

DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE DE NOUVEAUX CARACTÈRES D'INTÉRÊT AGRONOMIQUE ET ADAPTATIFS POUR L'AMÉLIORATION VARIÉTALE DU POMMIER

GENETIC DETERMINISM OF NEW TRAITS OF AGRONOMICAL AND ADAPTATIVE INTEREST FOR APPLE BREEDING

par Alix ALLARD¹

RÉSUMÉ

Le changement climatique et celui des réglementations sur les molécules de synthèse font émerger de nouvelles problématiques pour l'amélioration génétique des plantes. Chez les espèces fruitières, ce contexte impacte le potentiel de production au travers de changements au niveau des dates de floraison et de la gestion de la charge en fruits, provoquant un risque d'alternance. Les objectifs de ce travail étaient : (i) d'étudier les déterminismes génétiques de ces deux caractères chez le pommier, (ii) de proposer une méthodologie pour les intégrer dans des génotypes ayant des rendements élevés et des fruits de bonne qualité. La phénologie et la régularité de production ont été observées dans un dispositif original, composé de cinq familles hybrides et apparentées (Figure 1), sur deux sites et sur plusieurs années, à partir de 2012 pour la phénologie et de 2006 à 2011 pour l'alternance de production. La modélisation des effets sites et années puis une méthode Bayésienne tenant compte des apparentements entre individus ont permis de révéler les zones chromosomiques (QTL-Quantitative Trait Loci) associées aux traits (Figures 2 et 3), ainsi que les individus ayant une valeur génétique élevée. L'étude conjointe de ces traits et de la qualité du fruit a révélé l'existence de corrélations positives ou antagonistes qui, avec leur architecture génétique (Figures 4a et 4b), définissent les potentialités et limitations de leur association dans de nouvelles variétés. La démarche engagée s'apparente à la prédiction génomique qui serait pertinente pour introduire dans les schémas d'amélioration variétale de tels caractères, complexes et difficiles à phénotyper.

ABSTRACT

In apple tree, climate changing and new European restrictions concerning the use of chemical products for agriculture revealed new problematics for which genetic breeding can bring solutions. In fruit trees, this context has an impact on flowering time and yield management through fruit bearing regularity. The objectives of this project were (i) to study the genetic determinism of two traits, flowering phenology and bearing habit, (ii) to imagine a methodology for integrating them in breeding schemes along with the usual traits for which apple varieties are selected. Flowering phenology and bearing habit were observed on an original experimental population composed of 5 related apple families (Figure 1), on two geographical sites and several years and with a Bayesian method taking into account relationships between individuals allowing to identify chromosomal regions (QTL) associated to the traits (Figures 2 and 3) and individuals with high potential. The joint study of these traits with fruit quality revealed potentialities and limitations for their associations in new varieties (Figures 4a and 4b). This approach appeared to be relevant for the introduction into breeding schemes of such complex traits.

¹ 175, avenue du Major Flandre, 34090 MONTPELLIER – Courriel : alixallard1@gmail.com
UMR 1334, AGAP CIRAD-INRA-Montpellier SupAgro, équipe AFEF (Architecture et Fonctionnement des Espèces Fruitières), Campus CIRAD Lavalette, avenue Agropolis, 34398 Montpellier. Encadrée par : Evelyne Costes (INRA Montpellier) François Laurens (INRA Angers).
Copyright Académie d'agriculture de France, 2017.

Introduction

Cette étude a porté sur l'introduction de nouveaux caractères dans les schémas de sélection du pommier dans un contexte de changement climatique et d'évolution des pratiques agronomiques, notamment pour la réduction de l'utilisation de molécules de synthèse en verger. Deux caractères liés au potentiel de production *via* la floraison ont été étudiés : (i) la phénologie de la floraison en lien avec la perception des températures, (ii) l'alternance de production des arbres jusqu'à présent régulée principalement par des produits chimiques éclaircissants. Des premières études avaient montré la complexité des déterminismes génétiques de ces caractères (Celton, 2013), mais portaient sur une diversité génétique restreinte. Ces deux caractères nécessitent des protocoles de phénotypage exigeants en temps car le diagnostic sur les génotypes ne peut être réalisé qu'au stade adulte et sur plusieurs années consécutives. Chez le pommier, les schémas de sélection portent sur plusieurs caractères, avec un focus principal sur la résistance aux maladies et la qualité du fruit (Laurens, 1996). Pour envisager l'ajout de ces nouveaux caractères, ce projet comportait quatre objectifs :

- (1) apporter de nouvelles connaissances sur l'architecture génétique de chacun des traits étudiés, en élargissant la base génétique considérée à cinq populations de pommier hybrides apparentées ;
- (2) intégrer ces deux nouveaux caractères dans un idéotype, en combinaison avec des traits de qualité du fruit, et en se plaçant dans une perspective de sélection ;
- (3) analyser les corrélations entre traits et leur architecture génétique de façon à identifier des QTL communs ainsi que les relations synergiques ou antagonistes vis-à-vis de l'idéotype ;
- (4) identifier les individus ou géniteurs ayant de fortes valeurs génétiques au regard du modèle de prédiction pan-génomique.

Contexte

Chez les plantes pérennes et en particulier les arbres fruitiers tels que le pommier, le cycle phénologique débute au printemps par le développement des bourgeons floraux et végétatifs et se prolonge par le déploiement du feuillage, le développement puis la maturation des fruits. A l'arrivée de l'automne, les bourgeons entrent en dormance. Pendant l'automne et l'hiver ils passent par différents états de dormance et leur activité reprend de nouveau au printemps (Lang *et al.*, 1987).

