

Mémoire de fin d'études

Présenté pour l'obtention du diplôme d'Ingénieur Agronome

Spécialité Amélioration des Plantes et Ingénierie Végétale Méditerranéennes et
Tropicales

**Identification et caractérisation des composantes phénotypiques et
génétiques de la résilience chez l'abricotier et le pêcher à l'aide de la
génétique d'association**

par Marie SERRIE

Année de soutenance : 2021

Organisme d'accueil :

Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et
l'Environnement (INRAE)

Unité Génétique et Amélioration des Fruits et Légumes (GAFL)



Mémoire de fin d'études

Présenté pour l'obtention du diplôme d'Ingénieur Agronome

Spécialité Amélioration des Plantes et Ingénierie Végétale Méditerranéennes et
Tropicales

**Identification et caractérisation des composantes phénotypiques et
génétiques de la résilience chez l'abricotier et le pêcher à l'aide de la
génétique d'association**

par Marie **SERRIE**

Année de soutenance : 2021

Mémoire préparé sous la direction

de : Jean-Jacques **KELNER**

Présenté le : 16/09/2021

Devant le Jury :

Jacques **DAVID**

Jean-Luc **REGNARD**

Vincent **SÉGURA**

Organisme d'accueil : **INRAE**

Avignon - Unité **GAFI**

Maître de stage : Morgane **ROTH**

Résumé

Il n'existe pas encore à ce jour de variétés d'abricotiers et de pêchers résistantes à la plupart des bioagresseurs. La création de nouvelles variétés résilientes pour répondre dans la durée à cette problématique est un des objectifs majeurs pour la filière. Cependant, la nature de la résilience chez les *Prunus* demeure encore très méconnue. Pour avancer dans la compréhension de ce processus, un suivi de core-collections de 150 accessions d'abricotiers et de 206 accessions de pêchers menées en conditions de faible protection phytosanitaire et déployées respectivement dans 2 et 3 sites, a été mis en place. Les notations des dégâts de 8 bioagresseurs présents en conditions naturelles ainsi que de 3 traits phénologiques d'intérêt ont mis en évidence une diversité phénotypique marquée au sein des core-collections. Les traits mesurés ont montré des héritabilités très variables et la contribution de la part génétique à la variation phénotypique s'est très souvent avérée significative. Un fort effet de l'environnement et de l'interaction génotype/environnement a également été identifié. Grâce à un génotypage dense des accessions de la core-collection de pêchers, des analyses de la diversité ont été menées à bien et ont mis en évidence une structuration importante en 3 grands groupes génétique. Les analyses GWAS réalisées avec le modèle mixte multi-locus (MLMM) ont permis d'identifier 4 SNPs en relation avec des traits phénologiques d'intérêt : la date de pointe verte et la date de floraison. 2 SNPs impliqués dans des différences de sensibilité vis à vis de deux bioagresseurs majeurs chez le pêcher (coryneum et tordeuse orientale ou petite mineuse) ont également été détectés. Enfin, 3 accessions cumulant de faibles symptômes pour l'ensemble des bioagresseurs étudiés ont été mises en évidence. Cette identification de facteurs de résilience et de génotypes candidats représente une piste intéressante à approfondir pour une future sélection sur la résilience.

Mots clés : abricotier et pêcher ; résilience ; bioagresseurs ; core-collection ; génétique d'association

Abstract

Title : Identification and characterization of phenotypic and genetic components of resilience in apricot and peach by using genome wide association studies

To date, there are still no apricot or peach varieties that are resistant to most of the pests and diseases. The development of new resilient varieties to deal with this issue in the long term is one of the major challenges for the sector. However, the nature of *Prunus* resilience is still largely unknown. In order to progress in the understanding of this character, a monitoring of two core-collections composed by 150 apricot and 206 peach accessions managed under conditions of low phytosanitary protection and deployed respectively in two and three sites has been set up. More specifically, we observed the damages caused by eight different pests and diseases present in natural conditions as well as three phenological traits of interest. We observed a pronounced phenotypic diversity of these traits within the core-collections as well as very variable heritability values. Moreover, the contribution of the genetic part to the phenotypic variation was significant for most of these traits. We also identified a strong effect of the environment and of the genotype-environment interactions. In addition, thanks to a dense genotyping of the peach core-collection accessions, we were able to perform diversity analyses. Thus, we highlighted an important structuration of the peach core-collection in three large genetic groups. Furthermore, by using genome wide association analyses performed with the multi linear mixt model (MLMM), we detected four SNPs related to two key phenological stages - leaf and floral emergence - as well as two SNPs linked to the resistance of two major peach diseases : coryneum and oriental peach moth or leafminer. Finally, we identified three accessions with low symptoms for all of the pests and diseases studied. This identification of resilience factors and candidate genotypes represents an interesting opportunity for breeding resilience traits.

Key words : apricot and peach ; resilience ; pests and diseases ; core-collection ; genome wide association studies

Remerciements

Je tiens en premier lieu à remercier tout particulièrement Morgane Roth, ma maître de stage. J'ai pu profiter de ses conseils, de ses éclaircissements et de son accompagnement tout le long de ma période de stage. J'ai également pu apprécier ses relectures de ce rapport qui ont largement contribué à son amélioration grâce à des critiques toujours constructives. Enfin, elle a été un appui précieux pour m'aider à affirmer mon projet professionnel et mon choix de réaliser une thèse.

Je souhaite également remercier Bénédicte Quilot-Turion ainsi que Jean-Marc Audergon pour leurs conseils avisés et leur recul sur le sujet.

J'ai également une pensée toute particulière pour Véronique Signoret qui m'a accompagnée tout au long de mon stage, qui a su me transmettre sa grande expertise des *Prunus* et avec qui j'ai réalisé une grande partie des notations de terrains.

Je remercie de même l'ensemble des personnes du GAFI dont la sympathie et la bienveillance ont contribué à rendre ce stage très agréable, avec une pensée particulière pour Typhaine, Alice, Alexandre ou encore Thibaud pour tous ces bons moments partagés.

Je tiens également à remercier Jean-Jacques Kelner, mon tuteur de stage, qui par ses échanges a guidé au mieux mon projet de stage.

Je remercie aussi l'ensemble de l'équipe enseignante de l'option APIMET de Montpellier SupAgro pour leur enseignement de qualité qui m'a permis d'avoir les différentes clés nécessaires pour mener à bien mon projet de stage.

Enfin, je remercie le GIS Fruits pour leur soutien financier de ce stage.

Table des matières

Résumé	1
Abstract	2
Remerciements	3
Liste des figures	9
Liste des tableaux	11
Sigles et acronymes	12
1 Introduction	14
1.1 Présentation du GAFL	14
1.2 Contexte du projet : la réduction de l'utilisation des pesticides, une nécessité en arboriculture fruitière	14
1.3 Description des deux espèces étudiées	15
1.3.1 Caractérisation taxonomique et génétique	15
1.3.2 Biologie	16
1.3.3 Origine et diversification	16
1.3.4 Contexte économique : la culture de la pêche et de l'abricot en France et dans le monde	17
1.3.5 Les principaux bioagresseurs : similarités et nuances	17
1.4 L'opportunité de sélectionner la résilience	18
1.4.1 Présentation des concepts : résilience et robustesse	18
1.4.2 Exemple de la sélection sur la résilience dans le domaine animal	19

1.5	La génétique d'association	19
1.5.1	Principe et limites	19
1.5.2	Application chez l'abricotier et le pêcher	20
1.6	Objectifs du stage et stratégies mises en place	21
2	Matériel et méthodes	21
2.1	Matériel végétal	21
2.2	Dispositif expérimental	22
2.3	Phénotypage des caractères d'intérêt	23
2.3.1	Phénotypage des stades phénologiques	23
2.3.2	Phénotypage des bioagresseurs du pêcher	23
2.3.3	Phénotypage des bioagresseurs de l'abricotier	24
2.4	Génotypage de la core-collection de pêchers	24
2.5	Traitement statistique des données	25
2.5.1	Analyse des données phénotypiques	25
2.5.2	Analyse des données génotypiques pour la core-collection de pêchers . . .	27
2.5.3	Étude de génétique d'association (GWAS) : modèle mixte multi locus . .	29
3	Résultats	30
3.1	Analyse des données phénotypiques pour la core-collection de pêchers	30
3.1.1	Description préliminaire des caractères et analyse de la variance	30
3.1.2	Étude des relations entre les différents caractères étudiés	32
3.2	Analyse des données phénotypiques pour la core-collection d'abricotiers	32
3.2.1	Description préliminaire des caractères et analyse de la variance	32
3.2.2	Étude des relations entre les différents caractères étudiés	33
3.3	Analyse de la diversité génétique au sein de la core-collection de pêchers	34
3.3.1	Étude de la structure génétique du panel d'étude	34

