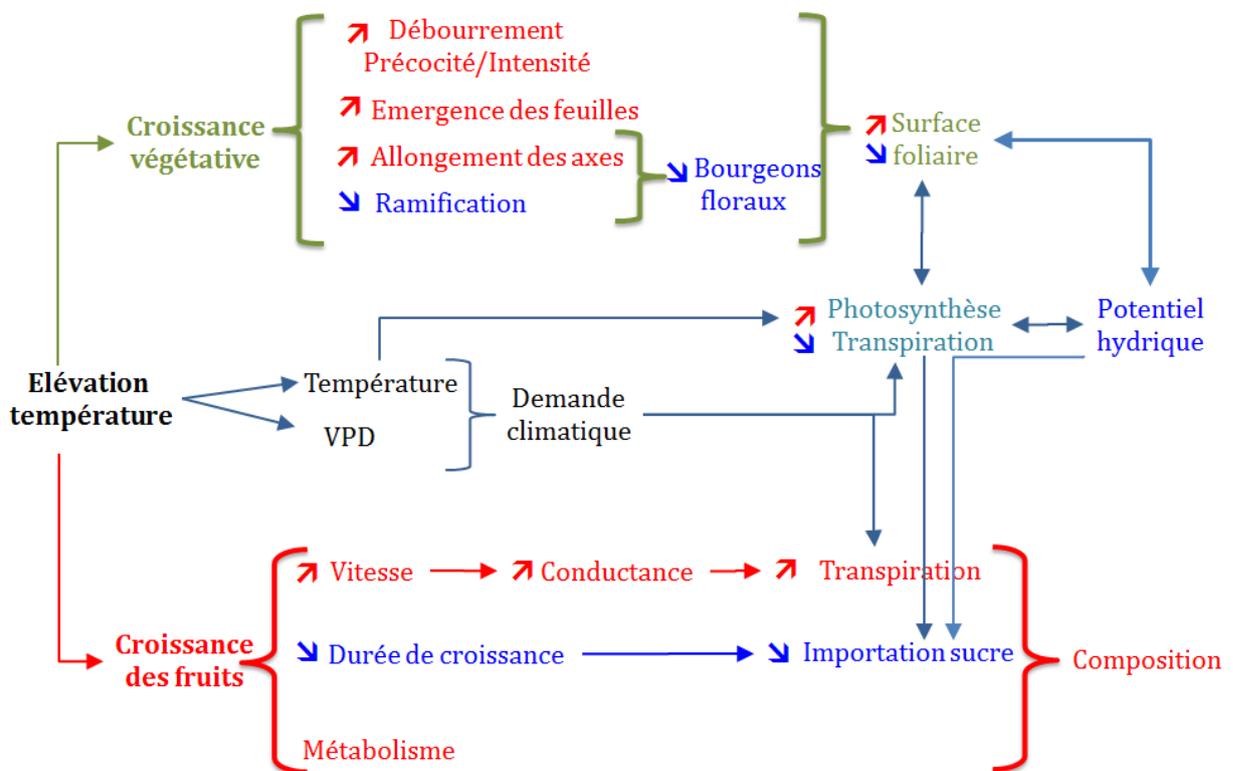


Figure 83 . Schéma de synthèse présentant les différents effets de la température de l'échelle des organes (feuille et fruit) à l'échelle de l'arbre entier.

Perspectives

Autour de la modélisation

Les principaux objectifs de production en arboriculture sont le rendement, la qualité et la régularité de la récolte. Le rendement d'un arbre est déterminé par sa charge en fruits et la croissance individuelle de ses fruits (calibre). La température affecte de nombreux processus

comme la photosynthèse et la transpiration, l'émergence et la croissance des organes, ainsi que le métabolisme. Ces différents processus ne sont pas affectés de façon similaire par la température et les organes présentent également des sensibilités différentes. L'émergence est par exemple plus accélérée que la croissance en dimension des organes par une élévation de la température. C'est le cas particulier des pousses et des feuilles, avec une vitesse d'émergence plus grande en lien avec la température mais des phytomères plus courts voire même des surfaces individuelles de feuilles fortement réduite par la température. L'accélération de la croissance végétative avec la température peut permettre une plus grande fourniture en assimilats carbonés mais peut également induire une compétition plus forte en début de croissance, lorsque la croissance végétative et générative se fait sur les réserves carbonées de l'arbre. De plus, suivant la température, l'élévation peut être bénéfique ou au contraire délétère, c'est le cas en particulier de la photosynthèse. Enfin, les durées de croissance sont fortement affectées par la température, comme la croissance végétative et de façon encore plus marqué la croissance des fruits, limitant par la même potentiellement l'importation des assimilats carbonés dans le fruit. La disponibilité en carbone est une des principales sources de variation de la croissance en matière sèche des fruits et de la qualité. Cette disponibilité, qui dépend des processus d'assimilation et de gestion du carbone, est modulée par les relations sources-puits de l'arbre et en particulier le rapport feuilles/fruits. Certaines pratiques culturales telles que la taille et l'éclaircissage influencent les relations sources-puits en manipulant la taille des sources ou des puits. La taille peut également modifier l'interception lumineuse et l'assimilation du carbone par les organes sources ainsi que l'environnement thermique des fruits et leur transpiration.

Le statut hydrique de l'arbre a également un rôle important dans la croissance en matière fraîche des fruits (calibre) et l'élaboration de la qualité des fruits. Le stress thermique par les fortes températures se trouve fréquemment associé au déficit hydrique, non seulement parce que les périodes chaudes sont souvent sèches, mais aussi à cause de l'augmentation du déficit de pression de vapeur et de la transpiration. Le déficit hydrique affecte l'assimilation C de l'arbre par l'interaction de deux facteurs: (i) réduction de la photosynthèse des feuilles pendant la saison de croissance et (ii) réduction de la surface foliaire totale. Le raccourcissement des cycles de végétation et la diminution de la durée de croissance et de maturation des fruits en réponse à l'élévation de température ont affecté la production des assimilats carbonés et leur importation par les fruits.

Il apparaît donc extrêmement difficile de donner une réponse intégrée à la température de la production et de sa qualité. La modélisation apparaît dans ce cadre comme permettant d'une part

d'intégrer des connaissances sur les différents processus et leurs sensibilités à la température, de mieux mettre en évidence les interactions entre ces différents processus et d'autre part de simuler une infinité de scénario climatique. Des travaux antérieurs de modélisation ont été mené à la fois à l'échelle du fruit ainsi qu'à l'échelle arbre. Ces travaux ont cherché à décrire l'effet et des pratiques (taille, éclaircissage, irrigation) sur la production et la qualité des fruits. Les études ont essentiellement porté sur le déficit hydrique ainsi que sur la charge en fruit. L'utilisation des modèles pour mieux appréhender l'effet du changement climatique a moins été étudié. Les données expérimentales recueillies dans le cadre de la thèse sont ainsi une base de données importante et intéressante pour mieux formaliser l'effet de la température sur les différents processus ainsi que pour mieux appréhender l'effet de la température sur le fonctionnement intégré de l'arbre. Ce jeu de données permet aussi de tester la validité et la robustesse des modèles pour des gammes de température plus grandes.

Autour de la croissance et de la composition du fruit

Un modèle de croissance du fruit a été développé (Fishman et Génard, 1998). Ce modèle est basé sur une représentation biophysique du fruit, dans laquelle les sucres sont transportés à partir du phloème de la plante par flux de masse, diffusion et transport actif. Les flux d'eau sont contrôlés par les différences de potentiel hydrique entre le xylème, le phloème et le fruit. La pression de turgescence est le moteur de la croissance des fruits. La pression osmotique dépend du métabolisme du fruit et en particulier du devenir des sucres importés dans le fruit entre les composés solubles (sucres et acides) et des composés insolubles (amidon, parois cellulaires ...). Cependant, à de rares exceptions, la composition des fruits est toujours absente de la plupart des modèles. Des travaux de modélisation ont porté sur les composés solubles tels que les sucres et les acides organiques. Un modèle a été développé pour l'accumulation des sucres (modèle « Sugar », Génard et Souty, 1996 ; Génard et al., 2003) et deux modèles pour l'accumulation du citrate (Lobit et al., 2003, Etienne et al., 2015) et du malate (Lobit et al., 2006 ; Etienne et al., 2014), ont été développés. Certains modèles conduisent également à la prédiction de la douceur et de l'acidité des fruits (Génard et Souty, 1996 ; Etienne et al., 2014). Le modèle dynamique "Sugar" représente la transformation des sucres importés dans le fruit vers les différents sucres accumulés dans la pulpe de fruits (principalement saccharose, glucose et fructose), ainsi que vers la synthèse de composés insolubles et l'utilisation des sucres pour la respiration. Pour la modélisation des acides organiques, les variations du métabolisme mitochondrial expliquent les concentrations d'acide citrique, tandis que le stockage dans la vacuole est mieux adapté pour expliquer les variations de l'acide malique

(Etienne et al., 2013). Le modèle d'acide citrique est basé sur une représentation simplifiée du cycle TCA. Le modèle est capable de simuler à la fois des variations saisonnières et l'effet de l'environnement sur la production et de la dégradation de l'acide citrique, en particulier en lien avec la température, l'acide citrique étant utilisé comme substrat pour la respiration. Le modèle malate suppose que son accumulation dans les fruits charnus est principalement déterminée par les conditions de stockage vacuolaire dans les cellules. Les données expérimentales recueillies dans le cadre de cette thèse sont des jeux de données intéressants pour valider les modèles développés et proposer des pistes d'amélioration. Un travail important de paramétrisation du modèle biophysique de croissance et des modèles sucres et acides, ainsi que leurs couplages effectifs sont des perspectives intéressantes du travail. Ces modèles permettront avec des scénarios climatiques encore plus contrastés de mieux comprendre et prédire l'effet du changement climatique sur la croissance et la composition du fruit.

Autour d'un modèle de culture arbre

L'intégration des connaissances sur l'effet de la température dans un modèle plante peut permettre de mieux appréhender les interactions entre les processus et entre les organes, et mieux cerner l'impact de différents scénarios climatiques sur la croissance et la qualité des fruits. Un modèle de culture, QualiTree, a déjà été préalablement développé (Lescourret et al., 2011). Il s'agit d'un modèle mécaniste guidé par les processus physiologiques liés à l'assimilation et à la gestion du carbone (photosynthèse, mise en réserve, mobilisation, allocation, respiration, croissance) et de l'eau (transfert, transpiration des feuilles et des fruits). Ce modèle combine des points de vue agronomiques et physiologiques et décrit la croissance reproductive et végétative et le développement de la qualité des fruits (Mirás-Avalos et al., 2011). Il prend en compte l'architecture de l'arbre et les pratiques culturales et prédit la variabilité intra-arbre de la croissance et de la qualité des fruits. QualiTree est un modèle d'arbre fruitier virtuel qui considère l'arbre comme un ensemble d'objets dans une architecture, c'est-à-dire localisé dans l'espace et connecté par une certaine topologie. Les différents compartiments sont considérés avec des niveaux de détail nécessaire et suffisant pour décrire les principaux processus. Le compartiment du rameau mixte fruitier (Fruit Unit) est constitué du rameau, des pousses et des feuilles portées et des fruits. L'arbre est ainsi vu comme une collection de rameau mixte, positionné spatialement et avec des liens de topologie. D'autres compartiments jouant sur l'acquisition, l'utilisation et le stockage de carbone, ainsi que sur l'acquisition de l'eau ont été considérés.