Dans le cycle phénologique, l'induction florale joue un rôle important pour l'établissement du rendement et de la qualité des fruits. En effet, elle peut être inhibée par une forte charge en fruits générant un faible rendement l'année suivante. Ce comportement d'alternance de production est observé chez de nombreuses espèces fruitières (Monselise et Goldschmidt, 1982). Il résulte d'une dépendance entre induction florale et charge en fruit au cours d'un cycle annuel et génère une dépendance inter-annuelle des niveaux de production, se traduisant par des comportements irréguliers ou alternants.

En ce qui concerne les dates de floraison, la problématique est d'ordre climatique et consiste à éviter les gelées printanières et à permettre la pollinisation dans des conditions climatiques favorables (travail des abeilles, synchronisation avec les variétés pollinisatrices). Le pommier étant originaire de climat tempéré, il a besoin de températures froides pour entrer en dormance, la maintenir puis en sortir à la période appropriée. Une mauvaise satisfaction des besoins en froid ou en chaleur perturbe le cycle phénologique et peut avoir un impact négatif sur les dates de floraison et par conséquent sur la production de fruits.

Ces deux caractères, phénologie de la floraison et alternance de l'induction, ont pour point commun de nécessiter un phénotypage complexe. En effet, si l'observation des dates de floraison est aisée, des séries chronologiques longues sont nécessaires pour modéliser les besoins en froid et en chaleur (Legave *et al.* 2009) et les caractériser chez des génotypes différents. De même, la caractérisation de

NOTE DE RECHERCHE

présentée par Yves LESPINASSE, Section 1 Productions végétales

la régularité de production ne peut se faire qu'après plusieurs années de production. Pourtant, il a été montré chez le pommier que ces deux caractères ont un déterminisme génétique fort et complexe (Celton *et al.*, 2011 ; Guitton *et al.*, 2012). Ceci suggère qu'il est envisageable d'utiliser une approche de génétique quantitative pour prédire le potentiel génétique des individus.

La sélection variétale chez le pommier porte sur de très nombreux caractères de nature très différente. L'utilisation d'un idéotype est une méthode très efficace pour identifier les individus correspondant à des objectifs de sélection multiples. Pour les espèces pérennes telles que le pommier, un idéotype comporte des caractères à combiner favorablement comme les résistances aux maladies et aux ravageurs, l'architecture de l'arbre, la régularité de production, l'adaptabilité au climat et la résistance à des stress abiotiques (Costes *et al.*, 2009). L'idéotype rassemble les objectifs de sélection et permet d'évaluer la performance générale d'un génotype (Hazel, 1943). Dans cette étude, les concepts d'idéotype et d'indice de sélection ont été utilisés pour définir les valeurs génétiques multi-caractères des pommiers.

Méthodologie

Au plan méthodologique la démarche a consisté à élaborer un dispositif expérimental composé de cinq familles apparentées par leurs parents ou par des ancêtres communs (Figure 1). Certaines familles avaient déjà fait l'objet d'études sur la régularité de production ainsi que la phénologie de la floraison, mais c'est la première fois qu'elles ont été utilisées conjointement. Ces cinq familles, implantées dans deux sites différents, Montpellier et Angers, ont été phénotypées pour la régularité de production ainsi que pour la phénologie de la floraison. La qualité du fruit n'a pu être mesurée que sur les deux familles implantées à Montpellier. L'étude multi-caractères n'a donc porté que sur ces deux familles.

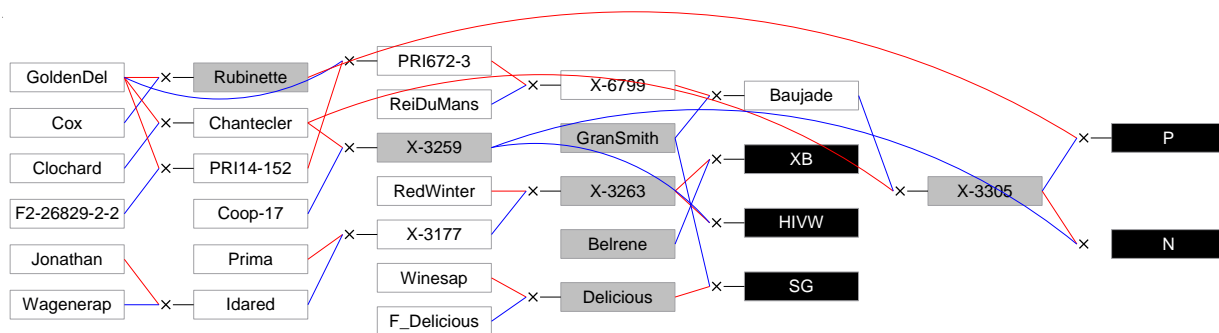


Figure 1: Relations d'apparentement entre les 5 familles (SG, XB, HIVW, N et P, en noir) et pédigrés des géniteurs, au sein du dispositif expérimental.

Figure 1: Relationships among the 5 families (SG, XB, HIVW, N et P, in black) and pedigrees of genitors used in this study.

Suite au phénotypage, chaque caractère séparément a été modélisé afin de prendre en compte les effets des années et des sites. Pour la phénologie de la floraison, l'objectif de cette étape était d'estimer la valeur génétique de chaque individu afin de les utiliser dans l'étape suivante de cartographie de QTL. Pour la régularité de production, cette étape de modélisation a permis de développer des indices de quantification et de qualification du comportement des génotypes.