3.3.2	Étude de l'apparentement au sein du panel d'étude	35
3.3.3	Étude du déséquilibre de liaison à l'échelle du génome entier	35
3.4	Confrontation entre les données phénotypiques et génotypiques : GWAS sur la core-collection de pêchers	35
4	Discussion	36
4.1	Validation du dispositif expérimental pour l'étude de la sensibilité des arbres fruitiers à noyaux face à un large panel de bioagresseurs	36
4.2	Identification de profils d'individus adaptés aux conditions de faible protection phytosanitaire	38
4.3	Déterminants génétiques des caractères observés	39
4.4	Analyse critique des dispositifs expérimentaux et pistes d'améliorations	41
5	Conclusion et perspectives futures	42
	Travail réalisé par l'étudiante pendant le stage	44
	Références bibliographiques	45
	Annexes	54
A	Échelle de notation des différents bioagresseurs du pêcher	54
A.1	Echelle de notation de la cloque du pêcher	54
A.2	Échelle de notation de l'oïdium	54
A.3	Échelle de notation du coryneum	55
A.4	Échelle de notation des pousses minées par la tordeuse orientale du pêcher ou la petite mineuse	55
A.5	Échelle de notation pour les pucerons	55
B	Échelle de notation des différents bioagresseurs de l'abricotier	56
B.1	Échelle de notation de la rouille	56

B.2	Échelle de notation du coryneum	56
C	Formule de normalisation des données utilisée pour le calcul de la "note globale de dégât"	57
D	Tableaux récapitulatifs des pondérations réalisées pour le calcul de la "note globale de dégât"	58
D.1	Note attribuée aux bioagresseurs du pêcher	58
D.2	Note attribuée aux bioagresseurs de l'abricotier	58
E	Formule utilisée pour le calcul de la matrice de VanRaden	59
F	Formule utilisée pour le calcul de la matrice d'apparentement exploitée dans les GWAS	60
G	Histogramme des observations cumulées dans les différents lieux d'observation pour les différents caractères étudiés chez les individus de la core-collection de pêchers	61
H	Visualisation de la répartition des dégâts des pucerons dans les différentes parcelles étudiées	62
I	Visualisation des corrélations entre les différents caractères étudiés sur la core-collection d'abricotiers pour les différentes années d'observation sur le site de Gotheron	63
J	Valeur du BIC de chaque modèle testé par l'algorithme des k-means en fonction du nombre de groupes (K) pour la core-collection de pêchers	64
K	Graphiques permettant le choix du nombre de groupe (K) à conserver avec la méthode SNMF réalisée sur la core-collection de pêchers	65
L	Heatmap réalisée à partir des données de la matrice d'apparentement calculée pour la core-collection de pêchers	66

M	Densité de marqueurs par chromosome chez le pêcher	67
N	Résultats des GWAS pour (A) les dégâts de cloque, (B) les dégâts d'oïdium chez le pêcher	68
O	Distribution des BLUPs génotypiques pour les différents traits d'intérêt étudiés chez le pêcher en fonction de l'état allélique des marqueurs mis en évidence par GWAS	69
O.1	Distribution des BLUPs génotypiques pour la date de pointe verte en fonction de l'état allélique du marqueur Peach-AO-0175780 et Peach-AO-0459115	69
O.2	Distribution des BLUPs génotypiques pour la date de floraison en fonction de l'état allélique du marqueur Peach-AO-0060498 et Peach-AO-283581	70
O.3	Distribution des BLUPs génotypiques pour les dégâts de coryneum en fonction de l'état allélique du marqueur SNP-IGA-116812	70
O.4	Distribution des BLUPs génotypiques pour les dégâts de tordeuse ou de petite mineuse en fonction de l'état allélique du marqueur SNP-IGA-70791	71
P	Distribution des BLUPs génotypiques pour la date de pointe verte et la date de floraison en fonction des haplotypes des marqueurs détectés par GWAS	72
P.1	Distribution des BLUPs génotypiques calculés pour la date de pointe verte selon l'haplotype constitué par le SNP Peach-AO-0175780 (Chromosome 2) et Peach-AO-0459115 (Chromosome 4)	72
P.2	Distribution des BLUPs génotypiques calculés pour la date de floraison selon l'haplotype constitué par le SNP Peach-AO-0060498 (Chromosome 1) et Peach-AO-283581 (Chromosome 2)	73

Liste des figures

1	Illustration des concepts de résilience (totale dans ce cas) et de robustesse (inspiré de Urruty et al. (2016) et Clément et al. (2018))	17
2	Carte de la répartition des core-collections d'abricotiers et de pêchers	21
3	Boxplot représentant l'étendue de la distribution observée pour les différentes variables étudiées sur la core-collection de pêchers selon le lieu d'observation . . .	29
4	Visualisation des corrélations entre les différents caractères étudiés sur la core-collection de pêchers pour les différents lieux d'observation	30
5	Histogramme de la "note globale de dégât" calculée pour les individus de la core-collection de pêchers à partir des données de BLUPs génotypiques pour l'ensemble des bioagresseurs étudiés	31
6	Corrélation entre les BLUPs génotypiques calculés pour les différents caractères d'intérêt étudiés pour la core-collection de pêchers	31
7	Biplots issus de l'ACP réalisée sur les BLUPs génotypiques calculés pour les différents traits d'intérêt chez le pêcher	32
8	Histogramme des observations cumulées sur les différentes années d'observation pour les caractères observés chez les individus de la core-collection d'abricotiers .	33
9	Boxplot représentant l'étendue de la distribution observée pour les différentes variables étudiées sur la core-collection d'abricotiers selon l'année d'observation (2020 et 2021)	34
10	Histogramme de la "note globale de dégât" calculée pour les individus de la core-collection d'abricotiers à partir des données de BLUPs génotypiques pour l'ensemble des bioagresseurs étudiés	35
11	Corrélation entre les BLUPs génotypiques calculés pour les différents caractères d'intérêt étudiés pour la core-collection d'abricotiers	35

12	Biplots issus de l'ACP réalisée sur les BLUPs génotypiques calculés pour les différents traits d'intérêt chez l'abricotier	36
13	Distribution des accessions de la core-collection de pêchers en cluster selon leur attribution aux différents groupes par la méthode DAPC dans le plan des deux principaux facteurs discriminants	36
14	Barplot du pourcentage d'assignation de chaque accession de la core-collection de pêchers à chaque groupe identifié par la méthode SNMF	37
15	Distribution des accessions de la core-collection sur les deux premiers plans de l'ACP réalisée sur les données en dose alléliques	37
16	Boxplot de la "note globale de dégât" en fonction du groupe assigné aux accessions de la core-collection de pêchers par la méthode SNMF	38
17	Décroissance du déséquilibre de liaison à l'échelle du génome entier	38
18	Résultats des GWAS réalisées sur les accessions de la core-collection de pêchers .	40

Liste des tableaux

1	Bilan des principaux bioagresseurs de l'abricotier et du pêcher (élaboration à partir de Hilaire and Giauque (2003) et Lichou and Jay (2012))	16
2	Bilan des notations effectuées sur pêcher dans les différents environnements d'étude	29
3	Tableau récapitulatif des résultats des modèles mixtes pour les différents caractères d'intérêt étudiés chez le pêcher	30
4	Bilan des notations effectuées sur abricotier pour les différentes années d'étude .	32
5	Tableau récapitulatif des résultats des modèles mixtes pour les différents caractères d'intérêts étudiés chez l'abricotier	34
6	Tableau récapitulatif des SNPs détectés par les analyses GWAS réalisées sur les accessions de la core-collection de pêchers	39

Sigles et acronymes

ACP : Analyse en composantes principales

ADN : Acide DésoxyriboNucléique

AIC : Akaike Information Criterion = critère d'information d'Akaike

BBCH : Biologische Bundestall Bundessortenamt et CHemische Industrie

BIC : Bayesian Information Criterion = critère d'information bayésien

BLUP : Best unbiased linear predictor

DADI : équipe Diversité, Adaptation, Déterminants et Intégration

DAPC : Analyse Discriminante sur les Composantes Principales

DL : Déséquilibre de Liaison

ECA : Enroulement chlorotique de l'abricotier

GAFI : Génétique et Amélioration des Fruits et Légumes

GWAS : Genome-Wide Association Study = Étude de génétique d'association

GxE : Interactions génotype/environnement

IBS : Identity By State = Identité par état

IFT : Intensités de Fréquence de Traitements

IID : Indépendantes et Identiquement Distribuées

INRAE : Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement.