Dans le modèle, la température impacte différents processus. En premier lieu, la respiration est très sensible à la température, elle suit une loi de Q_{10} avec un coefficient proche de 2 pour les différents organes. La photosynthèse est également affectée en diminuant la photosynthèse nette par une augmentation de la respiration foliaire et en affectant également l'efficacité de la photosynthèse. Toutefois, si le modèle prend bien en compte l'effet de la température sur la respiration de maintenance, l'effet de la température est actuellement très limité sur la photosynthèse. Ainsi, la réduction n'est que de 5% pour une température supérieure à 40°C (Figure 83). De plus, la photosynthèse ne fait que diminuer avec la température, même pour des élévations de températures qui devraient être favorable. L'impact de la température sur l'activation des réactions enzymatiques impliquées dans la photosynthèse ou au contraire l'inhibition pour des températures élevées n'est pas actuellement prise en compte. Des travaux antérieurs (Walcroft et al., 2002) ont permis l'utilisation du modèle de Farquhar et al. (1980) et son paramétrage sur pêcher. La loi de réponse de la photosynthèse est avec ce formalisme plus sensible à la température et très semblable aux mesures réalisées dans le cadre de cette thèse. L'intégration du modèle de Farquhar dans QualiTree est ainsi une voie intéressante pour mieux rendre compte de l'effet de la température sur l'acquisition du carbone (Figure 84).

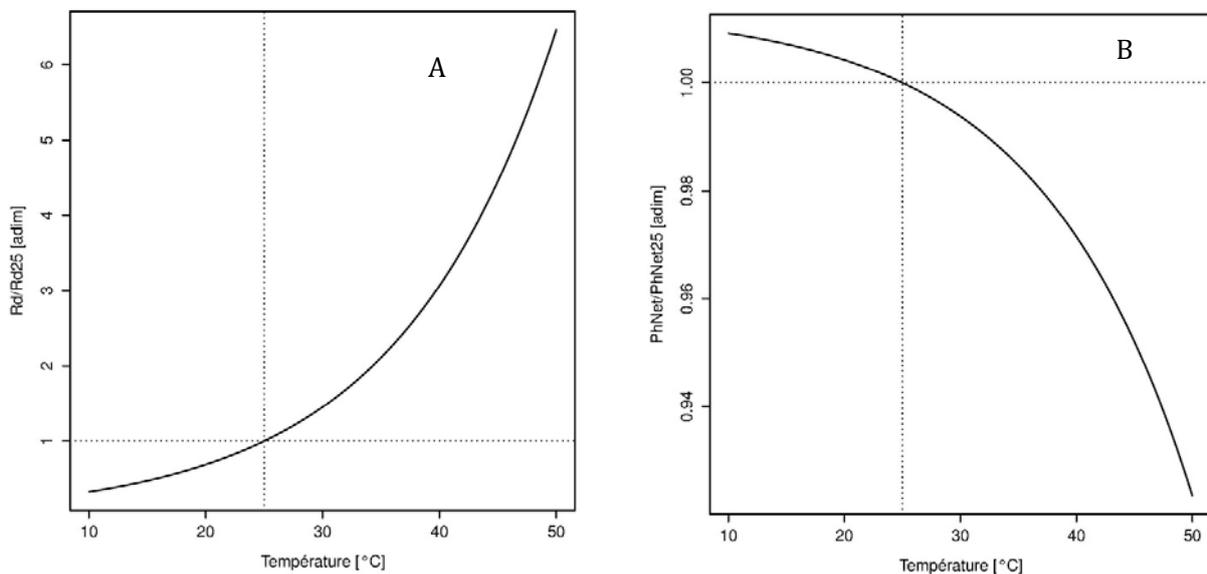


Figure 84 : Variation de la respiration (A) et de la photosynthèse nette (B) en fonction de la température par le modèle QualiTree. La respiration et la photosynthèse sont normalisées par leurs valeurs à 25°C.

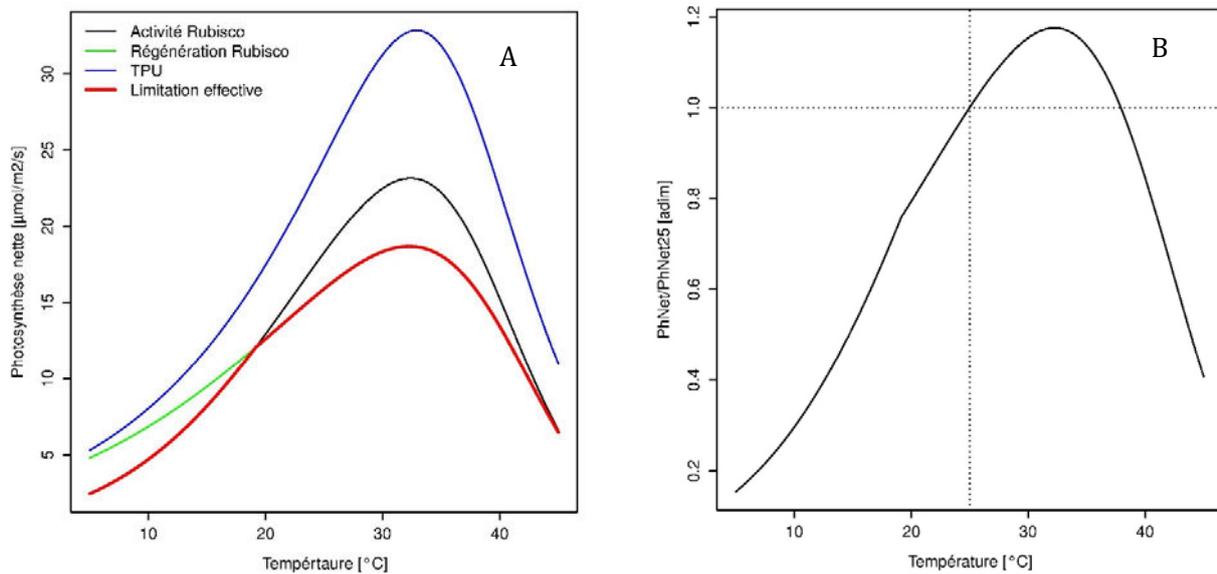


Figure 85 : Evolution de la photosynthèse nette (A) et de la photosynthèse normalisée à 25°C (B) en fonction de la température avec le modèle de Farquhar paramétré pour le pêcher (Walcroft et al., 2002).

Enfin, la température affecte également la croissance des différents organes. Le pas de temps de la croissance est à l'échelle journalière, et la vitesse de croissance est proportionnelle à la somme de degré-jour du jour. Dans le même temps, la croissance est freinée par une fonction temporelle, rendant compte des fenêtres temporelles permettant la croissance des organes considérés (Figure 86). Dans ces conditions, une élévation de la température va bien entraîner une accélération de la vitesse de croissance des organes, mais réduire également la durée de croissance.

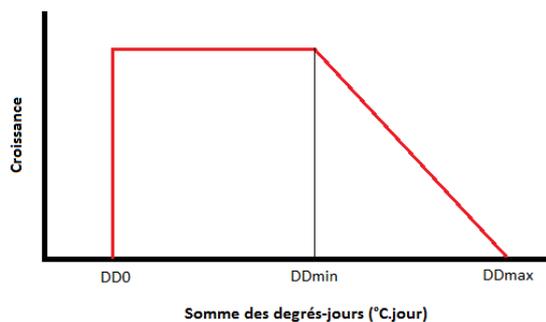


Figure 86 : Représentation de la dynamique du frein temporelle associé à la croissance en fonction de la somme des degrés-jours d'après l'équation 4.

En plus de l'indice de développement, la croissance dépend également de la vitesse de croissance initiale. Ainsi à une date donnée, avec l'étalement de la floraison, les fruits présentent des taux de croissance variables. Au sein d'un même arbre, les fruits issus d'une floraison précoce ont ainsi une vitesse de croissance plus forte. En conséquence, Cet étalement de la floraison va entraîner une augmentation de la variabilité de calibre des fruits à la récolte.

Si l'introduction dans le modèle QualiTree d'un module plus réaliste pour la photosynthèse basé sur les travaux de Farquhar est une piste intéressante, la formalisation de la respiration et de la croissance intègre déjà des éléments susceptibles de jouer fortement avec la température sur la croissance des organes, aussi bien en terme de vitesse qu'en terme de durée de croissance. Le jeu de donnée récolté dans le cadre de cette thèse, portant aussi bien sur l'acquisition du carbone et la croissance des organes, doit permettre à la fois de paramétrer ce modèle pour cette variété, et d'explorer les effets de l'élévation de la température durant les différentes phases de croissance du fruit.

Autour de la prédiction du débourrement et de la floraison

Un des effets majeurs et déjà perceptible du changement climatique est l'avancée progressive du début de la saison de croissance, concernant la date de débourrement ou de floraison. Ainsi, le début de la croissance a été avancé de 2,3 jours par décade depuis les 40 dernières années (Chuine et al., 2016). Les projections des modèles confirment cette tendance avec les scénarios climatiques, même si des incertitudes persistent sur l'intensité de cet avancement. Les changements dans la phénologie ont des effets forts sur la production et la qualité des fruits et il apparaît donc nécessaire de mieux comprendre l'effet du changement climatique sur la phénologie. Actuellement, le modèle QualiTree démarre bien après la floraison, en renseignant les masses initiales des différents organes. Dans le cadre du changement climatique, il importe que ce modèle puisse également simuler la date de floraison et de débourrement, ces phases étant en particulier des phases très critiques pour la fécondation et la sensibilité au gel. Les effets de la température sur la phénologie ne sont cependant pas linéaires, en particulier car la température impacte différemment l'entrée en dormance et sa levée. Les bourgeons traversent ainsi 3 états successifs (Bonhomme et al., 2010). Durant la paradormance (mi-été/mi-automne), la croissance cellulaire est inhibée par la croissance des autres organes (fruit, feuille). Durant l'endodormance (mi-automne/mi-hiver), la croissance est inhibée par des facteurs internes qui peuvent être levés par des températures basses. Enfin durant l'écodormance (mi-hiver/mi-printemps), la croissance est inhibée par des températures trop faibles ou une photopériode trop courte. Plusieurs modèles ont été développés qui visent à prédire la date de débourrement et de floraison, mais peu permettent de prédire l'effet des scénarios climatiques sur ces dates (Chuine et al., 2013), en particulier car ils ne considèrent que certaines phases de dormance ou s'appuient sur des formalismes spécifiques à chaque phase. Ainsi les modèles qui décrivent seulement l'écodormance ont permis de prédire correctement les dates de débourrement et de floraison pour des bases de données historiques, mais il semble peu probable qu'ils puissent correctement les prédire pour des climats futurs, avec en particulier l'effet

du réchauffement des températures hivernales sur la levée de l'endormance. Les modèles phénologiques devront bien intégrer également la prédiction de la date de levée de l'endormance, même si elle est expérimentalement difficile à caractériser (Chuine et al., 2016). L'ajout d'un modèle phénologique dans le modèle QualiTree est dans ce contexte important à développer, et ce travail pourrait s'appuyer sur des études préalablement réalisées, en particulier sur pêche (Bonhomme et al., 2000).