NOTE DE RECHERCHE

présentée par Yves LESPINASSE, Section 1 Productions végétales

Ensuite, la cartographie de QTL a été réalisée pour chaque caractère avec logiciel FlexQTL™ (Bink *et al*, 2014). Cette méthode bayésienne¹ est prévue pour cartographier des QTL sur des dispositifs multi-parentaux, et une version a été développée dans les projets européens HiDras et FruitBreedomics pour les espèces telles que le pommier. Cette méthode permet de prendre en compte les apparentements entre les individus en considérant à la fois l'information génétique portée par les marqueurs moléculaires et la connaissance du pedigree de chaque individu. Une carte génétique consensus développée à partir de plus de 20 familles de pommier et comportant environ 9000 marqueurs moléculaires de type SNP (Single Nucleotide Polymorphism) (Bianco *et al*, 2014) a été utilisée.

La cartographie de QTL nécessitant l'estimation de relation statistique entre la valeur du phénotype et le génotype à chaque marqueur, tout le long du génome, FlexQTL permet aussi de calculer des valeurs génétiques à partir des marqueurs. Finalement, pour chaque caractère un objectif de sélection a été défini, comme par exemple, la régularité de production ou la taille des fruits. Ensuite, ces objectifs de sélection ont été réunis dans un idéotype selon deux groupes de caractères : d'un côté le rendement, la régularité de production, la taille du fruit et le taux de sucre ; de l'autre la fermeté, l'acidité et la phénologie de la floraison.

Résultats majeurs

1 - Définition de variables pertinentes pour caractériser les phénotypes :

Le phénotypage de la phénologie a consisté à noter les dates de débourrement et floraison trois années consécutives, pour les deux sites géographiques et 466 individus. Cependant, les dates de débourrement exprimées en jours calendaires ne suffisent pas à approcher les besoins en froid et en chaleur des génotypes. Par conséquent, deux nouvelles variables exprimées en temps thermique (en Growing Degree Hours, GDH) ont été définies pour rendre compte de l'accumulation de chaleur : l'une calculée entre la levée de dormance et le stade de débourrement ; l'autre entre le débourrement et le début de la floraison.

Pour la régularité de production, des notations rétrospectives des devenir végétatifs ou floraux des bourgeons ont été réalisées le long d'une dizaine de branches et de rameaux. Des indices mesurant la variabilité de floraison entre années, la synchronisation des événements de floraison, et la probabilité de floraison d'une pousse annuelle en fonction des événements des années précédentes ont été extraits de ces notations. Des prédictions du comportement global de l'arbre ont été réalisées à partir de ce phénotypage partiel, sur rameaux. Ce phénotypage partiel et rétrospectif est un bon compromis entre temps d'observation et caractérisation d'un grand nombre de génotypes.

2 - Identification de zones chromosomiques associées à chaque caractère :

Quatre QTL majeurs ont été localisés sur quatre chromosomes (7, 10, 12 et 9), impliqués dans le déterminisme génétique de la phénologie florale du pommier (Figure 2). Ces quatre QTL expliquent de 5 et 20% de la variance phénotypique (Allard *et al*, 2016). Cependant, le modèle de prédiction pan-génomique (toutes zones chromosomiques confondues) a permis de représenter plus de 70% de la variance de date de floraison exprimées en GDH. Plusieurs gènes liés à la voie de régulation de la floraison et de la dormance ont été localisés dans l'intervalle de ces QTL. Deux homologues de gènes majeurs de la floraison, AGL24 et FT sont prédits à proximité des QTL des LG9 et 12, respectivement alors que trois homologues de gènes DAM (Dormancy Associated MADs-box) sont prédits à proximité des QTL sur les LG8 et LG15.

¹ Méthode bayésienne : méthode statistique basée sur l'utilisation du théorème de Bayes qui permet de calculer ou préciser la probabilité d'une hypothèse au fur et à mesure de l'accumulation de nouvelles observations.