IRSC : Instituts de Recherche en Santé du Canada

MAF : Minor Allele Frequency = Fréquence de l'allèle minoritaire

MLMM : Multi Linear Mixt Model

PFI : Protection Fruitière Intégrée

QTL : Quantitative Trait Locus = Locus de caractère quantitatif

ReDD : équipe Résistance aux pathogènes et aux ravageurs, Diversité et Durabilité

SAM : Sélection Assistée par Marqueurs

SEFRA : Station Expérimentale Fruits de Rhône Alpes

SNMF : Sparse Non-negative Matrix Factorization

SNP : Single Nucleotide Polymorphism = Polymorphisme nucléotidique

UERI : Unité Expérimentale Recherche Intégrée

1 - Introduction

1.1 Présentation du GAFL

L'Unité GAFL, Génétique et Amélioration des Fruits et Légumes, appartient au centre INRAE Provence-Alpes-Côte d'Azur (<https://www6.paca.inrae.fr/gafl/>). Les recherches conduites au sein du GAFL sont centrées sur l'étude des espèces méditerranéennes. L'unité mène à bien une recherche de type académique mais un partenariat fort et varié avec les acteurs de la création variétale potagère et fruitière permet un ancrage des travaux dans la filière fruits et légumes.

L'unité est composée de 2 équipes de recherche :

- L'équipe "Diversité, Adaptation, Déterminants et Intégration" (DADI) qui s'intéresse à la tomate et aux principales espèces fruitières à noyaux méditerranéens qui sont l'abricotier (*Prunus armeniaca*), le pêcher (*Prunus persica*), l'amandier (*Prunus dulcis*) et leurs porte-greffes ;
- L'équipe "Résistance aux pathogènes et aux ravageurs, Diversité et Durabilité" (ReDD).

Pour mon stage, j'ai été amenée à travailler avec les membres du groupe PRUNUS de l'équipe DADI.

1.2 Contexte du projet : la réduction de l'utilisation des pesticides, une nécessité en arboriculture fruitière

Depuis le début des années 2000, il y a une réelle volonté de la part des pouvoirs publics de réduire l'utilisation des produits phytopharmaceutiques dans l'agriculture comme en témoigne la mise en place des plans Ecophyto 1 et 2 (Ministère-agriculture, 2020). Malgré cela, les productions fruitières sont encore aujourd'hui très dépendantes des produits phytosanitaires. Pour la production de pêche et d'abricot on note des intensités de fréquence de traitements (IFT) qui s'élèvent respectivement à 20.3 et 11.8 (Cretin and Triqueno, 2018). À titre de comparaison, l'IFT moyen pour les grandes cultures est de 4.6 (Crisan, 2019) et celui pour les cultures légumières s'élève à 7.5 (Chapelle, 2020).

Si les arboriculteurs souhaitent de plus en plus se tourner vers une approche de type protection fruitière intégrée (PFI) afin de réduire les risques environnementaux et de garantir la satisfaction des consommateurs, les nombreuses contraintes qui pèsent sur la filière viennent entraver cette transition (Morel et al., 2013). Ces multiples contraintes sont tant d'ordre agronomique que liées à des problématiques de qualité des fruits comme leur apparence ou encore leurs qualités

organoleptiques (Blanchet et al., 2010). Mais le verrou fondamental est qu'il n'existe pas encore à ce jour de variétés résistantes à la plupart des bioagresseurs, et que le développement de techniques alternatives à l'utilisation de traitements chimiques reste très limité. De plus, avec le réchauffement climatique on observe une expansion de l'aire de répartition géographique et une augmentation de la virulence de certains bioagresseurs ce qui rend cette problématique d'autant plus préoccupante (Bourgeois, 2009; Jullien, 2020). Tous ces éléments permettent de comprendre pourquoi la lutte chimique est encore aujourd'hui fortement mobilisée pour garantir une production fruitière performante et de qualité (Lamine et al., 2017).

Quelques projets s'inscrivant dans cette démarche de réduction des intrants phytosanitaires ont vu le jour comme par exemple le projet Ecopêche qui vise à concevoir des vergers de pêche-nectarine conciliant une forte réduction des produits phytopharmaceutiques sans pénalisation des performances technico-économiques (Plénet et al., 2019). Mais pour opérer cette transition vers des dispositifs à faible utilisation de produits phytosanitaires, les espoirs se cristallisent tout particulièrement autour des leviers génétiques et de la recherche de nouvelles variétés. Celles-ci devront alors être résilientes dans le but de répondre dans la durée aux multiples contraintes qui reposent sur les vergers.

1.3 Description des deux espèces étudiées

1.3.1 Caractérisation taxonomique et génétique

L'abricotier et le pêcher appartiennent tous les deux à la famille des Rosacées, et au genre *Prunus*. Ce dernier regroupe les arbres fruitiers à noyaux et comprend d'autres espèces cultivées telles que les pruniers (*P. domestica* et *P. salicina*), l'amandier (*P. dulcis*) ou encore les cerisiers (*P. avium* et *P. cerasus*). L'abricotier appartient au sous-genre *Prunophora*, et à la section *Armeniaca*. L'espèce d'abricotier la plus commune est à ce jour *Prunus armeniaca* Linné (*L.*) (Lichou et al., 1989). Le pêcher commun, *Prunus persica* (*L.*) Batsch, appartient quant à lui au sous-genre *Amygdalus*. Il existe plus de trois cent variétés de pêchers qui peuvent être regroupées en quatre catégories : la pêche proprement dite, la pêche pavia, la nectarine et enfin le brugnion (Rehder, 1949; De Olivereira Lino, 2016).

L'abricotier et le pêcher sont toutes deux des espèces diploïdes possédant 8 paires de chromosomes ($2n=16$). Les génomes de ces deux espèces présentent une forte sythénie et sont de petite taille avec 295 mégabases pour l'abricotier et 265 pour le pêcher (Arumuganathan and Earle, 1991). Le génome du pêcher a été séquencé et annoté pour la première fois en 2013 (Verde et al., 2013) et des re-séquencages ont permis en 2017 la sortie d'une deuxième version (Verde et al., 2017). Enfin, dans le cas de l'abricotier, le premier génome a été assemblé en 2019

(Jiang et al., 2019) et des séquençages d'autres accessions ont ensuite eu lieu depuis (Aranzana et al., 2019; Groppi et al., 2021).

1.3.2 Biologie

Le pêcher et l'abricotier sont toutes deux des espèces pérennes ligneuses multipliées par voie végétative *via* greffage. Ce sont des arbres fruitiers dont les variants cultivés ont une croissance rapide avec, dans le cas du pêcher, une période juvénile relativement courte (2 à 3 ans), ce qui participe notamment à lui conférer son statut d'espèce modèle pour les *Prunus* (Van Nocker and Gardiner, 2014). Le pêcher est une espèce autogame préférentielle avec uniquement 5% de fécondations allogames observées en condition naturelle et pas de système d'auto-incompatibilité pollinique (Doré and Varoquaux, 2006). Dans le cas de l'abricotier en revanche, il existe un système d'auto-incompatibilité gamétophytique qui empêche l'auto-fécondation et favorise l'allogamie, même s'il existe des variétés auto-compatibles (Miller and Gross, 2011). Ce trait a d'ailleurs été sélectionné puisque cela permet notamment de sécuriser la production de fruits.