BIBLIOGRAPHIE

- Abdelmageed, A. H. A., & Gruda, N. (2009).** Influence of high temperatures on gas exchange rate and growth of eight tomato cultivars under controlled heat stress conditions. *European Journal of Horticultural Science*, 74: 152–159.
- Adams, S. R., Cockshull, K. E., & Cave, C. R. J. (2001).** Effect of temperature on the growth and development of tomato fruits. *Annals of Botany*, 88: 869–877.
- Ademe. (2015).** Le changement climatique comprendre ses causes et ses conséquences pour mieux réagir, 40.
- Agénis-Nevers, M. (2006).** Impacts du changement climatique sur les activités viti-vinicoles Impact du changement climatique sur les activités viti-vinicoles. Note technique n°3.
- Allakhverdiev, S. I., Kreslavski, V. D., Klimov, V. V., Los, D. A., Carpentier, R., & Mohanty, P. (2008).** Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynthesis Research*, 98: 541–550.
- Alonso, J. M., Anson, J. M., Espiau, M. T., & Company, R. S. I. (2005).** Determination of endodormancy break in almond flower buds by a correlation model using the average temperature of different day intervals and its application to the estimation of chill and heat requirements and blooming date. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 130: 308–318.
- Ashraf, M., & Harris, P. J. C. (2013).** Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*, 51: 163–190.
- Atkin, O. K., Holly, C., & Ball, M. C. (2000).** Acclimation of snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) leaf respiration to seasonal and diurnal variations in temperature: The importance of changes in the capacity and temperature sensitivity of respiration. *Plant, Cell and Environment*, 23: 15–26.
- Atkin, O. K., & Tjoelker, M. G. (2003).** Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science*, 8: 343–351.
- Aurand, R., Faurobert, M., Page, D., Maingonnat, J. F., Brunel, B., Causse, M., & Bertin, N. (2012).** Anatomical and biochemical trait network underlying genetic variations in tomato fruit texture. *Euphytica*, 187: 99–116
- Avissar, R., Avissar, P., Mahrer, Y., & Bravdo, B. A. (1985).** A model to simulate response of plant stomata to environmental conditions. *Agricultural and Forest Meteorology*, 34: 21–29.
- Balandier, P. (1992).** Etude dynamique de la croissance et du développement des bourgeons de quelques cultivars de pêcher cultivés à diverses altitudes sous le climat tropical de l'île de la Réunion. (Thèse de Doctorat, Université Blaise Pascal (Clermont Ferrand 2), France), 90.
- Beaubien, E. G., & Freeland, H. J. (2000).** Spring phenology trends in Alberta, Canada: links to ocean temperature. *International Journal of Biometeorology*, 44: 53–59.
- Bécel, C. (2010).** Croissance racinaire en verger de pêchers - Influence de la disponibilité en assimilats carbonés et des contraintes du sol. (Thèse de Doctorat, SIBAGHE, Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosociences, Environnement, Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, France), 143.
- Bellia, S. (2003).** Les impacts du réchauffement climatique sur la production de blé en Beauce. In: *Méditerranée*, 100: 103–108.
- Bénard, C. (2009).** Etude de l'impact de la nutrition azotée et des conditions de cultures sur le contenu en polyphénols chez la tomate. (Thèse de Doctorat, INRA, Agronomie et Environnement Ecole doctorale RP2E, Université de Nancy, France), 261.
- Benlloch -González, M., Quintero, J. M., Suarez, M. P., Sánchez-Lucas, R., Fernández-Escobar, R., & Benlloch, M. E. (2016).** Effect of moderate high temperature on the vegetative growth and potassium allocation in olive plants. *Journal of Plant Physiology*, 207: 22-29.

- Ben Mimoun, M. (1998).** Vers la maîtrise de la variabilité au sein de l'arbre: étude et modélisation de la croissance des pêches (*Prunus persica*) à l'échelle du rameau. (Thèse de Doctorat, INA-PG, Paris Grignon, France), 98.
- Ben Mimoun, M., & DeJong, T. M. (1999).** Using the relation between growing degree hours and harvest date to estimate run-times for peach: A tree growth and yield simulation model. *Acta Horticulturae*, 499: 107–114.
- Bergh, O. (1989).** Effect of temperature during the first 42 days following full bloom on apple fruit growth and size at harvest. *South African Journal of Plant and Soil*, 7: 11-18.
- Bernacchi, C. J., Portis, A. R., Nakano, H., Caemmerer, S. V., & Long, S. P. (2002).** Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis in vivo. *American Society of Plant Biologists*, 130: 1992–1998.
- Berry, J., & Bjorkman, O. (1980).** Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 31: 491–543.
- Bertin, N., Gautier, H., & Roche, C. (2002).** Number of cells in tomato fruit depending on fruit position and source-sink balance during plant development. *Plant Growth Regulation*, 36: 105–112.
- Bertin, N. (2005).** Analysis of the tomato fruit growth response to temperature and plant fruit load in relation to cell division, cell expansion and DNA endoreduplication. *Annals of Botany*, 95: 439–447.
- Besancenot, J. P., & Thibaudon, M. (2012).** Changement climatique et pollinisation. *Revue des Maladies Respiratoires*, 29: 1238–1253.
- Blondeau, P., & Gravier, J. (1995).** Risques climatiques et arboriculture fruitière dans la Sarthe. In: *Norais*, 166: 363–379.
- Bohner, J., & Bangerth, F. (1988).** Effects of fruit set sequence and defoliation on cell number, cell size and hormone levels of tomato fruits (*Lycopersicon esculentum* Mill.) within a truss. *Plant Growth Regulation*, 7: 141–155.
- Bonhomme, M. (1998).** Physiologie des bourgeons végétatifs et floraux de pêcher dans deux situations thermiques contrastées pendant la dormance : capacité de croissance, force de puits et répartition des glucides. (Thèse de Doctorat, Université Blaise Pascal (Clermont Ferrand 2), France), 114.
- Bonhomme, M., Rageau, R., & Gendraud, M. (2000).** ATP, ADP and NTP contents in vegetative and floral peach buds during winter: are they useful for characterizing the type of dormancy. In: *Dormancy in Plants*, 245–257.
- Bonhomme, M., Rageau, R., & Lacoite, A. (2010).** Optimization of endodormancy release models using series of endodormancy release data collected in France. *Acta Horticulturae*, 872: 51–60.
- Brodribb, T. J., Holbrook, N. M., Edwards, E. J., & Gutiérrez, M. V. (2003).** Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell and Environment*, 26: 443–450.
- Budde, C. O., Polenta, G., Lucangeli, C. D., & Murray, R. E. (2006).** Air and immersion heat treatments affect ethylene production and organoleptic quality of "Dixiland" peaches. *Postharvest Biology and Technology*, 41: 32–37.
- Busatto, N., Tadiello, A., Trainotti, L., & Costa, F. (2017).** Climacteric ripening of apple fruit is regulated by transcriptional circuits stimulated by cross-talks between ethylene and auxin. *Plant Signaling & Behavior*, 12: e1268312.
- Cannell, M. G. R., & Smith, R. I. (1983).** Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *Journal of Applied Ecology*, 20: 951–963.
- Cannell, M. G. R., & Smith, R. I. (1986).** Climatic warming, spring budburst and frost damage on trees. *Journal of Applied Ecology*, 23: 177–191.

- Cao, W., & Moss, D. N. (1989).** Temperature effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Science*, 29: 1018–1021.
- Carraut, A. (1968).** Contribution à l'étude de la levée de dormance des bourgeons à fleurs de l'abricotier. *Acta Horticulturae*, 11: 479-434.
- Champagnat, M., Payan, P. E., Barnola, P., Laverenne, S., & Bertholon. C. (1986).** La croissance rythmique de jeunes chênes pédonculés cultivés en conditions contrôlées et uniformes. In *Naturalia Monspelienisia, Colloque International sur l'Arbre*, 279–302 and 303–337.
- Charrier, G. (2011).** Mécanismes et modélisation de l'acclimatation au gel des arbres: application au noyer *Juglans regia* L. (Thèse de Doctorat, Université Blaise Pascal (Clermont Ferrand 2), France), 216.
- Chevet, J. M., & Soyer, J. P. (2006).** Phénologie et climat dans le Haut-Médoc (1800-2005). Vine phenology and climate in Bordeaux, since the beginning of the XIXth century. *VIe Congrès International des Terroirs Viticoles*, 46–51.
- Chmielewski, F. M., & Rötzer, T. (2001).** Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 108: 101–112.
- Chmielewski, F. M., Müller, A., & Bruns, E. (2004).** Climate changes and trends in phenology of fruit trees and field crops in Germany, 1961–2000. *Agricultural and Forest Meteorology*, 121: 69-78.
- Chuine, I., de Cortazar Aauri, I. G., Kramer, K., & Hänninen, H. (2013).** Plant development models. In: *Phenology: An Integrative Environmental Science*, 275–293.
- Chuine, I., Bonhomme, M., Legave, J. M., de Cortazar-Aauri, I. G., Charrier, G., Lacoite, A., & Améglio, T. (2016).** Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? The unrevealed hurdle of endodormancy break. *Global Change Biology*, 22: 3444–3460.
- Citadin, I., Raseira, M. C. B., Herter, F. G., & Da Silva, J. B. (2001).** Heat requirement for blooming and leafing in peach. *HortScience*, 36: 305–307.
- Cochard, H., & Granier, A. (1999).** Fonctionnement Hydrique des arbres forestiers. *Rev.For.Fr.LI*, 2: 121-134.
- Cooke, J. E. K., Eriksson, M. E., & Junttila, O. (2012).** The dynamic nature of bud dormancy in trees: Environmental control and molecular mechanisms. *Plant, Cell and Environment*, 35: 1707–1728.
- Crews, C. E., Williams, S. L., & Vines, H. M. (1975).** Characteristics of photosynthesis in peach leaves. *Planta*, 126: 97-104.
- Crisostol, C. H., Garner, D., Doyle, J., & Day, K. R. (1993).** Relationship between fruit respiration, bruising susceptibility, and temperature in sweet cherries. *Hortscience*, 28: 132–135.
- Crisosto, C. H., & Costa, G. (2008).** Preharvest factors affecting peach quality. *The Peach: Botany, Production and Uses*, 20: 536–549.
- Dambreville, A. (2013).** Croissance et développement du manguier (*Mangifera indica* L.) in natura: approche expérimentale et modélisation de l'influence d'un facteur exogène, la température, et de facteurs endogènes architecturaux. *Vegetal Biology*. (Thèse de Doctorat, Sciences et Techniques du Languedoc, Université Montpellier II, France), 182.
- Dambreville, A., Lauri, P. E., Trottier, C., Guédon, Y., & Normand, F. (2013).** Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. *Journal of Experimental Botany*, 64: 2467–2480.
- Darnell, R. L., Cruz-Huerta, N., & Williamson, J. G. (2012).** Night temperature and source–sink effects on overall growth, cell number and cell size in bell pepper ovaries. *Annals of Botany*, 110: 987-994.
- Davidson, A. M. (2006).** Understanding the regulatory effects of temperature, water, shoot type, and carbon availability on the phyllochron of *Prunus persica*. *Horticulture and Agronomy*, 1-13.