NOTE DE RECHERCHE

présentée par Yves LESPINASSE, Section 1 Productions végétales

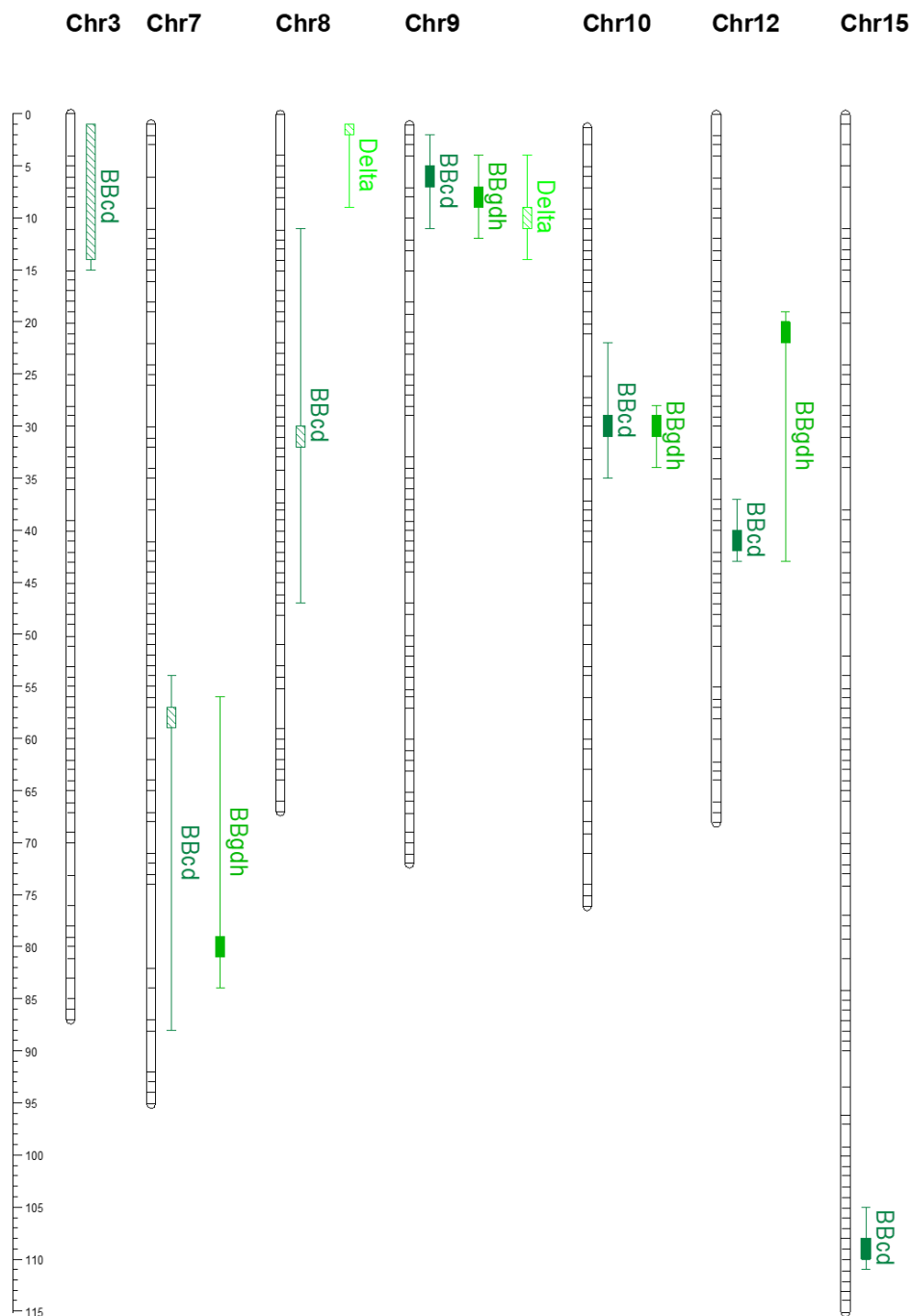


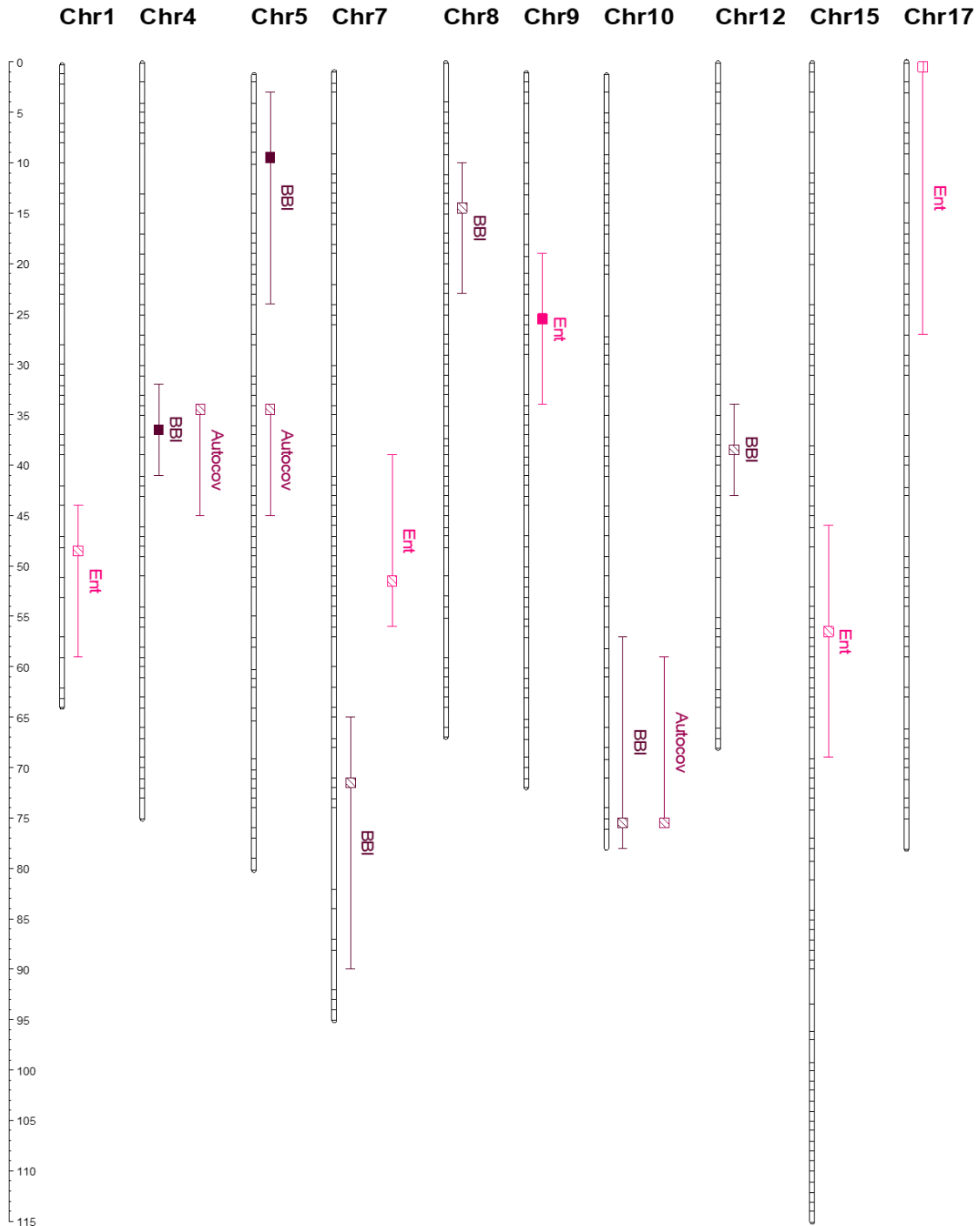
Figure 2 : Cartographie des QTL liés à la phénologie de la floraison. Les barres verticales représentent les chromosomes (groupes de liaison) sur lesquels des QTL ont été cartographiés. A gauche, l'échelle en cM (centi-Morgan), est l'unité de mesure indiquant les distances génétiques. Les boîtes de couleurs représentent les QTL. Le vert foncé a été utilisé pour la date de débourrement des bourgeons mesurée en jours calendaires, le vert intermédiaire pour la date de débourrement des bourgeons mesurée en unités de chaleur et le vert clair pour l'intervalle entre le débourrement et le début de la floraison mesuré en unités de chaleur.