Du point de vue génétique, il est important de noter qu'avec le caractère auto-incompatible de l'abricotier, l'hétérozygotie et donc la rétention d'allèles ont été largement favorisées. De plus, la dérive génétique a été fortement limitée de part une taille de population effective plus importante que celle du pêcher. Ceci explique notamment qu'aujourd'hui la diversité génétique chez l'abricotier soit beaucoup plus importante que celle du pêcher qui, lui, se reproduit majoritairement par autofécondation (Fang et al., 2006).

1.3.3 Origine et diversification

L'abricotier et le pêcher ont tous deux été domestiqués en Asie centrale et plus précisément en Chine où l'on retrouve la plus grande diversité génétique ainsi que les espèces ancestrales et sauvages apparentées. La domestication de ces deux espèces aurait débuté de façon plus ou moins conjointe il y a environ 5000 ans (Hu, 2005).

Concernant l'abricot, les premières formes domestiquées ont été disséminées en Asie de l'Est ainsi que dans la région Irano-Caucasienne où l'on observe un centre de diversification secondaire. L'espèce se répand ensuite largement dans le bassin méditerranéen en suivant deux voies de dissémination : les pays de l'Europe centrale et les pays Nord-Africain. Il ne sera introduit en France qu'à partir du XV^{ème} siècle (Bourguiba et al., 2012, 2020). Pour le pêcher, il a été disséminé de l'extrême Orient vers l'Iran, puis au niveau du bassin méditerranéen en empruntant d'anciennes voies d'échanges commerciales. Il est introduit en Grèce vers 400 av. J.-C. et sera ensuite disséminé en Europe Occidentale et notamment en France par les romains au début de l'ère chrétienne (Faust and Timon, 1995; Li et al., 2019).

TABLEAU 1 – Bilan des principaux bioagresseurs de l'abricotier et du pêcher (élaboration à partir de Hilaire and Giaucque (2003) et Lichou and Jay (2012))

Type de bioagresseurs	Abricotier	Abricotier Et Pêcher	Pêcher
Maladies fongiques	Tavelure (<i>Fusicladium carpophilum</i> , <i>Venturia carpophila</i>)	Moniliose sur fleurs, fruits et rameaux (<i>Monilia laxa</i> , <i>Monilia fructicola</i> , <i>Monilia fructigena</i>), Oïdium (<i>Podosphaera tridactyla</i> , <i>Sphaerotheca pannosa</i>), Rouille (<i>Tranzschelia discolor</i> Tranzschel, <i>Litv Tranzschelia pruni-spinosae</i>), Criblures à Coryneum (<i>Stigmina carpophila</i> , <i>Coryneum beijerinchii</i>), Plomb parasitaire (<i>Chondrostereum purpureum</i>)	Cloque du pêcher (<i>Taphrina deformans</i>)
Maladies bactériennes	Chancre Bactérien de l'abricotier (<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>syringae</i>)	Taches bactériennes des arbres fruitiers à noyaux (<i>Xanthomonas arboricola</i> pv. <i>Pruni</i>)	Phony Peach Disease (PPD) (<i>Xylella fastidiosa</i>)
Maladies à phytoplasmes		Enroulement chlorotique de l'abricotier (ECA) dit aussi European Stone Fruit Yellows (ESFY) (<i>Candidatus phytoplasma prunorum</i>)	
Virus		Sharka (<i>Plum pox virus</i>)	
Ravageurs	Cécidomye des fleurs de prunier (<i>Contarinia pruniflorum</i>), Drosophile (<i>Drosophyla suzukii</i>)	Petite mineuse (<i>Anarsia lineatella</i>), Tordeuse orientale (<i>Cydia molesta</i>), Pucerons (<i>Myzus persicae</i> , <i>Brachycaudus persicae</i> , <i>Hyalopterus pruni</i> , <i>Mysus varians</i>), Capnode (<i>Capnodis tenebrionis</i>), Forficule (<i>Forficula auricularia</i> L.)	Cicadelle (<i>Empoasca vitis</i>), Acariens du pêcher (<i>Panonychus ulmi</i>), Cochenille du pêcher (<i>Eulecanium persicae</i>), Tenthrede du pêcher (<i>Symphya</i>), Scolyte du pêcher (<i>Phloeotribus liminaris</i>), Mouche méditerranéenne des fruits (<i>Ceratitis capitata</i>)

Grâce à leur bonne adaptabilité à différentes conditions climatiques, ces deux espèces sont actuellement présentes dans de multiples aires géographiques en climat tempéré. Concernant la France, elles sont actuellement cultivées principalement dans les régions Auvergne-Rhône-Alpes, Provence-Alpes-Côte d'Azur et en Occitanie (Hilaire and Giaucque, 2003; Lichou and Jay, 2012).

1.3.4 Contexte économique : la culture de la pêche et de l'abricot en France et dans le monde

Avec une production annuelle d'environ 25 millions de tonnes (FAOSTAT, 2021c), la pêche représente le dixième fruit le plus produit au monde, juste après l'ananas et loin derrière la pastèque et la banane (Statista, 2019). L'abricot quant à lui se trouve en vingtième position, avec une production mondiale annuelle de 4 millions de tonnes (FAOSTAT, 2021b). Pour cette culture, le premier producteur est la Turquie qui assure environ 20% de la production mondiale. Pour la pêche il s'agit de la Chine qui assure près de 60% de la production mondiale (FAOSTAT, 2021a).

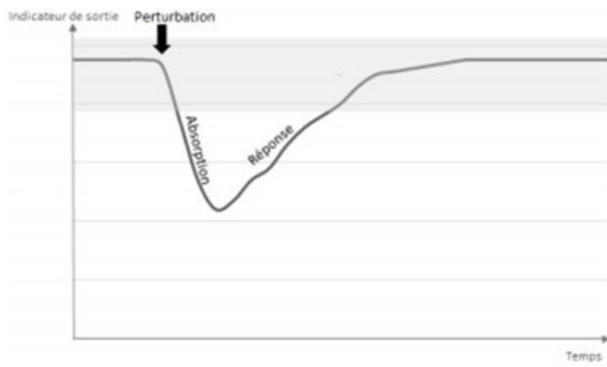
En 2019, la production française d'abricots s'élevait à près de 130 000 tonnes, plaçant la France au troisième rang européen derrière l'Espagne et l'Italie (France-Agrimer, 2020b). Avec une surface de production s'élevant à environ 12 200 hectares, la France est actuellement le huitième producteur mondial d'abricot. Concernant la pêche, la France est le dixième pays producteur dans le monde avec une production estimée à 199 000 tonnes en 2019 sur 9 270 hectares (France-Agrimer, 2020a). Précisons cependant que depuis les années 2010 on observe un recul important des surfaces de pêchers cultivés en France (Lamine et al., 2017).

1.3.5 Les principaux bioagresseurs : similarités et nuances

Les bioagresseurs s'attaquant aux abricotiers et aux pêchers sont d'origines multiples : ravageurs, champignons, bactéries, phytoplasmes ou encore virus (tableau 1). Les dégâts engendrés peuvent aller de la perte de rendement jusqu'à la mort de l'arbre. Si les bioagresseurs sont plutôt similaires entre les deux espèces, certaines maladies sont bien plus fréquentes chez une des deux espèces. Pour la majorité de ces bioagresseurs il y a actuellement très peu de variétés résistantes, seules des gammes de sensibilités plus ou moins élevées sont observables entre variétés. Dans l'ensemble, les seuls recours reposent sur l'utilisation de traitements fongicides ou insecticides préventifs ou curatifs qui ne sont efficaces que sous certaines conditions.