- Davidson, A., Da Silva, D., Quintana, B., & DeJong, T. M. (2015).** The phyllochron of *Prunus persica* shoots is relatively constant under controlled growth conditions but seasonally increases in the field in ways unrelated to patterns of temperature or radiation. *Scientia Horticulturae*, 184: 106–113.
- Day, K., Lopez, G., & Dejong, T. (2008).** Using growing degree hours accumulated thirty days after bloom to predict peach and nectarine harvest date. *Acta Horticulturae*, 803: 163–166.
- De Koning, A. N. M. (1994).** Development and dry matter distribution in glasshouse tomato: a quantitative approach. (PhD, Thesis, Wageningen Agricultural, University The Netherlands), 240.
- De Souza, A. P., Leonel, S., & Da Silva, e. A. C. (2011).** Basal temperature and thermal sum in phenological phases of nectarine and peach cultivars. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 46: 1588–1596.
- DeJong, T. M., & Moing, A. (2008).** Carbon assimilation, partitioning and budget modelling. In: Layne DR, Bassi D (eds). *The Peach: Botany, Production and Uses*, 1. CABI, 244–263.
- Desnoues, E., Gibon, Y., Baldazzi, V., Signoret, V., Génard, M., & Quilot-Turion, B. (2014).** Profiling sugar metabolism during fruit development in a peach progeny with different fructose-to-glucose ratios. *BMC Plant Biology*, 14: 12–14.
- Donnelly, A., Salamin, N., & Jones, M. B. (2006).** Changes in tree phenology: An indicator of spring warming in Ireland? *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, 106: 1–8.
- Dumas, Y., Dadomo, M., Di Lucca, G., & Grolier, P. (2003).** Effects of environmental factors and agricultural techniques on antioxidant content of tomatoes. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 83: 369–382.
- Easterling, W., & Apps, M. (2005).** Assessing the consequences of climate change for food and forest resources: A view from the IPCC. *Climatic Change*, 70: 165–189.
- Eggers, L., Cadenazzi, M., & Boldrini, I. I. (2004).** Phyllochron of *Paspalum notatum* FL. and *Coelorhachis selleana* (HACK.) Camus in natural pasture. *Scientia Agricola*, 61: 353–357.
- Eloumi, O., Ghrab, M., Kessentini, H., & Ben Mimoun, M. (2013).** Chilling accumulation effects on performance of pistachio trees cv. Mateur in dry and warm area climate. *Scientia Horticulturae*, 159: 80–87.
- El-shafi, M. A. A., & El-Mohsen, A. A. A. (2013).** Predicting the effect of temperature on leaf appearance in seven spring bread wheat genotypes. *World Essays Journal*, 1: 137–141.
- Erez, A., Yablowitz, Z., Korcinski, R., & Zilberstaine, M. (2000).** Greenhouse-growing of stone fruits: effect of temperature on competing sinks. *Acta Horticulturae*, 513: 417–426.
- Escobedo, J., & Crabbé, J. (1989).** Correlative control of early stages of flower bud initiation in 'bourse' shoots of apple (*Malus x domestica* Borkh cv Golden Delicious). *Annales des sciences forestières*, 46: 44–46.
- Etienne, A., Génard, M., Lobit, P., Mbéguié-A-Mbéguié, D., & Bugaud, C. (2013).** What controls fleshy fruit acidity? A review of malate and citrate accumulation in fruit cells. *Journal of Experimental Botany*, 64: 1451–1469.
- Etienne, A., Génard, M., & Lobit, P. (2014).** Modeling the vacuolar storage of malate shed lights on pre- and post-harvest fruit acidity. *BMC Plant Biology*, 14, 310.
- Etienne, A., Génard, M., & Bugaud, C. (2015).** A process-based model of TCA cycle functioning to analyze citrate accumulation in pre- and post-harvest fruits. *PLOS ONE*, 10, e0126777.
- Famiani, F., Baldicchi, A., Farinelli, D., Cruz-Castillo, J. G., Marocchi, F., Mastroleo, M., Moscatello, S., Proietti, S., & Battistelli, A. (2012).** Yield affects qualitative kiwifruit characteristics and dry matter content may be an indicator of both quality and storability. *Scientia Horticulturae*, 146: 124–130.
- Farquhar, G. D., von Caemmerer, S., Berry, J. A. (1980).** A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149: 78–90.

- Fishman, S., & Génard, M. (1998).** A biophysical model of fruit growth: simulation of seasonal and diurnal dynamics of mass. *Plant, Cell & Environment*, 21: 739–752.
- Fleisher, D. H., Shillito, R. M., Timlin, D. J., Kim, S. H., & Reddy, V. R. (2006).** Approaches to modeling potato leaf appearance rate. *Agronomy Journal*, 98: 522–528.
- Fournier, D. (1994).** Analyse et modélisation des processus de croissance et développement qui contribuent aux performances agronomiques du pêcher (*Prunus persica* L. Batsch). (Thèse de Doctorat, ENSA, Université Montpellier, France), 103.
- Ganeshiah, K. N., & Uma Shaanker, R. (1994).** Seed and fruit abortion as a process of self organization among developing sinks. *Physiologia Plantarum*, 9: 81-89.
- Garg, N., & Cheema, D. S. (2011).** Assessment of fruit quality attributes of tomato hybrids involving ripening mutants under high temperature conditions. *Scientia Horticulturae*, 131: 29–38.
- Garnier, E., & Berger, A. (1985).** Testing water potential in peach-trees as an indicator of water-stress. *Journal of Horticultural Science*, 60: 47-56.
- Gate, P. (2008).** Le blé et le changement climatique : impacts et perspectives. *Le Sélectionneur Français*, 58-59: 15–30.
- Gate, P., Brisson, N., & Gouache, D. (2010).** Les causes du plafonnement du rendement du blé en France : d’abord une origine climatique. *Académie d’Agriculture de France*, 1–9.
- Gautier, H., Rocci, A., Buret, M., Grasselly, D., & Causse, M. (2005).** Fruit load or fruit position alters response to temperature and subsequently cherry tomato quality. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 85: 1009-1016.
- Gautier, H., Diakou-Verdin, V., Bénard, C., Reich, M., Buret, M., Bourgaud, F., Poëssel, J. L., Caris-Veyrat, C., & Génard, M. (2008).** How does tomato quality (sugar, acid, and nutritional quality) vary with ripening stage, temperature, and irradiance? *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56: 1241–1250.
- Gautier, H., Massot, C., Stevens, R., Serino, S., & Génard, M. (2009).** Regulation of tomato fruit ascorbate content is more highly dependent on fruit irradiance than leaf irradiance. *Annals of Botany*, 103: 495-504.
- Geigenberger, P., Geiger, M., & Stitt, M. (1998).** High-temperature perturbation of starch synthesis is attributable to inhibition of ADP-Glucose Pyrophosphorylase by decreased levels of Glycerate-3-Phosphate in growing potato tubers. *Plant Physiol*, 117: 1307–1316.
- Génard, M., Bruchou, C., & Souty, M. (1991).** Variabilité de la croissance et de la qualité chez la pêche (*Prunus persica* L Batsch) et liaison entre croissance et qualité. *Agronomie*, 11: 829-845.
- Génard, M., & Souty, M. (1996).** Modeling the peach sugar contents in relation to fruit growth. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 121: 1122–1131.
- Génard, M., Lescourret, F., Gomez, L., & Habib, R. (2003).** Changes in fruit sugar concentrations in response to assimilate supply, metabolism and dilution: a modeling approach applied to peach fruit (*Prunus persica*). *Tree Physiology*, 23: 373–385.
- Génard, M., Robin, C., Gautier, H., Massot, C., Bénard, C., Larbat, R., Bertin, N., Le Bot, J., Adamowicz, S., & Bourgaud, F. (2010).** Elaboration de la qualité du fruit : composition en métabolites primaires et secondaires. *Innovations Agronomiques*, 9: 47-57.
- Gest, N., Gautier, H., & Stevens, R. (2013).** Ascorbate as seen through plant evolution: the rise of a successful molecule? *Journal of Experimental Botany*, 64: 33-53.
- Gibelin, A. L., Dubuisson, B., Corre, L., Deaux, N., Jourdain, S., Laval, L., Piquemal, J. M., Mestre, O., Dennetière, D., Desmidt, S., & Tamburini, A. (2014).** Evolution de la température en France depuis les années 1950: Constitution d’un nouveau jeu de séries homogénéisées de référence. *La Météorologie*, 87: 45-53.