Figure 2: QTL mapping for flowering time. Vertical bars represent chromosomes (linkage group) on which QTL were mapped. On the left of the figure, the scale is in cM, a unit to measure genetic distance. Colored boxes represent QTL. Dark green represents budburst date, measured in calendar days. Intermediate green represents budburst date measured in heat unit. Light green represents the time interval between budburst and beginning of flowering measured in heat unit.

NOTE DE RECHERCHE

présentée par Yves LESPINASSE, Section 1 Productions végétales

Pour les indices d'alternance, plusieurs QTL majeurs ont été détectés sur les chromosomes 4, 5, 8 et 10, ainsi que d'autre QTL de moindre importance sur les chromosomes 5 et 7 (Figure 3) (Durand et al, 2017). Certains de ces QTL étaient communs aux différents indices, notamment les indices dérivés du BBI, et le coefficient d'autocorrélation et expliquaient jusqu'à 13% de la variance. Le modèle de prédiction pan-génomique permet de représenter de 15 à 60% de la variance, selon l'index considéré. Ces résultats ont permis de conclure que le déterminisme génétique de l'alternance de production est fortement polygénique et que les différents indices utilisés sont complémentaires les uns aux autres.



NOTE DE RECHERCHE

présentée par Yves LESPINASSE, Section 1 Productions végétales

Figure 3 : Cartographie des QTL liés à l'alternance de floraison. Les barres verticales représentent les chromosomes ou groupes de liaison sur lesquels des QTL ont été cartographiés. A gauche, l'échelle en cM (centi-Morgan), est l'unité indiquant les distances génétiques. Les boîtes de couleurs représentent les QTL. Le violet foncé a été utilisé pour les BBI (Biennial Bearing Index), le violet intermédiaire pour l'indice d'autocorrélation, et le violet clair pour l'entropie.

Figure 3: QTL mapping for bearing habit. Vertical bars represent chromosomes (linkage group) on which QTL were mapped. On the left of the figure, the scale is in cM, a unit to measure genetic distance. Colored boxes represent QTL. Dark purple represents the BBI (Biennial Bearing Index). Intermediate purple represents the autocorrelation index. Light purple represents the Entropy.

Parmi ces QTL identifiés comme impliqués dans ces deux déterminismes génétiques, certains étaient déjà connus de la littérature (Celton *et al*, 2011, Durand *et al*, 2013), mais l'originalité du dispositif expérimental ainsi que la puissance de la méthode de détection de QTL utilisée ont permis de révéler de nouvelles zones d'intérêt. De plus, la disponibilité du génome du pommier a permis de rechercher avec succès, dans les zones QTL, des gènes candidats (Allard *et al*, 2016).

3 - Intégration de traits de phénologie et de régularité dans un contexte d'amélioration variétale

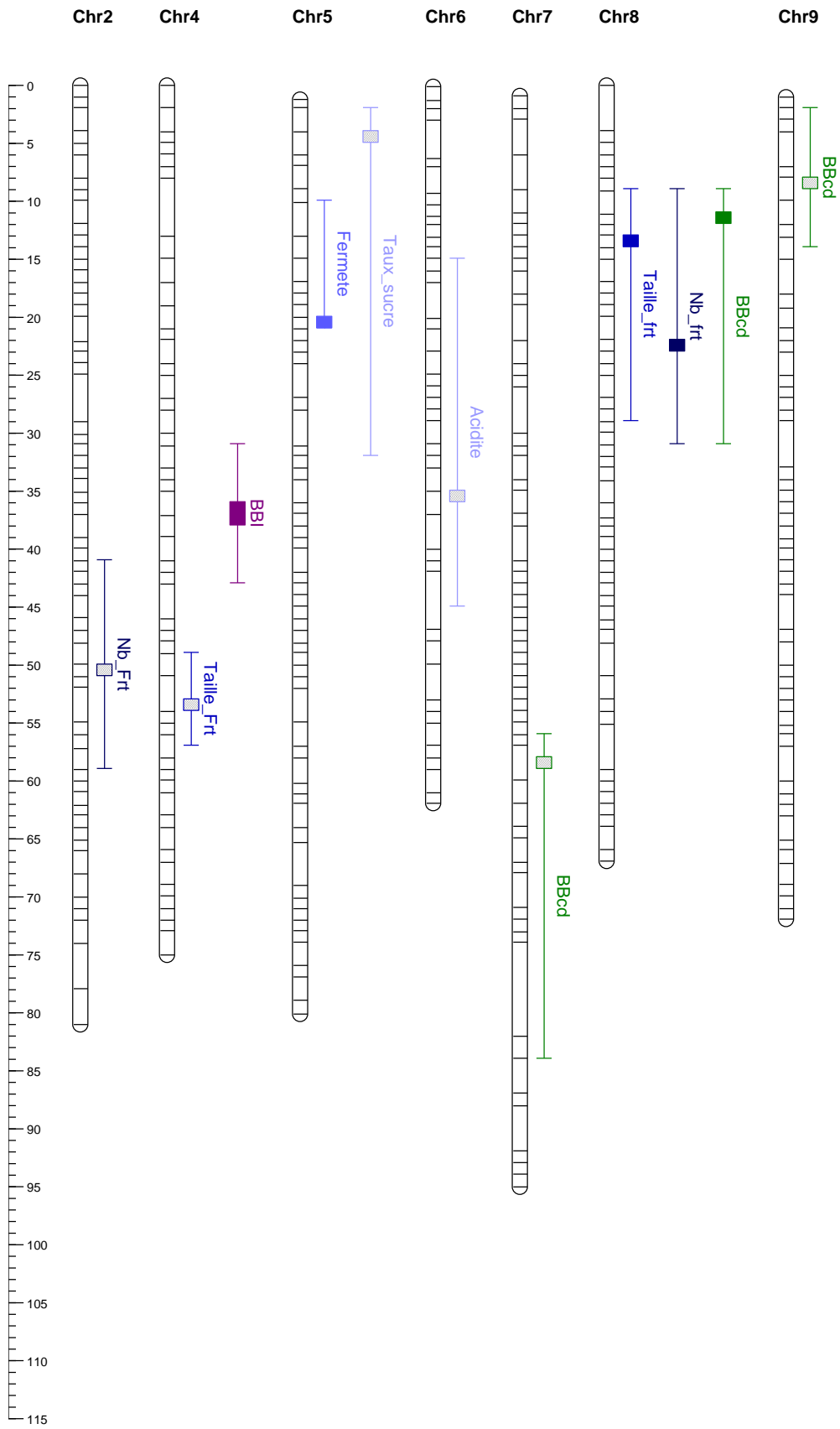
Le dernier volet de ce travail avait pour objectif d'évaluer les corrélations phénotypiques et génétiques entre caractères, comparer leurs architectures génétiques et identifier des zones chromosomiques communes.