Chez le pêcher, le bioagresseur le plus préoccupant est la cloque du pêcher. Cette maladie cryptogamique provoquée par le champignon *Taphrina deformans Tul.* engendre un ralentissement de la végétation, une perte des feuilles voire une diminution de la production de fruits. Une fois qu'il s'est développé, il est assez difficile à éradiquer et les traitements sont à ce jour

Résilience



Robustesse

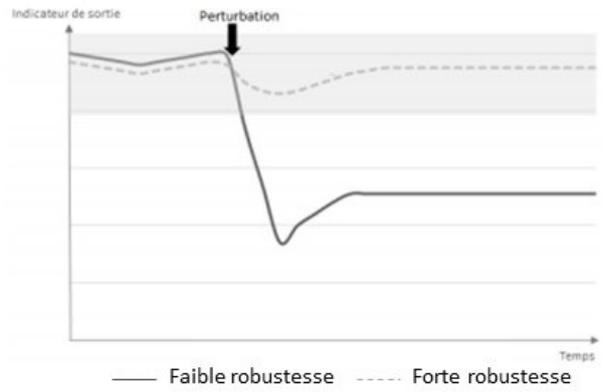


FIGURE 1 – Illustration des concepts de résilience (totale dans ce cas) et de robustesse (inspiré de Urruty et al. (2016) et Clément et al. (2018))

essentiellement préventifs (Hilaire and Giauque, 2003).

Concernant les abricotiers, ce sont les monilioses et le chancre bactérien qui sont les plus préjudiciables. Les monilioses sur fleurs ou sur rameaux sont des maladies fongiques provoquées principalement par *Monilinia laxa* et *Monilinia fructicola*. Ces champignons provoquent un dessèchement des fleurs et des rameaux, une apparition de chancre et des écoulements de gomme. Malgré la prophylaxie, la lutte chimique est généralisée mais ne permet pas toujours de limiter les dégâts faisant de monilia le principal facteur limitant des productions d'abricotier. C'est tout particulièrement vrai en agriculture biologique où il n'y a pas de traitement alternatif disponible (Lichou and Jay, 2012). Le chancre bactérien quant à lui est causé par une bactérie aérienne nommée *Pseudomonas syringae pv. syringae*. À la fin de l'automne, ces bactéries pénètrent et progressent dans les tissus détruisant alors les faisceaux conducteurs. Au printemps, les branches infectées ne débourrent pas, ou débourrent tardivement, et on observe un flétrissement des pousses voire un dessèchement des branches. C'est depuis longtemps une cause de mortalité dans les vergers et dans certains cas elle peut conduire les producteurs à devoir arracher leurs parcelles. Il n'existe pas à ce jour de produits curatifs et seules des mesures préventives, comme le choix du porte greffe ou encore la hauteur de greffage, permettent de limiter l'apparition et la propagation de la maladie. Ces mesures sont indispensables dans les zones septentrionales de culture où s'exprime la maladie, mais elles ne sont pas à elles seules suffisantes en cas de forte pression de la maladie (Lichou and Jay, 2012).

1.4 L'opportunité de sélectionner la résilience

1.4.1 Présentation des concepts : résilience et robustesse

En biologie, un système résilient est décrit comme un système qui tend à revenir sur sa trajectoire initiale après une perturbation (externe ou interne au système) qui est venue agir comme une contrainte vis-à-vis de son fonctionnement. Les modalités de ce retour (vitesse de retour, degré de celui-ci, etc.) déterminent alors la capacité de récupération, ou de régénération du système (Sauvant and Martin, 2010; Clément et al., 2018; Scheffer et al., 2018). Un système robuste quant à lui peut être décrit comme un système fort, solide, ferme et résistant grâce à sa structure. La robustesse d'un système se qualifie par rapport à une perturbation qui ne doit pas le modifier ou modifier ses fonctionnalités principales (Clément et al., 2018). La figure 1 permet d'illustrer la nuance entre ces deux concepts.

Pour finir, il est intéressant de noter que lorsque l'on parle de résilience animale ou végétale face aux maladies, des études récentes s'accordent à définir la résistance et la tolérance comme les traits constitutifs de la résilience aux maladies. La résistance étant la capacité d'un hôte à

limiter la charge pathogène à l'intérieur de l'hôte et la tolérance représente la capacité d'un hôte infecté à limiter les dommages causés par une charge pathogène donnée (Mulder and Rashidi, 2017).

1.4.2 Exemple de la sélection sur la résilience dans le domaine animal

Si l'idée de sélectionner la résilience n'a pas encore été beaucoup creusée dans le domaine végétal, cette approche commence en revanche à voir le jour dans les schémas de sélection animale et apporte de nouvelles opportunités. Plusieurs études ont ainsi montré que la sélection sur la résilience peut se révéler très efficace et même plus performante qu'une sélection sur ses traits constitutifs, à savoir la tolérance et la résistance (Mulder and Rashidi, 2017; Berghof et al., 2019; Harlizius et al., 2020; Knap and Doeschl-Wilson, 2020).

Pour sélectionner sur la résilience dans le domaine animal, le postulat est de ne pas se placer dans des conditions sanitaires strictes, mais au contraire dans des cas où les maladies peuvent se propager. Il est alors intéressant de transposer ce principe en sélection végétale en travaillant dans des conditions de réduction d'utilisation de produits phytosanitaires. Dans les deux cas l'objectif est de pouvoir observer les réactions des individus vis à vis des multiples agresseurs présents dans le milieu et donc leur résilience vis à vis de ces contraintes extérieures.

Cependant, la résilience n'ayant encore été que très peu étudiée chez les fruitiers, avant même d'envisager une sélection sur ce trait, il faut d'abord l'étudier pour le comprendre et en identifier les différentes composantes.

1.5 La génétique d'association

1.5.1 Principe et limites

La génétique d'association est un outil qui permet de déceler des associations entre des polymorphismes nucléotidiques et des phénotypes afin de comprendre l'architecture génétique du caractère étudié (Laurens et al., 2018).

Pour appréhender cette méthode, il faut tout d'abord définir le déséquilibre de liaison (DL) puisque la génétique d'association repose sur ce concept. Il s'agit d'une association non aléatoire entre allèles à des locus différents. Ce sont les différentes forces évolutives (dérive génétique, sélection, mutation) ainsi que l'existence d'une structure dans la population étudiée qui sont les principaux facteurs responsables de l'apparition d'un déséquilibre de liaison. Du fait du déséquilibre de liaison entre polymorphismes, les marqueurs proches et/ou en DL avec les variants causaux montrent une corrélation significative avec le phénotype recherché. On parle

donc d'une association statistique non aléatoire entre des marqueurs moléculaires et un phénotype (caractère d'intérêt) (Lander and Schork, 1994; Lipka et al., 2015). Les études d'association à l'échelle du génome (GWAS) permettent de détecter ces associations et marquent ainsi les régions génomiques sous-jacentes (QTL) (Visscher et al., 2017; Tibbs Cortes et al., 2021). Précisons que la puissance de détection des QTLs est largement dépendante du panel d'étude (de sa taille notamment), du trait considéré (héritabilité, tailles des effets, etc.) ou encore de la densité de génotypage (Myles et al., 2009).

La génétique d'association présente de multiples avantages notamment chez les espèces fruitières (Iwata et al., 2016) : c'est une méthode très puissante pour détecter des régions impliquées dans le déterminisme génétique de caractères complexes et elle permet de travailler au niveau de la population ce qui donne lieu à de possibles transpositions directes en amélioration ou pour des diagnostics génétiques (Van Nocker and Gardiner, 2014; Laurens et al., 2018)

Cependant, cette méthode a aussi des limites comme par exemple l'existence d'effets confondants (structure génétique en particulier mais pas uniquement) qui peuvent créer des faux positifs. S'il existe des solutions pour répondre à la problématique des faux positifs, précisons que cela entraîne néanmoins une diminution de la puissance des analyses. Yu et al. (2006) proposent par exemple d'utiliser des modèles mixtes qui permettent de prendre en considération la structuration génétique de la population d'étude et l'apparentement génétique entre les individus (kinship) réduisant ainsi largement les faux positifs.

1.5.2 Application chez l'abricotier et le pêcher

Grâce au développement des nouvelles techniques moléculaires, la génétique d'association est un outil qui commence à être de plus en plus utilisé chez les espèces fruitières pour avancer dans la compréhension de l'architecture génétique de différents caractères d'intérêt (Iwata et al., 2016; Laurens et al., 2018).