- Gibert, C., Lescourret, F., Génard, M., Vercambre, G., & Pastor, A. P. (2005).** Modelling the effect of fruit growth on surface conductance to water vapour diffusion. *Annals of Botany*, 95: 673-683.
- Gibson, L. R., & Mullen, R. E. (1996).** Influence of day and night temperature on soybean seed yield. *Crop Science*, 36: 98-104.
- Gomez, L., Rubio, E., & Auge, M. (2002).** A new procedure for extraction and measurement of soluble sugars in ligneous. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 82: 360-369.
- Gomez, L., Rubio, E., & Lescourret, F. (2003).** Critical study of a procedure for the assay of starch in ligneous plants. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 83: 1114-1123.
- Grab, S., & Craparo, A. (2011).** Advance of apple and pear tree full bloom dates in response to climate change in the southwestern Cape, South Africa: 1973-2009. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151: 406-413.
- Greer, D. H., & Weedon, M. M. (2016).** Establishing the temperature dependency of vegetative and reproductive growth processes and their threshold temperatures of vineyard-grown *Vitis vinifera* cv. Semillon vines across the growing season. *Functional Plant Biology*, 43: 986-1001.
- Guardiola, J. L. (1997).** Overview of flower bud induction, flowering and fruit set, 5-2.
- Guédon, Y., & Legave, J. M. (2008).** Analyzing the time-course variation of apple and pear tree dates of flowering stages in the global warming context. *Ecological Modelling*, 219: 189-199.
- Haldimann, P., & Feller, U. (2004).** Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural conditions closely correlates with a reversible heat-dependent reduction of the activation state of ribulose-1.5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant, Cell and Environment*, 27: 1169-1183.
- Hancock, R. D., McRae, D., Haupt, S., & Viola, R. (2003).** Synthesis of L-ascorbic acid in the phloem. *BMC Plant Biology*, 3: 1-13.
- Hänninen, H., & Tanino, K. (2011).** Tree seasonality in a warming climate. *Trends in Plant Science*, 16: 412-416.
- Hanson, J., & Smeekens, S. (2009).** Sugar perception and signaling -- an update. *Current Opinion in Plant Biology*, 12: 562-567.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., & Fujita, M. (2013).** Extreme temperature responses, oxidative stress and antioxidant defense in plants. *Abiotic Stress - Plant Responses and Applications in Agriculture*, 169-205.
- Havaux, M. (1992).** Stress tolerance of photosystem II in vivo. Antagonistic effects of water, heat, and photoinhibition stresses. *Plant Physiology*, 100: 424-432.
- Hedhly, A., Hormaza, J. I., & Herrero, M. (2009).** Global warming and sexual plant reproduction. *Trends in Plant Science*, 14: 30-36.
- Heide, O. M. (1974).** Growth and dormancy in Norway spruce ecotypes (*Picea abies*) I. interaction of photoperiod and temperature. *Physiological Plant*, 30: 1-12.
- Heide, O. M. (2003).** High autumn temperature delays spring bud burst in boreal trees, counterbalancing the effect of climatic warming. *Tree Physiology*, 23: 931-936.
- Hilaire, C., Mathieu, V., & Jannot, I. (2002).** Chute des bourgeons floraux du pêcher. Le froid n'était pas au rendez-vous. *Infos- Ctifl (Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes)*, 178: 37-40.
- Hopkirk, G., Snelgar, W. P., Horne, S. F., & Manson, P. J. (1989).** Effect of increased preharvest temperature on fruit quality of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). *Horticultural Science*, 64: 227-37.
- Hozain, M. I., Salvucci, M. E., Fokar, M., & Holaday, A. S. (2009).** The differential response of photosynthesis to high temperature for a boreal and temperate *Populus* species relates to differences in Rubisco activation and Rubisco activase properties. *Tree Physiology*, 30: 32-44.

- Hribar, J., & Vidrih, R. (2012).** Impacts of climate change on fruit physiology and quality. *Proceedings. 50th Croatian and 10th International Symposium on Agriculture. Opatija. Croatia*, 42–45.
- Hsiao, T. C. (1973).** Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Biology*, 24: 519–570.
- Hu, J., Yang, Q. Y., Huang, W., Zhang, S. B., & Hu, H. (2014).** Effects of temperature on leaf hydraulic architecture of tobacco plants. *Planta*, 240: 489–496.
- Huet, R. (1958).** La composition chimique de l'ananas. *Fruits*, 13: 183-197.
- Huguet, J. G., & Génard, M. (1995).** Effets d'une contrainte hydrique sur le flux pédonculaire massique et la croissance de la pêche. *Agronomie*, 15: 97-107.
- Hummel, I., Pantin, F., Sulpice, R., Piques, M., Rolland, G., Dauzat, M., Christophe, A., Pervent, M., Bouteillé, M., Stitt, M., Gibon, Y., & Muller, B. (2010).** Arabidopsis plants acclimate to water deficit at low cost through changes of carbon usage: an integrated perspective using growth, metabolite, enzyme, and gene expression analysis. *Plant Physiology*, 154: 357–372.
- Hüve, K., Bichele, I., Ivanova, H., Keerberg, O., Pärnik, T., Rasulov, B., Tobias, M., & Niinemets, Ü. (2012).** Temperature responses of dark respiration in relation to leaf sugar concentration. *Physiologia Plantarum*, 144: 320–334.
- Infante, R., Contador, L., Rubio, P., Aros, D., & Peña-Neira, A. (2011).** Postharvest sensory and phenolic characterization of “elegant lady” and “carson” peaches. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 71: 445–451.
- Ivanova, V., Vojnoski, B., & Stefova, M. (2012).** Effect of winemaking treatment and wine aging on phenolic content in Vranec wines. *Journal of Food Science and Technology-Mysore*, 49: 161-172.
- Jackson, D. L., & Sweet, O. B. (1972).** Flower initiation in temperate woody plants: A review based largely on the literature of conifers and deciduous fruit trees. *Horticultural Abstracts*, 42: 9–24.
- Jame, Y. W., Cutforth, H. W., & Ritchie, J. T. (1999).** Temperature response function for leaf appearance rate in wheat and corn. *Canadian Journal of Plant Science*, 79: 1–10.
- Jarvis, P. G. (1976).** The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273: 593-610.
- Jimenez, A., Creissen, G., Kular, B., Firmin, J., Robinson, S., Verhoeyen, M., & Mullineaux, P. (2002).** Changes in oxidative processes and components of the antioxidant system during tomato fruit ripening. *Planta*, 214: 751–758.
- Johnson, F. H., Eyring, H., & Williams, R. W. (1942).** The nature of enzyme inhibitions in bacterial luminescence: Sulfanilamide, urethane, temperature and pressure. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, 20: 247–268.
- Kadir, S., Sidhu, G., & Al-Khatib, K. (2006).** Strawberry (*Fragaria xananassa* Duch.) growth and productivity as affected by temperature. *HortScience*, 41: 1423–1430.
- Kano, Y. (2006).** Effect of heating fruit on cell size and sugar accumulation in melon fruit (*Cucumis melo* L.). *Hortscience*, 41: 1431–1434.
- Kervella, J., Pagès, L., & Génard, M. (1995).** Genotypic differences in the leaf emergence rate of young peach trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 120: 278–282.
- Kervella, J., Pagès, L., & Génard, M. (1995).** Growth context and fate of axillary meristems of young peach trees. Influence of parent shoot growth characteristics and of emergence date. *Annals of Botany*, 76: 559–567.
- Klein, J. D., & Lurie, S. (1990).** Prestorage heat treatment as a means of improving poststorage quality of apples. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 115: 265–269.
- Klein, J. D., & Lurie, S. (1992).** Heat treatments for improved postharvest quality of horticultural crops. *HortTechnology*, 2: 316-320.

- Koutinas, N., Pepelyankov, G., & Lichev, V. (2010).** Flower induction and flower bud development in apple and sweet cherry. *Biotechnology and Biotechnological Equipment*, 24: 1549-1558.
- Kozai, N., Beppu, K., Mochioka, R., Boonprakob, U., Subhadrabandhu, S., & Kataoka, I. (2004).** Adverse effects of high temperature on the development of reproductive organs in "Hakuho" peach tree. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 79: 533-537.
- Kumar, M., Ravat, V., Rawat, J. M. S., & Tomar, Y. K. (2010).** Effect of pruning intensity on peach yield and fruit quality. *Scientia Horticulturae*, 125: 218-221.
- Kumar, K., Rashid, R., Bhat, J. A., & Bhat, Z. A. (2011).** Effects of high temperature on fruit crops. *Elixir International Journal*, 39: 4745-4747.
- Lafta, A. M., & Lorenzen, J. H. (1995).** Effect of high temperature on plant growth and carbohydrate metabolism in potato. *Plant Physiology*, 109: 637-643.
- Lakatos, L., Biniak-Pieróg, M., & Żyromski, A. (2012).** Effect of night and day temperature on the cover colour and quality parameters of apple. *Journal of Water and Land Development*, 16: 23-28.
- Lakso, A. N. (1994).** Apple. In: Schaffer B. and Andersen P. C. (eds) *Handbook of environmental physiology of fruit crops, Volume I: Temperate crops*. University of Florida: CRC Press Inc, 3-35.
- Law, R. D., & Crafts-Brandner, S. J. (1999).** Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of ribulose-1.5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant Physiology*, 120: 173-181.
- Ledesma, N. A., Nakata, M., & Sugiyama, N. (2008).** Effect of high temperature stress on the reproductive growth of strawberry cvs. "Nyoho" and "Toyonoka". *Scientia Horticulturae*, 116: 186-193.
- Legave, J. M. (2007).** Les impacts du réchauffement global sur la phénologie des arbres fruitiers et de la vigne: quelles conséquences agronomiques? *Journées Techniques Fruits & Légumes Biologiques*, Caen, 4-5: 59-66.
- Legave, J. M., Farrera, I., Almeras, T., & Calleja, M. (2008).** Selecting models of apple flowering time and understandin how global warming has had an impact on this trait. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 83: 76-84.
- Legave, J. M. (2009).** Comment faire face aux changements climatiques en arboriculture fruitière? *Innovations Agronomiques*, 7: 165-177.
- Lescourret, F., Inizan, O., & Génard, M. (1999).** Analyse de l'étalement temporel de la floraison et influence sur la variabilité intra-arbre de la chute et de la croissance précoce des pêches. *Canadian Journal of Plant Science*, 129-136.
- Lescourret, F., Génard, M., Habib, R., & Fishman, S. (2001).** Variation in surface conductance to water vapor diffusion in peach fruit and its effects on fruit growth assessed by a simulation model. *Tree Physiology*, 21: 735-741.
- Lescourret, F., & Génard, M. (2005).** A virtual peach fruit model simulating changes in fruit quality during the final stage of fruit growth. *Tree Physiology*, 25: 1303-1315.
- Lescourret, F., Moitrier, N., Valsesia, P., & Génard, M. (2011).** QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality . I. Model development. *Trees*, 25: 519-530.
- Lester, G. E. (2006).** Environmental regulation of human health nutrients (Ascorbic Acid, β - Carotene, and Folic Acid) in fruits and vegetables. *HortScience*, 41: 59-64.
- Levrault, F., Bancal, M., Gate, P., Brisson, N., Durand, J., Frédéric, B., & Graux, A. (2007-2010).** Changement climatique, agriculture et forêt en France: simulations d'impacts sur les principales espèces. *Le Livre Vert du Projet CLIMATOR (2007-2010)*, ADEME, 140-244.
- Li, W. D., Duan, W., Fan, P. G., Yan, S. T., & Li, S. H. (2007).** Photosynthesis in response to sink - source activity and in relation to end products and activities of metabolic enzymes in peach trees. *Tree Physiology*, 27: 1307-1318.