Plusieurs critères de qualité du fruit (taux de sucre, acidité, taille du fruit et fermeté) et de rendement en fruits ont été considérés sur les individus des deux descendance situées à Montpellier.

Des corrélations entre les caractères liés à la régularité de production, au rendement en fruit et à la taille des fruits ont été révélées pour l'une des familles. Les individus présentant une production régulière en fruits au fil des années ont un rendement plutôt faible et des fruits de plus petite taille. Ainsi, un antagonisme a été révélé entre le rendement et la régularité de production pour cette famille. Néanmoins, cet antagonisme n'a pas été observé, ou dans une moindre mesure, dans l'autre famille étudiée. Les caractères liés à la qualité du fruit ne présentaient pas de corrélation avec les autres caractères. Ceci suggère que l'introduction de critères portant sur la phénologie de la floraison et la régularité dans les schémas de sélection n'est pas antagoniste de la sélection pour la qualité du fruit. L'analyse de l'architecture génétique de ces différents caractères a mis en évidence des zones chromosomiques communes (Figure 4, a et b), par exemple sur le chromosome 8 pour le rendement et la taille des fruits. Ces connaissances sur les zones d'intérêt et les caractères associés seront utiles pour les agréger ou contrôler les caractères dans l'élaboration de nouvelles variétés. Ainsi, les marqueurs moléculaires peuvent permettre l'introduction de nouveaux caractères complexes tels que la phénologie et l'alternance de production en les utilisant comme prédicteurs de la valeur phénotypique des individus, mais aussi en contrôlant les antagonismes avec d'autres caractères majeurs comme la qualité du fruit.

NOTE DE RECHERCHE

présentée par Yves LESPINASSE, Section 1 Productions végétales



NOTE DE RECHERCHE

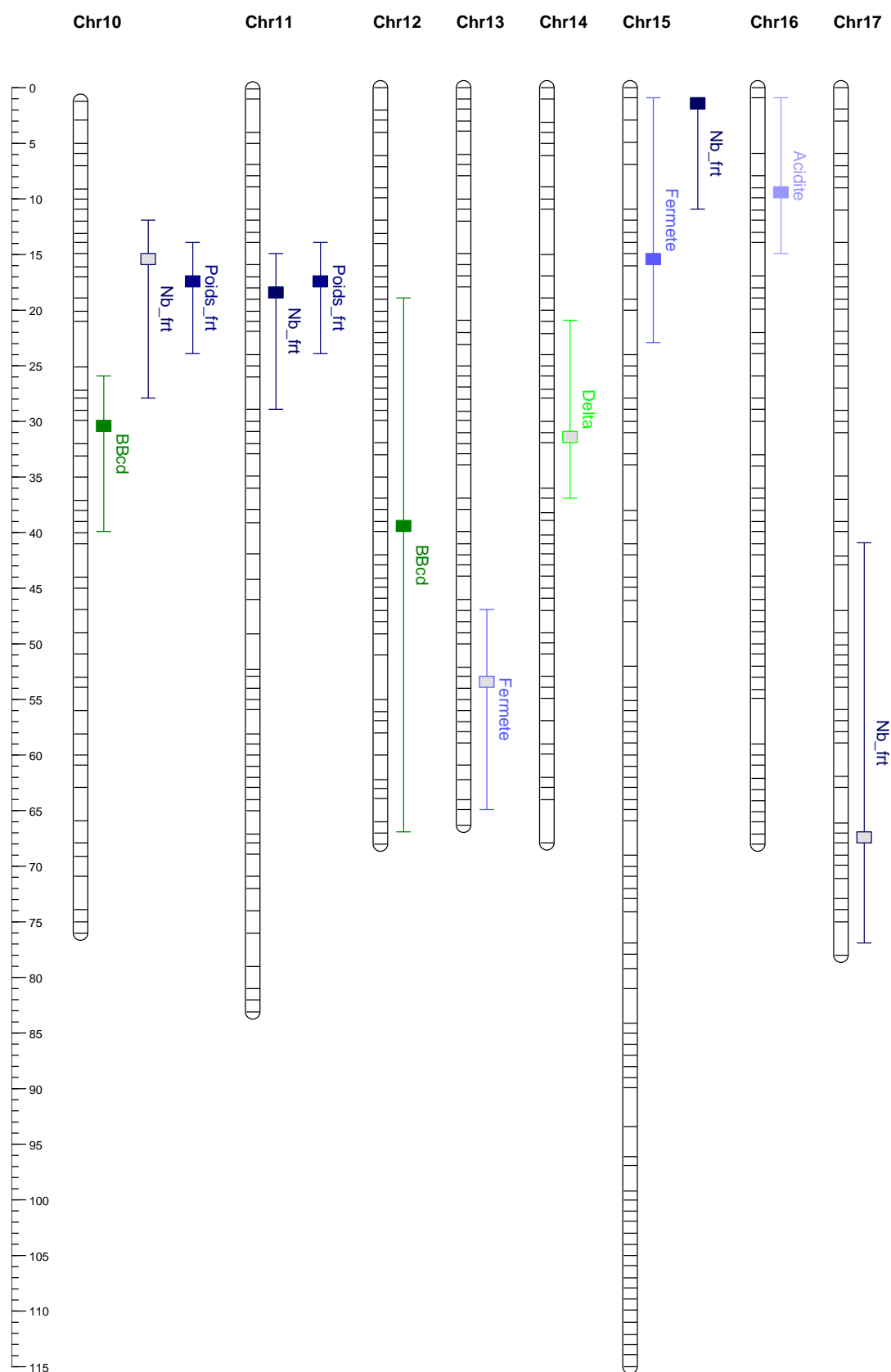
présentée par Yves LESPINASSE, Section 1 Productions végétales