Pour ces deux espèces, les différentes analyses GWAS qui ont été réalisées jusqu'alors portent sur l'étude des caractères liés à la qualité du fruit, à la phénologie, à l'architecture de l'arbre ou encore à l'auto-compatibilité pour l'abricotier (Martínez-García et al., 2013; Micheletti et al., 2015; Cao et al., 2016; Thurow et al., 2020). Ceci a permis de révéler des marqueurs et voir même des gènes d'intérêt qui pourront être le point de départ pour identifier des gènes candidats ou pourraient être utilisés pour la sélection assistée par marqueurs (SAM) dans les programmes de sélection modernes (Aranzana et al., 2019).

Concernant l'abricotier, on peut relever deux études publiées récemment portant sur l'analyse de la résistance à la sharka et au chancre bactérien par la génétique d'association

(Mariette et al., 2016; Omrani et al., 2019).

En revanche dans le cas du pêcher, il semble qu'aucune étude GWAS n'ait encore été menée à ce jour sur des résistances ou des tolérances vis à vis de bioagresseurs.

1.6 Objectifs du stage et stratégies mises en place

L'objectif global de ce stage est d'initier l'étude de la résilience et de la robustesse des arbres fruitiers lorsqu'ils sont menés en conditions de faible protection phytosanitaire. Les sous-objectifs sont : dans un premier temps d'identifier les critères phénotypiques de la résistance ou de la tolérance des parties végétatives de l'arbre vis à vis de multiples bioagresseurs. Puis dans un second temps de mettre en évidence les facteurs génétiques liés à ces gammes de sensibilité pour essayer de disséquer l'architecture génétique de la résilience chez l'abricotier et le pêcher.

Pour répondre à ces objectifs, il s'agira d'étudier le comportement d'abricotiers et de pêchers dans des conditions de faible protection phytosanitaire et ce dans plusieurs environnements. En pratique cela consiste à mesurer des gammes de sensibilité pour un cortège naturel de bioagresseurs sur des core-collections de pêchers et d'abricotiers mises en place par INRAE. Une comparaison des différents résultats obtenus entre le pêcher et l'abricotier permettra de voir s'il y a des similitudes vis à vis de l'adaptation de ces deux espèces à la réduction des pesticides et si l'on est confronté aux mêmes limites dans ces deux systèmes. Enfin, les outils de génétique d'association seront mobilisés chez le pêcher pour identifier les zones du génome impliquées dans la sensibilité à un ou de multiples bioagresseurs.

2 - Matériel et méthodes

2.1 Matériel végétal

Le matériel végétal utilisé pour cette étude est constitué de deux core-collections d'abricotiers et de pêchers :

La collection d'abricotier comprend 150 accessions greffées sur des porte-greffes pêcher Montclar®Chanturgue. Ces accessions ont été choisies parmi les collections INRAE pour maximiser la variabilité phénotypique et génétique en se basant sur l'étude de marqueurs microsatellites (Bourguiba et al., 2012). Ces 150 cultivars présentent une diversité génétique large et sont issus de diverses origines géographiques représentant les cinq groupes génétiques connus (Bourguiba et al., 2020).

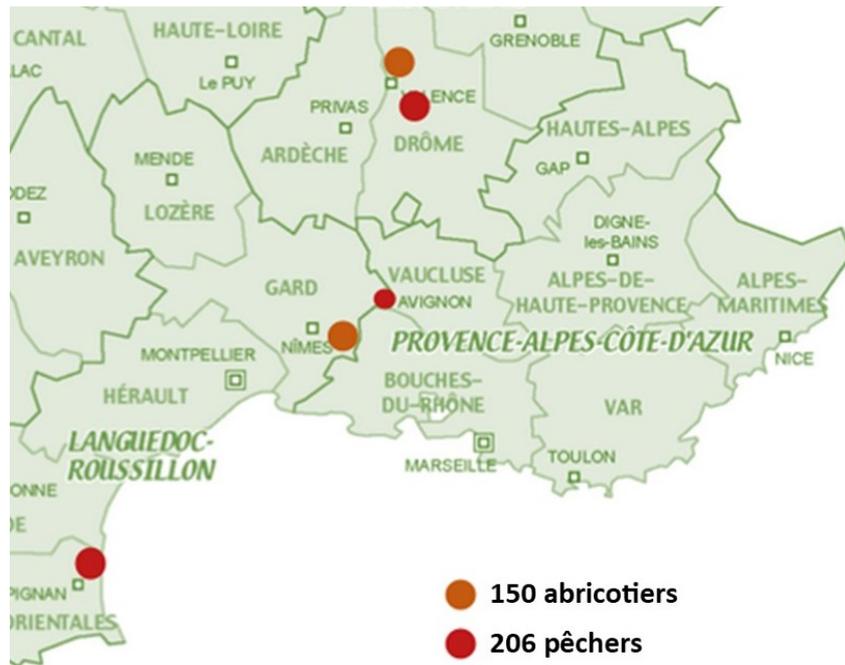


FIGURE 2 – Carte de la répartition des core-collections d'abricotiers et de pêcheurs

Concernant le pêcher, la collection est formée par 206 accessions toutes greffées sur des porte-greffes de type Montclar®Chanturgue et sélectionnées parmi les collections INRAE conservées à Bordeaux et à Avignon. Le choix de ces accessions a été effectué en deux étapes avec dans un premier temps la réalisation d'une pré-sélection basée sur des informations de pedigree ainsi que sur la connaissance de divers caractères. Puis dans un second temps, le génotypage d'une partie de ces accessions (réalisé avec une puce Illumina SNP 9k) a permis d'écarter les accessions synonymes. La diversité génétique contenue dans cette core-collection est importante avec notamment la présence d'accessions sauvages étroitement apparentées à *P.persica*.

2.2 Dispositif expérimental

La collection de pêchers est présente sur 3 lieux (figure 2) :

- Sur le site de la Station Expérimentale Fruits de Rhône Alpes (SEFRA) à Étoile-sur-Rhône (Drôme) ;
- Sur le site de la Sica-Centrex à Torreilles (Pyrénées-Orientales) ;
- Sur le site des Garrigues de l'INRAE Saint Maurice à Avignon (Vaucluse).

Concernant les sites de Torreilles et de la SEFRA, le panel a été planté en verger fin janvier 2019 selon un dispositif randomisé comportant 2 blocs avec une réplication par bloc pour chaque accession. Deux modalités de plantation ont été mobilisées selon le bloc : le premier bloc a été planté "en scion" (i.e. plantation du porte greffe greffé après prise effective de la greffe) et le second bloc a été greffé en place (i.e. plantation du porte greffe seul et greffage de la variété quelques mois plus tard). Pour le site des Garrigues, il n'y a qu'un seul arbre par accession de présent étant donné que cette parcelle a initialement été implantée avec un objectif de conservation des accessions de la core-collection. Les arbres ont été plantés "en scion" fin janvier 2019 et la parcelle n'est pas strictement randomisée.

La collection d'abricotiers quant à elle est présente sur deux lieux (figure 2) :

- Sur le site INRAE de l'UERI Gotheron (Drôme) ;
- Sur le site INRAE de l'Amarine à Bellegarde (Gard).

Le panel d'abricotier a été planté en verger selon un dispositif randomisé comptant 5 blocs avec une réplication de chaque accession par bloc. À Gotheron, ce sont des porte-greffes qui ont été plantés début 2017 pour un greffage en place des accessions en fin d'été de la même année. La plantation a eu lieu l'année suivante sur le site d'Amarine selon le même mode de plantation. Le dispositif est complet sur le site de Gotheron et il est actuellement en cours d'être complété sur le site de l'Amarine.

Pour l'ensemble des vergers, la règle générale du mode de conduite tend vers la diminution voire l'absence de protection phytosanitaire. Dans le cas des vergers d'abricotiers, seule la protection contre le psylle vecteur de l'Enroulement Chlorotique de l'Abricotier (ECA) est maintenue pour éviter de perdre un nombre trop important d'arbre. Pour les pêchers, des traitements préventifs contre la cloque sont réalisés ainsi que de la confusion sexuelle et quelques traitements insecticides notamment pour lutter contre la tordeuse orientale et les pucerons.