- Li, Q. Y., Li, L., Niu, J. S., & Yin, J. (2012). Temperature impacts on wheat growth and yield in the North China Plain. *African Journal of Biotechnology*, 11: 8992–9000.
- Li, M., Ma, F., Shang, P., Zhang, M., Hou, C., & Liang, D. (2009). Influence of light on ascorbate formation and metabolism in apple fruits. *Planta*, 230: 39-51.
- Lin-Wang, K., Micheletti, D., Palmer, J., Volz, R., Lozano, L., Espley, R., Hellens, R. P., Chagne, D., Rowan, D. D., Troggo, M., Iglesias, I., & Allan, A. C. (2011). High temperature reduces apple fruit colour via modulation of the anthocyanin regulatory complex. *Plant, Cell and Environment*, 34: 1167-1190.
- Lobit, P., Soing, P., Génard, M., & Habib, R. (2001). Effects of timing of nitrogen fertilization on shoot development in peach (*Prunus persica*) trees. *Tree Physiology*, 20: 35–42.
- Lobit, P., Génard, M., Wu, B. H., Soing, P., & Habib, R. (2003). Modelling citrate metabolism in fruits: responses to growth and temperature. *Journal of Experimental Botany*, 54: 2489–2501.
- Lobit, P., Génard, M., Soing, P., & Habib, R. (2006). Modelling malic acid accumulation in fruits: relationships with organic acids, potassium, and temperature. *Journal of Experimental Botany*, 57: 1471-1483.
- Lohraseb, I., Collins, N. C., & Parent, B. (2017). Diverging temperature responses of CO₂ assimilation and plant development explain the overall effect of temperature on biomass accumulation in wheat leaves and grains. *AOB Plants*, 9: plw092.
- Lombardo, V. A., Osorio, S., Borsani, J., Lauxmann, M. A., Bustamante, C. A., Budde, C. O., Andreo, C. S., Lara, M. V., Fernie, A. R., & Drincovich, M. F. (2011). Metabolic profiling during peach fruit development and ripening reveals the metabolic networks that underpin each developmental stage. *Plant Physiology*, 157: 1696–1710.
- Lopez, G., & Dejong, T. M. (2007). Spring temperatures have a major effect on early stages of peach fruit growth. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 82: 507–512.
- Lopez, G., Johnson, R. S., & DeJong, T. M. (2007). High spring temperatures decrease peach fruit size. *California Agriculture*, 61: 31–34.
- Machado, S., & Paulsen, G. M. (2001). Combined effects of drought and high temperature on water relations of wheat and sorghum. *Plant and Soil*, 233: 179–187.
- Mäkelä, A., Pulkkinen, M., Kolari, P., Lagergren, F., Berbigier, P., Lindroth, A., Loustau, D., Nikinmaa, E., Vesala, T., & Hari, P. (2008). Developing an empirical model of stand GPP with the LUE approach: analysis of eddy covariance data at five contrasting conifer sites in Europe. *Global Change Biology*, 14: 92–108.
- Marcelis, L. F. M., & Hofmaneijer-Eijer, L. R. B. (1993). Effect of temperature on the growth of individual cucumber fruits. *Physiologia Plantarum*, 87: 321–328.
- Marra, F. P., Inglese, P., Dejong, T. M., & Johnson, R. S. (2002). Thermal time requirement and harvest time forecast for peach cultivars with different fruit development periods. *Acta Horticulturae*, 592: 523–529.
- Marsh, K. B., Richardson, A. C., & Macrae, E. A. (1999). Early- and mid-season temperature effects on the growth and composition of satsuma mandarins. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 74: 443–451.
- Massot, C., Génard, M., Stevens, R., & Gautier, H. (2010). Fluctuations in sugar content are not determinant in explaining variations in vitamin C in tomato fruit. *Plant physiology and biochemistry: PPB / Societe Francaise de Physiologie Végétale*, 48: 751-757.
- Massot, C., Stevens, R., Génard, M., Longuenesse, J. J., & Gautier, H. (2012). Light affects ascorbate content and ascorbate-related gene expression in tomato leaves more than in fruits. *Planta*, 235: 153-163.
- Maton, L., Rinaudo, J. D., & Caballero, Y. (2010). Le changement climatique dans les Pyrénées Orientales : Impacts sur l'agriculture et stratégies d'adaptation. *Projet de Recherche VULCAIN (ANR-06VULN008)*, 1–13.

- Mauget, J. C., Guinard, J., Frizot, N., & Mege, R. (1983).** Etude de la levée de dormance et du débourrement des bourgeons de noyer (*Juglans regia* L., cv. "Franquette") soumis à des températures supérieures à 15 °C au cours de leur période de repos apparente. *Agronomie, EDP Sciences*, 3: 745-750.
- McMaster, G. S., & Wilhelm, W. (1997).** Growing degree days: one equation, two interpretations. *Agricultural and Forest Meteorology*, 87: 291-300.
- Medina, Y. (2008).** Influence de différents paillis de plastique sur le microclimat, l'activité photosynthétique, la productivité et la qualité des fruits de fraisiers (var. Seascape) cultivés sous grands tunnels. Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval dans le cadre du programme de maîtrise en biologie végétale, 55.
- Mehri, H., & Crabbé, J. (2002).** Processus de développement génératif chez le pommier cv Golden Delicious. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 6: 51-60.
- Mieda, T., Yabuta, Y., Rapolu, M., Motoki, T., Takeda, T., Yoshimura, K., Ishikawa, T., & Shigeoka, S. (2004).** Feedback inhibition of spinach l-galactose dehydrogenase by l-ascorbate. *Plant and Cell Physiology*, 45: 1271-1279.
- Mirás-Avalos, M. J., Egea, G., Nicolás, E., Génard, M., Vercambre, G., Moitrier, N., Valsesia, P., González-Real, M. M., Bussi, C., & Lescourret, F. (2011).** QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. II. Parameterisation for peach, analysis of growth-related processes and agronomic scenarios. *Trees-Structure and Function*, 25: 785-799.
- Moing, A., Svanella, L., Monet, R., Rothan, C., Just, D., Diakou, P., Gaudillère, J. P., & Rolin, D. (1998).** Organic acid metabolism during fruit development of two peach cultivars. *Acta Horticulturae*, 465: 425-430.
- Moing, A., Svanella, L., Gaudillère, M., Gaudillère, J. P., & Monet, R. (1999).** Organic acid concentration is little controlled by phosphoenolpyruvate carboxylase activity in peach fruit. *Australian Journal of Plant Physiology*, 26: 579-585.
- Morita, S., Shiratsuchi, H., Takanashi, J., & Fujita, K. (2004).** Effect of high temperature on grain ripening in rice plant. Analysis the effect on high night and high day temperatures applied to the panicle and other parts of the plant. *Japanese Journal of Crop Science*, 73: 77-83.
- Murata, N., Takahashi, S., Nishiyama, Y., & Allakhverdiev, S. I. (2007).** Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1767: 414-421.
- Murray, M. B., Cannell, M. G. R., & Smith, R. I. (1989).** Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. *Journal of Applied Ecology*, 26: 693-700.
- Nakamura, M., Makoto, K., & Tanaka, M. (2016).** Leaf flushing and shedding, bud and flower production, and stem elongation in tall birch trees subjected to increases in aboveground temperature. *Trees*, 30: 1535-1541.
- Nava, G. A., Dalmago, G. A., Bergamaschi, H., Paniz, R., dos Santos, R. P., & Marodin, G. A. B. (2009).** Effect of high temperatures in the pre-blooming and blooming periods on ovule formation, pollen grains and yield of "Granada" peach. *Scientia Horticulturae*, 122: 37-44.
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M. D., Richards, C. L., Valladares, F., & van Kleunen, M. (2010).** Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15: 684-692.
- Niezderholzer, F. (2014).** Managing heat stress at bloom in prunes. <http://www.growingproduce.com/fruits-nuts/stone-fruit/managing-heat-stress-at-bloom-in-prunes>
- Nishikawa, F., Kato, M., Hyodo, H., Ikoma, Y., Sugiura, M., & Yano, M. (2005).** Effect of sucrose on ascorbate level and expression of genes involved in the ascorbate biosynthesis and recycling pathway in harvested broccoli florets. *Journal of Experimental Botany*, 56: 65-72.
- Niu, S., Li, Z., Xia, J., Han, Y., Wu, M., & Wan, S. (2008).** Climatic warming changes plant photosynthesis and its temperature dependence in a temperate steppe of northern China. *Environmental and Experimental Botany*, 63: 91-101.

- Noctor, G., & Foyer, C. H. (1998).** Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 49: 249-279.
- Nxawe, S., Ndakidemi, P. A., & Laubscher, C. P. (2010).** Possible effects of regulating hydroponic water temperature on plant growth, accumulation of nutrients and other metabolites. *African Journal of Biotechnology*, 9: 9128-9134.
- Okello, R. C. O., de Visser, P. H. B., Heuvelink, E., Lammers, M., de Maagd, R. A., Struik, P. C., & Marcelis, L. F. M. (2015).** A multilevel analysis of fruit growth of two tomato cultivars in response to fruit temperature. *Physiologia Plantarum*, 153: 403-418.
- Olivier, F. C., & Annandale, J. G. (1998).** Thermal time requirements for the development of green pea (*Pisum sativum* L.). *Field Crops Research*, 56: 301-307.
- Ouzeau, G., Jouzel, J., Déqué, M., Jouini, M., Planton, S., & Vautard, R. (2014).** Le climat de la France au XXI^e siècle. Scénarios régionalisés : édition 2014 pour la métropole et les régions d'outre-mer, 4: 1-62.
- Pallardy, S. G. (1997).** *Physiology of Woody Plants: Edition 3*, Elsevier ed, 441.
- Parent, B., & Tardieu, F. (2014a).** Can current crop models be used in the phenotyping era for predicting the genetic variability of yield of plants subjected to drought or high temperature? *Journal of Experimental Botany*, 65: 6179-6189.
- Parent, B., & Tardieu, F. (2014b).** Temperature responses of developmental processes have not been affected by breeding in different ecological areas for 17 crop species. *New Phytologist*, 194: 760-774.
- Pastori, G. M., & Foyer, C. H. (2002).** Common components, networks, and pathways of cross-tolerance to stress. The central role of "redox" and abscisic acid-mediated controls. *Plant Physiology*, 129: 460-468.
- Paull, R. E., & Chen, N. J. (2000).** Heat treatment and fruit ripening. *Postharvest Biology and Technology*, 21: 21-37.
- Peltonen-Sainio, P., Jauhiainen, L., Trnka, M., Olesen, J. E., Calanca, P., Eckersten, H., Eitzinger, J., Gobin, A., Kersebaum, K. C., Kozyra, J., Kumar, S., Marta, A. D., Micale, F., Schaap, B., Seguin, B., Skjelvåg, A. O., & Orlandini, S. (2010).** Coincidence of variation in yield and climate in Europe. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 139: 483-489.
- Pérez-Pastor, A., Ruiz- Sánche, M., Domingo, R., & Torrecillas, A. (2004).** Growth and phenological stages of Búlida apricot trees in south-east Spain. *Agronomie*, 24: 93-100.
- Plénet, D., Simon, S., Vercambre, G., & Lescourret, F. (2010).** Systèmes de culture en arboriculture fruitière et qualité des fruits. *Innovations Agronomiques*, 9: 85-105.
- Prasanna, V., Prabha, T. N., & Tharanathan, R. N. (2007).** Fruit ripening phenomena - An Overview. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 47: 1-19.
- Prytz, G., Futsaether, C. M., & Johnsson, A. (2003).** Thermography studies of the spatial and temporal variability in stomatal conductance of *Avena* leaves during stable and oscillatory transpiration. *New Phytologist*, 158: 249-258.
- Quilot, B., Génard, M., & Kervella, J. (2004).** Leaf light-saturated photosynthesis for wild and cultivated peach genotypes and their hybrids: A simple mathematical modeling analysis. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 79: 546-553.
- Rahmati, M., Vercambre, G., Davarynejad, G., Bannayan, M., Azizi, M., & Génard, M. (2014).** Water scarcity conditions affect peach fruit size and polyphenol contents more severely than other fruit quality traits. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 95: 1055-1065.
- Rahmati, M., Davarynejad, G. H., Génard, M., Bannayan, M., Azizi, M., & Vercambre, G. (2015).** Peach water relations, gas exchange, growth and shoot mortality under water deficit in semi-arid weather conditions, *PLOS ONE*, 10, e0120246.
- Ramakrishna, A., & Ravishankar, G. A. (2011).** Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 6: 1720-1731.