Figure 4a : Bilan de la cartographie des QTL liés à la phénologie de la floraison, à l'alternance de floraison et aux paramètres de qualité du fruit (acidité, taux de sucre, fermeté, taille du fruit) et de rendement, pour deux des cinq familles (SG et XB) du dispositif présenté dans la Figure 1. Les barres verticales représentent les chromosomes ou groupes de liaison sur lesquels des QTL ont été cartographiés. A gauche, l'échelle en cM (centi-Morgan), est l'unité indiquant les distances génétiques. Les boîtes de couleurs représentent les QTL. Pour la phénologie de la floraison et l'alternance de production le code couleur utilisé est le même que sur les deux figures précédentes. En allant du plus foncé au plus clair, le gradient de bleu représente les deux variables de rendement (nombre et masse de fruit), la taille du fruit, la fermeté, le taux de sucre et l'acidité.

Figure 4a: QTL mapping results for flowering time, bearing habit, several fruit quality parameters (acidity, sugar content, firmness, fruit size), and yield parameters, for two of the five families (SG and XB) presented in Figure 1. Vertical bars represent chromosomes (linkage group) on which QTL were mapped. On the left of the figure, the scale is in cM, a unit to measure genetic distance. Colored boxes represent QTL. For flowering time and bearing habit the color code is the one used in Figure 2 and Figure 3, respectively. From dark to light, the blue gradient represents two yield variables (fruit number and weight), fruit size, firmness, sugar content and acidity.

NOTE DE RECHERCHE

présentée par Yves LESPINASSE, Section 1 Productions végétales



NOTE DE RECHERCHE

présentée par Yves LESPINASSE, Section 1 Productions végétales

Figure 4b : Bilan de la cartographie des QTL liés à la phénologie de la floraison, à l'alternance de floraison et aux paramètres de qualité du fruit (acidité, taux de sucre, fermeté, taille du fruit) et de rendement. Les barres verticales représentent les chromosomes ou groupes de liaison sur lesquels des QTL ont été cartographiés. A gauche, l'échelle est en cM, unité de mesure de distance génétique. Les boîtes de couleurs représentent les QTL. Pour la phénologie de la floraison et l'alternance de production le code couleur utilisé est le même que sur les deux figures précédentes. En allant du plus foncé au plus clair, le gradient de bleu représente les deux variables de rendement (nombre et masse de fruit), la taille du fruit, la fermeté, le taux de sucre et l'acidité

Figure 4b: QTL mapping results for flowering time, bearing habit, several fruit quality parameters (acidity, sugar content, firmness, fruit size), and yield parameters, for two of the five families (SG and XB) presented in Figure 1. Vertical bars represent chromosomes (linkage group) on which QTL were mapped. On the left of the figure, the scale is in cM, a unit to measure genetic distance. Colored boxes represent QTL. For flowering time and bearing habit the color code is the one used in Figure 2 and Figure 3, respectively. From dark to light, the blue gradient represents two yield variables (fruit number and weight), fruit size, firmness, sugar content and acidity.

4 - Prédiction de la valeur génétique multi-caractère des individus

Dans ce travail, l'aspect multi-caractère a été abordé par la définition d'un idéotype variétal. Pour chacun des caractères étudiés, des objectifs de sélection ont été décidés de façon arbitraire, comme le choix d'individus adaptés à des conditions climatiques douces ou d'individus à taux de sucre élevé. Les caractères ont été hiérarchisés selon deux groupes : d'un côté, le rendement, sa régularité, la taille du fruit et le taux de sucre ont été considérés comme majeurs ; et de l'autre la phénologie, l'acidité et la fermeté ont été considérés comme plus secondaires ou pouvant être adaptés selon le contexte. Pour chaque groupe de caractères un index de sélection a été construit et une valeur multi-caractères a été calculée pour chaque individu, ce qui a permis d'identifier les meilleurs individus selon l'idéotype défini. L'intérêt de ces index repose sur le fait qu'ils ont été calculés sur la base de valeurs génétiques estimées à partir de l'ensemble des marqueurs.