2.3 Phénotypage des caractères d'intérêt

Les différentes notations ont été réalisées arbre par arbre entre 2020 et 2021 en respectant les protocoles d'observation établis ci-après. Dans la mesure du possible, toutes les observations ont été réalisées par au moins deux notateurs de façon simultanée.

2.3.1 Phénotypage des stades phénologiques

Trois traits relatifs à la phénologie ont été observés : les dates de floraison (dates auxquelles 50% des fleurs d'un arbre ont atteint le stade 65 BBCH (Meier, 2018)) ; les dates de pointe verte (dates auxquelles 50% des bourgeons foliaires d'un arbre ont atteint le stade 09 BBCH (Meier, 2018), uniquement pour le pêcher) et la floribondité (estimation de la densité de fleurs par arbre, notée de 0 à 4, uniquement pour l'abricotier).

Les dates de floraison et de pointe verte sont exprimées en nombre de jours écoulés depuis le 1^{er} Janvier de l'année de notation.

2.3.2 Phénotypage des bioagresseurs du pêcher

Pour la majorité des notations des bioagresseurs sur pêcher, ce sont les échelles de notation de FRUINOV qui ont été utilisées (FRUINOV, 2019).

Les observations ont porté sur les bioagresseurs suivants : la cloque du pêcher, l'oïdium, le coryneum, les pousses minées (par la tordeuse orientale du pêcher ou la petite mineuse) et les pucerons. Les différentes échelles de notations utilisées pour chaque bioagresseurs sont regroupées en annexe A.

Concernant les pucerons, la même grille de notation est utilisée pour l'ensemble des pucerons observables sur pêchers et pour chaque observation, le type de puceron présent a été relevé (annexe A.5). Enfin, étant donné que la tordeuse orientale et la petite mineuse provoquent des dégâts similaires, il est impossible de différencier à l'œil nu le ravageur impliqué. Par la suite, nous parlerons donc de pousses minées par la tordeuse orientale ou par la petite mineuse.

2.3.3 Phénotypage des bioagresseurs de l'abricotier

Monilia sur fleur et sur rameaux

Pour chaque arbre, l'intensité des attaques de moniliose est estimée en évaluant le pourcentage de rameaux à fleurs desséchés par le monilia par rapport à l'ensemble des rameaux à fleurs de l'arbre. Les observations sont réalisées un mois après floraison de manière à ce que tous les symptômes de moniliose sur rameaux soient apparus et avant que le développement de la végétation ne gêne cette notation.

Rouille

Les notations de dégâts de rouille se font *via* l'estimation de quatre paramètres : la fréquence des symptômes (pourcentage de feuilles atteintes par au moins un symptôme) ; l'intensité des symptômes (nombre moyen de symptômes par feuille touchée) ; le pourcentage de feuilles chutées à cause de la rouille et la "note globale de rouille" qui correspond, pour un individu donné, à la somme de ses notes de fréquence et d'intensité de symptômes. Les échelles de notation utilisées pour noter les dégâts de rouille sont présentes en annexe B.1.

Coryneum

Concernant la notation des dégâts de coryneum sur abricotier, une double notation de la fréquence et de l'intensité des symptômes a également été réalisée. Et de même que pour la rouille une "note globale de coryneum", qui correspond à la somme des notes de fréquence et d'intensité des symptômes de coryneum pour un individu donné, a été calculée. Les échelles de notation utilisées pour noter les dégâts de coryneum sont présentes en annexe B.2.

Chancre bactérien

Les notations de chancre bactérien se déroulent entre fin mai début juin après la réactivation vasculaire qui laisse apparaître les symptômes. Pour chaque arbre, l'intensité des attaques est estimée en évaluant le pourcentage de branches desséchées par le chancre bactérien.

2.4 Génotypage de la core-collection de pêchers

Sur les 206 accessions appartenant à la core-collection de pêchers, 192 ont été génotypées à l'aide de la nouvelle version de la puce SNP Illumina à haute densité (18K) mise en place pour l'étude du pêcher. Cette puce a été développée par l'International Rosaceae SNP Consortium (IRSC) et vient compléter la puce initiale pêcher 9k (Verde et al., 2012). Le prélèvement des

échantillons et l'extraction de l'ADN ont été réalisés au sein du GAFL et le génotypage par la société Neogen. Pour ces 192 échantillons, un ensemble initial d'environ 16,000 SNPs était disponible à l'issue du génotypage.

2.5 Traitement statistique des données

L'ensemble des analyses statistiques des données phénotypiques et génotypiques ont été réalisées en utilisant le logiciel R version 4.0.2 (R-Core-Team, 2020).

2.5.1 Analyse des données phénotypiques

Dans le cas de l'abricotier, nous avons choisi de ne considérer que les données du verger de Gotheron car le dispositif présent sur le domaine de l'Amarine n'était pas suffisamment complet (environ un tiers des arbres sont manquants). Des régressions linéaires multiples ont été réalisées pour modéliser la part des facteurs génétiques et environnementaux dans la variation observée. Dans ce cas, l'environnement correspond à l'année d'observation. Différents modèles ont été testés en considérant le génotype comme effet aléatoire et en incluant des effets spatiaux (bloc) ainsi que des covariables pour certains traits lorsque c'était judicieux (risque de contamination pour l'étude du monilia par exemple).

La note de risque de contamination au monilia est un facteur calculé pour chaque génotype en utilisant des données de pluviométrie et de phénologie de la floraison dans le but d'apporter une information supplémentaire vis à vis de la pression de la maladie dans la parcelle pour une année donnée (Tresson et al., 2020).

Les modèles étudiés se présentent alors sous la forme suivante (équation 1) :

$$Y_{i,j,k} = \mu + \lambda_i + \beta_j + \rho_{i,k} + G_k + G\lambda_{i,k} + \epsilon_{i,j,k} \quad (1)$$

avec $G_k \sim N(0, \sigma_G^2)$ indépendantes et identiquement distribuées (iid) et $\epsilon_{i,j,k} \sim N(0, \sigma_\epsilon^2)$ iid.

$Y_{i,j,k}$ est le phénotype de l'accession k dans l'environnement i et le bloc j ; μ est la moyenne générale des observations ; λ_i est l'effet fixe de l'année i ; β_j est l'effet fixe du bloc j ; $\rho_{i,k}$ l'effet fixe de la covariable liée à l'environnement i pour l'accession k (quand il y en a une), G_k est l'effet aléatoire de l'accession k ; $G\lambda_{i,k}$ est l'effet aléatoire d'interaction entre l'accession k et l'environnement i ; et enfin $\epsilon_{i,j,k}$ le terme d'erreur aléatoire.

Ce modèle permet d'estimer une variance génétique σ_G^2 , une variance due à l'interaction entre l'accession et l'année d'observation $\sigma_{G\lambda}^2$ et une variance résiduelle σ_ϵ^2 . Une héritabilité au sens large de chaque caractère étudié a été calculée selon la formule 2 (Holland et al., 2003).

$$H^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \frac{\sigma_{G\lambda}^2}{n\lambda} + \frac{\sigma_\epsilon^2}{nR}} \quad (2)$$

avec $n\lambda$ la moyenne du nombre d'années d'observation par accession et nR la moyenne du nombre de répétitions par accession et par an.

Dans le cas du pêcher, étant donné que les blocs greffés en place présentaient trop d'accessions manquantes en plus d'avoir une année de retard de croissance par rapport au bloc planté sur scion, nous avons choisi de ne considérer qu'une seule répétition par lieu et par génotype. De ce fait, il n'est alors pas possible d'interpréter les effets d'interaction entre génotype et environnement. Notons que dans ce cas, l'environnement correspond au lieu d'observation. Les modèles ont été adaptés et se présentent alors sous la forme suivante (équation 3) :

$$Y_{i,k} = \mu + \lambda_i + \rho_{i,k} + G_k + \epsilon_{i,k} \quad (3)$$

avec $G_k \sim N(0, \sigma_G^2)$ iid et $\epsilon_{i,k} \sim N(0, \sigma_\epsilon^2)$ iid

où $Y_{i,k}$ est le phénotype de l'accession k dans le lieu i ; μ est la moyenne générale des observations; λ_i est l'effet fixe du lieu i ; $\rho_{i,k}$ l'effet fixe de la covariable liée au lieu i pour l'accession k (lorsqu'il y en a une), G_k est l'effet aléatoire de l'accession k ; et enfin $\epsilon_{i,k}$ le terme d'erreur aléatoire.