- Rato, A. E., Nunes, C., Aguilheiro-Santos, A. C., Barroso, J. M., Riquelme, F., & Coimbra, M. A. (2012).** Influence of cell wall calcium content in fruit firmness during the ripening of plums (*Prunus domestica* L.). *Acta Horticulturae*, 934: 1047-1054.
- Rebeaud, S. G., Cotter, P. Y., Siegrist, J. P., & Christen, D. (2013).** Influence de la température et de l'atmosphère modifiée sur la qualité des abricots. *Revue suisse Viticulture, Arboriculture, Horticulture*, 45: 168-173.
- Ren, J., Chen, P., Dai, S. J., Li, P., Li, Q., Ji, K., Wang, Y. P., & Leng, P. (2011).** Role of abscisic acid and ethylene in sweet cherry fruit maturation: molecular aspects. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 39: 161-174.
- Reuther, W., Nauer, E. M., & Summers, L. (1969).** Effects of seasonal temperature regimes on development and maturation of citrus fruits, 63-71.
- Ribeiro, R. V., Machado, E. C., Machado, E. C., Espinoza-núñez, E., Ramos, R. A., & Machado, D. F. S. P. (2012).** Moderate warm temperature improves shoot growth, affects carbohydrate status and stimulates photosynthesis of sweet orange plants. *Brazilian Society of Plant Physiology*, 24: 37-46.
- Ricard, M. P. (2014).** Vérification de modèles phénologiques durant la dormance des bourgeons de pommier et analyse de l'expression de gènes possiblement reliés à la dormance. Mémoire Présenté Comme Exigence Partielle de La Maîtrise en Biologie, Université du Québec à Montréal, 96.
- Richardson, A. C., Marsh, K. B., & Macrae, E. A. (1997).** Temperature effects on satsuma mandarin fruit development. *Journal of Horticultural Science*, 72: 919-929.
- Richardson, A. C., Marsh, K. B., Boldingh, H. L., Pickering, A. H., Bulley, S. M., Frearson, N. J., Ferguson, A. R., Thornber, S. E., Bolitho, K. M., & Macrae, E. A. (2004).** High growing temperatures reduce fruit carbohydrate and vitamin C in kiwifruit. *Plant, Cell and Environment*, 27: 423-435.
- Rienth, M. (2014).** Réponse de la vigne (*Vitis vinifera* L.) aux stress environnementaux : Impact du régime thermique sur le développement du péricarpe. (Thèse de Doctorat, SupAgro, Université Montpellier, France), 297.
- Ripoll, J., Urban, L., Staudt, M., Lopez-lauri, F., Bidel, L. P. R., & Bertin, N. (2014).** Water shortage and quality of fleshy fruits — making the most of the unavoidable. *Journal of Experimental Botany*, 65: 4097-4117.
- Rivero, R. M., Ruiz, J. M., Garcia, P. C., Lopez-Lefebvre, R. L., Sánchez, E., & Romero, L. (2001).** Resistance to cold and heat stress: accumulation of phenolic compounds in tomato and watermelon plants. *Plant Science*, 160: 315-321.
- Rivero, R. M., Ruiz, J. M., & Romero, L. (2004).** Oxidative metabolism in tomato plants subjected to heat stress. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 79: 560-564.
- Rodrigo, J., & Herrero, M. (2002).** Effects of pre-blossom temperatures on flower development and fruit set in apricot. *Scientia Horticulturae*, 92: 125-135.
- Rosales, M. A., Cervilla, L. M., Ríos, J. J., Blasco, B., Sánchez-Rodríguez, E., Romero, L., & Ruiz, J. M. (2009).** Environmental conditions affect pectin solubilization in cherry tomato fruits grown in two experimental Mediterranean greenhouses. *Environmental and Experimental Botany*, 67: 320-327.
- Roussel, G. (2012).** Quelles sont les connaissances actuelles sur le changement climatique de l'échelle globale aux échelles régionales? Conseil Scientifique de l'Environnement de Bretagne, 198.
- Saha, S. R., Hossain, M. M., Rahman, M. M., Kuo, C. G., & Abdullah, S. (2010).** Effect of high temperature stress on the performance of twelve sweet pepper genotypes. *Bangladesh Journal of Agricultural Research*, 35: 525-534.
- Salazar-Gutierrez, M. R., Johnson, J., Chaves-Cordoba, B., & Hoogenboom, G. (2013).** Relationship of base temperature to development of winter wheat. *International Journal of Plant Production*, 7: 1735-8043.

- Saugier, B. (1983).** Aspects écologiques de la photosynthèse. Bulletin de La Société Botanique de France. Actualités Botaniques, 130: 113-128.
- Scholander, P. F., Hammel, H. T., Bradstreet, E. D., & Hemmingsen, E. A. (1965).** Sap pressure in vascular plants- negative hydrostatic pressure can be measured in plants. Science, 148: 339-346.
- Schrader, S. M., Wise, R. R., Wacholtz, W. F., Ort, D. R., & Sharkey, T. D. (2004).** Thylakoid membrane responses to moderately high leaf temperature in Pima cotton. Plant, Cell and Environment, 27: 725-735.
- Seguin, B. (2003).** Adaptation des systèmes de production agricole au changement climatique. Comptes Rendus Geoscience, 335: 569-575.
- Seguin, B., & Soussana, J. F. (2006).** Le réchauffement climatique (prédictions futures et observations récentes) en lien avec les émissions de GES. Fourrages, 186: 139-154.
- Seguin, B. (2007).** Le réchauffement climatique : impacts sur les agricultures européennes. Revista MultiCiência, 8: 108-121.
- Seguin, B. (2010).** Le changement climatique : conséquences pour les végétaux. Quaderni, 71: 27-40.
- Seymour, G. B., Taylor, J. E., & Tucker, G. A. (1993).** Biochemistry of fruit ripening. London: Chapman et Hall, 978-994.
- Sheriff, D. W. (1979).** Stomatal aperture and the sensing of the environment by guard cells. Plant, Cell and Environment, 2: 15-22.
- Smeekeens, S. (2000).** Sugar-induced signal transduction in plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 51: 49-81.
- Snelgar, W. P., Hall, A. J., Ferguson, A. R., & Blattmann, P. (2005a).** Temperature influences growth and maturation of fruit on "Hayward" kiwifruit vines. Functional Plant Biology, 32: 631-642.
- Snelgar, W. P., Minchin, P. E. H., & Blattmann, P. (2005b).** Altering growth and maturation of Actinidia chinensis 'Hort16A' fruit by heating individual berries. Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 80: 779-785
- Soing, P., & Mandrin, J. F. (1993).** Nutrition du pêcher: cinétique des consommations. Infos Ctifl (Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes), 92: 33-36.
- Soubeyroux, J. M., Schneider, M., & Ouzeau, G. (2015).** Recensement des vagues de chaleur en France à différentes échelles spatiales et évolution en contexte de changement climatique. XXVIIIe Colloque de l'Association Internationale de Climatologie, 615-620.
- Stalfelt, M. G. (1962).** The effect of temperature on opening of the stomatal cells. Physiologia Plantarum, 15: 772-779.
- Stevens, R., Buret, M., Garchery, C., Carretero, Y., & Causse, M. (2006).** Technique for rapid, small-scale analysis of vitamin C levels in fruit and application to a tomato mutant collection. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 54: 6159-6165.
- Sugiura, A., Zheng, G. H., & Yonemori, K. (1991).** Growth and ripening of persimmon fruit at controlled temperatures during growth stage III. Horticultural Science, 26: 574-576.
- Sugiura, T., Ogawa, H., Fukuda, N., & Moriguchi, T. (2013).** Changes in the taste and textural attributes of apples in response to climate change. Scientific Reports, 3: 1-7.
- Sweetman, C., Sadras, V. O., Hancock, R. D., Soole, K. L., & Ford, C. M. (2014).** Metabolic effects of elevated temperature on organic acid degradation in ripening Vitis vinifera fruit. Journal of Experimental Botany, 65: 5975-5988.
- Tamaoki, M., Mukai, F., Asai, N., Nakajima, N., Kubo, A., Aono, M., & Saji, H. (2003).** Light-controlled expression of a gene encoding L-galactono- gamma -lactone dehydrogenase which affects ascorbate pool size in Arabidopsis thaliana. Plant Science, 164: 1111-1117.
- Tang, Y., Wen, X., Lu, Q., Yang, Z., Cheng, Z., & Lu, C. (2007).** Heat stress induces an aggregation of the light-harvesting complex of photosystem II in spinach plants¹. Plant Physiology, 143: 629-638.