Conclusion

L'originalité de l'étude réside dans le fait qu'elle a porté sur l'étude conjointe de plusieurs caractères d'intérêt agronomique et adaptatif dans un dispositif multi-familles. Des méthodes statistiques avancées et innovantes ont été mises en œuvre pour la modélisation des effets environnementaux et génétiques, pour la détection de QTL en prenant en compte les relations d'apparentement entre individus, et enfin pour la prédiction de leurs valeurs génétiques.

Ce travail apporte de nouvelles connaissances sur le déterminisme génétique de deux caractères importants encore peu considérés en sélection, la phénologie de la floraison et la régularité de production. Le dispositif expérimental caractérisé par une base génétique élargie, a permis de confirmer des QTL connus et d'en révéler de nouveaux. Ce projet a aussi permis d'approfondir la connaissance de l'architecture génétique des deux caractères. Ainsi, il semble que l'architecture génétique de la phénologie de la floraison du pommier soit composée de quelques QTL d'intérêt majeur qui expliquent une grande part de la variance de ce caractère. Pour l'alternance de production, l'étude révèle une architecture plus complexe avec quelques QTL importants et une plus grande part de variance qui reste inexplicée, suggérant que d'autres zones chromosomiques pourraient être impliquées.

L'analyse conjointe de ces deux caractères avec des critères de rendement et de qualité du fruit ont permis d'identifier certaines limitations à leur introduction dans les schémas de sélection, dues, par exemple, à l'existence d'une corrélation négative entre régularité, rendement et taille du fruit. Cependant, ces corrélations diffèrent selon le fond génétique considéré ce qui suggère des solutions possibles par l'utilisation de matériel génétique diversifié.

NOTE DE RECHERCHE

présentée par Yves LESPINASSE, Section 1 Productions végétales

Enfin, l'utilisation de marqueurs moléculaires et de modèles de génétique quantitative pan-génomiques apparaît comme une possibilité prometteuse pour l'introduction de nouveaux caractères dans les schémas de sélection. L'extension de l'approche proposée à des modèles de prédiction génomiques est la suite logique de ce travail de façon à disposer de prédicteurs de la valeur phénotypique d'individus non-phénotypés pour contrôler les croisements réalisés sur la base de marqueurs moléculaires.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- 1) ALLARD A., 2016. – Estimation de la valeur génétique de pommiers hybrides pour plusieurs caractères d'intérêt agronomique et sur la base de leurs apparentements. Thèse de doctorat- Montpellier SupAgro., 196 p.
- 2) ALLARD A, BINK MCAM, MARTINEZ S, KELNER JJ, LEGAVE JM, GUARDO M DI, PIERRO EAD, LAURENS F, WEG EW VAN DE, COSTES E. 2016. – Detecting QTLs and putative candidate genes involved in budbreak and flowering time in an apple multiparental population. *Journal of Experimental Botany* **67**, doi: 10.1093/jxb/erw130.
- 3) BIANCO L, CESTARO A, SARGENT DJ, et al. 2014. – Development and Validation of a 20K Single Nucleotide Polymorphism (SNP) Whole Genome Genotyping Array for Apple (*Malus × domestica* Borkh). *PLoS ONE* **9**, e110377.
- 4) BINK MCAM, JANSEN J, MADDURI M, et al. 2014. – Bayesian QTL analyses using pedigreed families of an outcrossing species, with application to fruit firmness in apple. *Theoretical and Applied Genetics* **127**, 1073-1090.
- 5) CELTON JM, MARTINEZ S, JAMMES MJ, BECHTIA A, SALVI S, LEGAVE JM, COSTES E. 2011. – Deciphering the genetic determinism of bud phenology in apple progenies: a new insight into chilling and heat requirement effects on flowering dates and positional candidate genes. *New Phytologist* **192**, 378-392.
- 6) DURAND J-B, GUITTON B, PEYHARDI J, HOLTZ Y, GUEDON Y, TROTTIER C, COSTES E. 2013. – New insights for estimating the genetic value of segregating apple progenies for irregular bearing during the first years of tree production. *Journal of Experimental Botany* **64**, 5099-5113.
- 7) DURAND J-B, ALLARD A, GUITTON B, WEG WE VAN DE, BINK MCAM, COSTES E. 2017. – Predicting flowering behavior and exploring genetic determinism in an apple multi-family population based on statistical indices and simplified phenotyping. *Frontiers in Plant Science*. DOI:10.3389/fpls.2017.00858.
- 8) GUITTON B, KELNER J-J, VELASCO R, GARDINER SE, CHAGNÉ D, COSTES E. 2012. – Genetic control of biennial bearing in apple. *Journal of Experimental Botany* **63**, 131-149.
- 9) HAZEL LN. 1943. – The Genetic Basis for Constructing Selection Index. *Genetics* **28**, 476-490.
- 10) LANG GA, EARLY JD, DARNELL RL. 1987. - Endo-, Para-, and Ecodormancy: Physiological Terminology and Classification for Dormancy Research. *HortScience* **22**.
- 11) LAURENS F. 1996. – Review of the current apple breeding programs in the world: objectives for scion cultivar improvement. *Eucarpia Symposium on Fruit Breeding and Genetics* **484**, 163-170.
- 12) LEGAVE J-M. 2009. – Comment faire face aux changements climatiques en arboriculture fruitière ? *Innovations Agronomiques* **7**, 165-177.
- 13) MONSELISE SP, GOLDSCHMIDT EE. 1982. – Alternate bearing in fruit trees. *Horticultural Reviews* **4**, 128-173.