- Tardieu, F., Lafarge, T., & Simonneau, T. (1996).** Stomatal control by fed or endogenous xylem ABA in sunflower: interpretation of correlations between leaf water potential and stomatal conductance in anisohydric species. *Plant, Cell and Environment*, 19: 75–84.
- Teskey, R., Wertin, T., Bauweraerts, I., Ameye, M., McGuire, M. A., & Steppe, K. (2015).** Responses of tree species to heat waves and extreme heat events. *Plant, Cell and Environment*, 38: 1699–1712.
- Trasar-Cepeda, C., Gil-Sotres, F., & Leiros, M. C. (2007).** Thermodynamic parameters of enzymes in grassland soils from Galicia, NW Spain. *Soil Biology & Biochemistry*, 39: 311–319.
- Tromp, J. (1997).** Maturity of apple cv. Elstar as affected by temperature during a six-week period following bloom. *Journal of Horticultural Science*, 72: 811–819.
- Tsukaguchi, T., Kawamitsu, Y., Takeda, H., Suzuki, K., & Egawa, Y. (2003).** Water status of flower buds and leaves as affected by high temperature in heat-tolerant and heat-sensitive cultivars of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Production Science*, 6: 24–27.
- Vasseur, F., Violle, C., Enquist, B. J., Granier, C., & Vile, D. (2012).** A common genetic basis to the origin of the leaf economics spectrum and metabolic scaling allometry. *Ecology Letters*, 15: 1149–1157.
- Villalobos, F. J., & Ritchie, J. T. (1992).** The effect of temperature on leaf emergence rates of sunflower genotypes. *Field Crops Research*, 29: 37–46.
- Viti, R., Andreini, L., Ruiz, D., Egea, J., Bartolini, S., Iacona, C., & Campoy, J. A. (2010).** Effect of climatic conditions on the overcoming of dormancy in apricot flower buds in two Mediterranean areas: Murcia (Spain) and Tuscany (Italy). *Scientia Horticulturae*, 124: 217–224.
- Vizzotto, G., Pinton, R., Varanini, Z., & Costa, G. (1996).** Sucrose accumulation in developing peach fruit. *Physiologia Plantarum*, 96: 225–230.
- Vogel, M. (1975).** Croissance rythmique du cacaoyer. (Thèse de Doctorat, Université Paris-Sud Centre d'Orsay, France), 69.
- Wahid, A. (2007).** Physiological implications of metabolite biosynthesis for net assimilation and heat-stress tolerance of sugarcane (*Saccharum officinarum*) sprouts. *Journal of Plant Research*, 120: 219–228.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., & Foolad, M. R. (2007).** Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61: 199–223.
- Walcroft, A., Le Roux, X., Diaz-Espejo, A., Dones, N., & Sinoquet, H. (2002).** Effects of crown development on leaf irradiance, leaf morphology and photosynthetic capacity in a peach tree. *Tree Physiol*, 22: 929–938.
- Walker, A. J., & Ho, L. C. (1977).** Carbon translocation in the tomato: effects of fruit temperature on carbon metabolism the rate of translocation. *Annals of Botany*, 41: 825–832.
- Wang, S. Y., & Camp, M. J. (2000).** Temperatures after bloom affect plant growth and fruit quality of strawberry. *Scientia Horticulturae*, 85: 183–199.
- Warrington, I. J., Fulton, T. A., Halligan, E. A., & de Silva, H. N. (1999).** Apple fruit growth and maturity are affected by early season temperatures. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 124: 468–477.
- Weinbaum, S. A., Parfitt, D. E., & Polito, V. S. (1984).** Differential cold sensitivity of pollen grain germination in two *Prunus* species. *Euphytica*, 33: 419–426.
- Weiss, J. L., Castro, C. L., & Overpeck, J. T. (2009).** Distinguishing pronounced droughts in the southwestern United States: seasonality and effects of warmer temperatures. *Journal of Climate*, 22: 5918–5932.
- Wheeler, G. L., Jones, M. A., & Smirnoff, N. (1998).** The biosynthetic pathway of vitamin C in higher plants. *Nature (London)*, 393: 365–369.
- Willaume, M., & Pagès, L. (2006).** How periodic growth pattern and source/sink relations affect root growth in oak tree seedlings. *Journal of Experimental Botany*, 57: 815–26.

- Williams, A. P., Allen, C. D., Macalady, A. K., Griffin, D., Woodhouse, C. A., Meko, D. M., Swetnam, T. W., Rauscher, S. A., Seager, R., Grissino-Mayer, H. D., Dean, J. S., Cook, E. R., Gangodagamage, C., Cai, M., & Mcdowell, N. G. (2013).** Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change*, 3: 292–297.
- Williamson, J. G., & Coston, D. C. (1989).** The relationship among root growth, shoot growth, and fruit growth of peach. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 114: 180–183.
- Wilson, C. C. (1947).** The effect of some environmental factors on the movements of guard cells. *Plant physiol*, 23: 5-37.
- Winkel, T., & Rambal, S. (1990).** Stomatal conductance of some grapevines growing in the field under a Mediterranean environment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 51: 107–121.
- Winkler, A. J. (1948).** Maturity tests for table Grapes. The relation of heat summation to time of maturing and palatability. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, 51: 295-298.
- Wolf, S., Marani, A., & Rudich, J. (1991).** Effect of temperature on carbohydrate metabolism in potato plants. *Journal of Experimental Botany*, 42: 619–625.
- Wu, B. H., Génard, M., Lobit, P., Longuenesse, J. J., Lescourret, F., Habib, R., & Li, S. H. (2007).** Analysis of citrate accumulation during peach fruit development via a model approach. *Journal of Experimental Botany*, 58: 2583–2594.
- Xu, Q., & Huang, B. (2000).** Effects of differential air and soil temperature on carbohydrate metabolism in Creeping Bentgrass. *Crop Science*, 40: 1368–1374.
- Xue, Q., Weiss, A., & Baenziger, P. S. (2004).** Predicting leaf appearance in field-grown winter wheat: evaluating linear and non-linear models. *Ecological Modelling*, 175: 261–270.
- Yabuta, Y., Mieda, T., Rapolu, M., Nakamura, A., Motoki, T., Maruta, T., Yoshimura, K., Ishikawa, T., & Shigeoka, S. (2007).** Light regulation of ascorbate biosynthesis is dependent on the photosynthetic electron transport chain but independent of sugars in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 58: 2661-2671.
- Yamasaki, T., Yamakawa, T., Yamane, Y., Koike, H., Satoh, K., & Katoh, S. (2002).** Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in winter wheat. *Plant Physiology*, 128: 1087–1097.
- Yamori, W., Hikosaka, K., & Way, D. A. (2014).** Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: Temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis Research*, 119: 101–117.
- Yoshioka, M., Uchida, S., Mori, H., Komayama, K., Ohira, S., Morita, N., Nakanishi, T., & Yamamoto, Y. (2006).** Quality control of photosystem II cleavage of reaction center D1 protein in spinach thylakoids by FtsH protease under moderate heat stress. *Journal of Biological Chemistry*, 281: 21660–21669.
- Zhu, L. H., Borsboom, O., & Tromp, J. (1997).** Effect of temperature on flower-bud formation in apple including some morphological aspects. *Scientia Horticulturae*, 70: 1-8.

Abstract

The latest IPCC report clearly confirms the climate projections for increasing temperatures and their variability at the end of the 21st century. The effects of climate changes in fruit yield and quality have been studied in a project funded by INRA (project CAQ40, Metaprogramme ACCAF). Experiments carried out on potted peaches placed in different climates (control, +2 ° C and + 5 ° C), allowed the identification of the processes (phenology, development, growth, photosynthesis, metabolism) most sensitive to rising temperatures and their consequences on the development and composition of fruits and the sustainability of production.

Higher temperature has increased the demand for water, leading to a decrease in the water potential of the trees, which may have led to a concentration of the compounds of interest in the fruit. The reduction of leaf photosynthesis under high temperature conditions was related to the inhibition of photosynthesis by high temperatures and stomatal control related to water status. After flowering, the rise in temperature accelerates the vegetative growth, triggering a more rapid establishment of leaf area. This early vegetative growth resulted in: (i) very rapid dynamics of elongation of the axes in long shoot (ii) a more pronounced apical dominance, (iii) a decrease in the axillary axial branching. In contrast the later heat treatment had an adverse effect on the initiation and differentiation of floral buds reducing the production potential in the following year.

In addition, the increase in temperature after flowering resulted in a marked shortening of the fruit growth period, with an expected harvest date almost 3 weeks earlier. This shortening of fruit growth duration has led to a decrease in the flow of carbon entering the fruit, penalizing its growth and quality. The very different climates between the two experimental years resulted in a high variability in fruit composition between the two years of experimentation. In 2014, increased temperature during the early stage of fruit development or continuously led to the harvest of smaller fruit with higher concentrations and higher sucrose content. In 2015, the time duration between flowering and maturity was even shorter than in 2014, which could be linked to the warmer climate of 2015. In 2015 fruits were less sweet and acidic than those of 2014. However, the rise of temperatures at the end of fruit development in 2015 increased the levels and concentrations of hexoses and sorbitol; this increase was partially due to a concentration effect but also to an effect on fruit metabolism. Increased temperatures in the middle and at the end of fruit development also favoured the accumulation of malic and citric acid. The high temperatures did not have much effect on vitamin C and either increased or decreased the levels of phenolic compounds. The effects of an increase in temperature on the metabolism are therefore very dependent on the stage of fruit development.

The use of a Fruit-scale model and a tree-level (QualiTree) model could simulate both the effect of the environment and cultural practices on the growth and quality of the fruit, and give a more integrated view of the plant's functioning under environmental constraints.

Keywords: Peach tree, climate warming, temperature, phenology, vegetative growth, fruit growth, fruit quality, sugars, organic acids.

Résumé

Le dernier rapport du GIEC confirme clairement des projections climatiques prévoyant une augmentation des températures et de leur variabilité à la fin du XXI^{ème} siècle. Les effets de ces changements sur la production et la qualité des fruits ont été étudiés dans le cadre du projet CAQ40 (INRA). Les expérimentations menées sur des pêchers en pot placés sous différents climats (témoin, +2°C et +5°C), ont permis d'identifier les processus (phénologie, développement, croissance, photosynthèse, métabolisme) les plus sensibles à l'élévation des températures et leurs conséquences sur le développement et la composition des fruits et la pérennité de la production.

L'élévation de température a augmenté la demande climatique entraînant une diminution du potentiel hydrique des arbres, ce qui a pu entraîner une concentration des composés d'intérêt dans le fruit. La réduction du taux de photosynthèse des feuilles dans des conditions de forte température est liée à une inhibition de la photosynthèse par les températures élevées et à un contrôle stomatique lié au statut hydrique.

Après floraison, l'élévation de température accélère la croissance végétative, induisant une mise en place de la surface foliaire anticipée. Cette croissance végétative précoce a eu pour conséquence (i) une dynamique très rapide d'élongation des axes en pousse longue (ii) une dominance apicale plus marquée, (iii) une diminution de la ramification des axes axillaires, contrairement aux traitements thermiques plus tardifs qui ont eu un effet défavorable sur l'initiation et la différenciation des bourgeons floraux réduisant le potentiel de production l'année suivante.

En outre, l'augmentation de température après floraison a entraîné un raccourcissement très marqué de la durée de croissance du fruit, avec une date de récolte anticipée de près de 3 semaines. Ce raccourcissement de la durée de croissance du fruit a entraîné une diminution du flux entrant de carbone dans le fruit, pénalisant sa croissance et sa qualité. Le climat très différent entre les deux années expérimentales a entraîné une forte variabilité de la composition des fruits entre les deux années d'expérimentation. En 2014, une élévation de température précoce ou continue a conduit à récolter des fruits de petites tailles ayant des concentrations et des teneurs en saccharose plus importantes. En 2015, la durée de développement entre floraison et maturité était encore plus courte qu'en 2014 ce qui pouvait être lié au climat plus chaud de 2015 et les fruits ont été moins sucrés et plus acides que ceux de 2014. Toutefois, l'élévation des températures en fin de développement en 2015 a augmenté les teneurs et les concentrations en hexoses et en sorbitol liées à un effet concentration mais également à un effet sur le métabolisme. L'élévation des températures en milieu et en fin de cycle a également favorisé l'accumulation d'acide malique et citrique. Les fortes températures n'ont pas eu beaucoup d'effet sur la vitamine C et ont soit augmenté ou diminué les teneurs en composés phénoliques. Les effets d'une élévation de la température sur le métabolisme sont donc très dépendants du stade de développement du fruit.

L'utilisation de modèle à l'échelle du fruit (Virtual Fruit) et à l'échelle de l'arbre (QualiTree) pourrait permettre de simuler à la fois l'effet de l'environnement et des pratiques culturales sur la croissance et la qualité du fruit, et donner une vision plus intégrée du fonctionnement de la plante sous contraintes environnementales.

Mots-clés : Pêcher, réchauffement climatique, température, phénologie, croissance végétative, croissance fruit, qualité des fruits, sucres, acides organiques.