Grâce à ce modèle, il est possible d'estimer une variance génétique σ_G^2 et une variance résiduelle σ_ϵ^2 , ce qui permet de calculer l'héritabilité au sens large du caractère étudié en utilisant la formule 4 (Holland et al., 2003).

$$H^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \frac{\sigma_\epsilon^2}{nR}} \quad (4)$$

avec nR la moyenne du nombre de répétitions par accession.

Ces modèles multi-environnements ont été utilisés pour modéliser les corrélations d'un même génotype entre les environnements (lieu ou année selon le trait étudié). Un modèle mono-environnement a également été réalisé pour chaque environnement selon le modèle linéaire mixte suivant (équation 5) :

$$Y_{j,k} = \mu + \beta_j + \rho_k + G_k + \epsilon_{j,k} \quad (5)$$

avec $G_j \sim N(0, \sigma_g^2)$ iid et $\epsilon_{j,k} \sim N(0, \sigma_\epsilon^2)$ iid

où $Y_{j,k}$ est le phénotype de l'accession k dans le bloc j ; μ est la moyenne générale des observations; β_j est l'effet fixe du bloc j ; ρ_k l'effet fixe de la covariable pour l'accession k (quand il y en a une); G_k est l'effet aléatoire de l'accession k et enfin $\epsilon_{j,k}$ le terme d'erreur aléatoire.

L'héritabilité au sens large du caractère étudié a pu être calculé en utilisant la même formule que précédemment (formule 4) (Holland et al., 2003).

Des transformations des données ont été réalisées dans le cas des dégâts de cloque et de monilia en passant par $\ln(Y_{i,j,k} + 1)$ afin de corriger des distributions non-normales. Le choix de la transformation a été justifié par une nette augmentation de la P-value obtenue avec un test de Shapiro réalisé sur les résidus des modèles mixtes.

Des "Best unbiased linear predictors" (BLUPs) ont été calculés à partir des modèles mixtes multi-environnements sur les effets aléatoires G . Ces prédicteurs extraits des modèles mixtes multi-environnements ont ensuite été utilisés comme données phénotypiques d'entrée pour les analyses de génétique d'association.

Des analyses en composante principale (ACP) ainsi que des calculs de coefficients de corrélation 2 à 2 ont été réalisés sur les BLUPs génotypiques calculés à partir des modèles multi-environnements afin d'examiner les corrélations entre les différents traits d'intérêt étudiés.

Pour finir, afin d'intégrer l'ensemble des notes de dégâts des bioagresseurs en un seul indicateur, un index a été calculé pour chaque accession. Dans un premier temps une normalisation des données a été effectuée afin de préserver la forme de la distribution de chaque variable tout en les rendant facilement comparables sur une même "échelle" allant de 0 à 1 (équation 8 de l'annexe C). Puis les notes relatives à chaque bioagresseur ont été pondérées selon l'importance des dégâts que peut causer ce bioagresseur. Les annexes D.1 et D.2 récapitulent les pondérations réalisées respectivement pour le pêcher et pour l'abricotier. Enfin, pour chaque accession, les notes pondérées relatives aux dégâts des différents bioagresseurs observés ont été sommées pour obtenir une note finale par accession appelée par la suite "Note globale de dégât".

2.5.2 Analyse des données génotypiques pour la core-collection de pêchers

Filtrage des données :

La matrice de marqueurs moléculaires issue du génotypage de la population de pêcher a été convertie en doses alléliques codées en 0 (homozygote pour l'allèle de référence), 1 (hétérozygote) et 2 (homozygote pour l'allèle alternatif) avec le package `snpReady` (Granato et al., 2008). Trois filtres ont ensuite été appliqués afin d'éliminer les variants rares et ainsi éviter les faux positifs :

- Un premier filtre sur la proportion de données manquantes au marqueur fixé à 10% ;

- Un second filtre sur la fréquence d'allèle mineur (MAF) qui a été fixé à 2% (ce qui correspond à 3.84 individus);
- Un dernier filtre sur le taux d'hétérozygotie au marqueur fixé à un maximum de 98%.

Après l'application de ces différents filtres, il reste près de 14, 000 SNPs dans la matrice de marqueurs moléculaires.

Estimation du déséquilibre de liaison :

Le déséquilibre de liaison (DL) a été évalué en utilisant la mesure de r^2 (Hill and Robertson, 1968). La décroissance du DL a été examinée pour chaque chromosome en échantillonnant aléatoirement 100 000 couples de marqueurs par chromosome. Les valeurs de r^2 intra-chromosomiques ont ensuite été tracées en fonction de la distance physique (Kb). La décroissance ajustée du déséquilibre de liaison a été estimée à l'aide d'une courbe de régression polynomiale pondérée localement (LOESS) calculée avec le package "stats". Ce travail a également été réalisé à l'échelle du génome entier en échantillonnant 100 000 valeurs de r^2 parmi celles calculées pour chacun des chromosomes.

Étude de la structuration génétique :

La structuration génétique de la core-collection de pêcheurs a été évaluée à l'aide de trois méthodes différentes, toutes basées sur une réduction dimensionnelle à partir de la matrice de dosage allélique :

- Une analyse en composante principale (ACP) qui a été réalisée sur les doses alléliques avec le package ade4 sous R (Dray and Dufour, 2007);
- Une analyse discriminante sur les composantes principales (DAPC) dont le but est d'identifier et de décrire des groupes d'individus génétiquement apparentés (Jombart et al., 2010). La méthode des K-means a été employée pour définir le nombre de groupes pour un K allant de 1 à 10 avec le package Adegenet sous R (Jombart, 2008);
- Une analyse utilisant la méthode de sparse non-negative matrix factorization (SNMF) qui détermine à partir d'une matrice de SNPs le nombre de groupes génétiques (K) puis qui calcule la probabilité pour chaque lignée d'appartenir à un groupe génétique (Frichot et al., 2014). L'inférence du nombre de groupes génétique a été réalisée avec un K allant de 1 à 10 et le choix du nombre de groupes a été fait en utilisant la méthode de cross-validation ainsi que la méthode Evanno. Le R package LEA a été utilisé pour cette analyse (Frichot and François, 2015).

Estimation de l'apparentement :

L'apparentement entre les accessions de la core-collection a été évalué en se basant sur l'estimateur proposé par VanRaden (2008) (équation 9 de l'annexe E). Cette matrice de kinship, nommée K , a été calculée avec le package rrBLUP (Endelman, 2011). Une heatmap a été tracée à partir de cette matrice pour permettre une évaluation visuelle de l'apparentement.

2.5.3 Étude de génétique d'association (GWAS) : modèle mixte multi locus

Les analyses GWAS ont été réalisées à l'aide d'une approche multi-locus en utilisant le package MLMM ("multi linear mixt model") tel que proposé par Segura et al. (2012). Nous avons choisi de privilégier cette méthode car l'approche multi-locus permet de prendre en compte une partie du biais statistique généralement attribué à la structure des populations ainsi qu'à l'apparentement génétique entre les individus (Setakis et al., 2006).

Cette méthode est basée sur l'inclusion pas à pas du marqueur avec la plus petite P-value comme régresseur fixe dans un modèle qui contient un effet polygénique aléatoire, comme dans le modèle GWAS classique de Yu et al. (2006) (équation 7). Les variances polygéniques (σ_u^2) et résiduelles (σ_ϵ^2) sont réévaluées à chaque étape, et un nouveau balayage du génome restant est effectué. Plus les régresseurs sont intégrés dans le modèle, plus la variance attribuée au terme polygénique aléatoire est faible. Cette étape d'inclusion forward s'arrête lorsque la proportion de variance expliquée par cet effet polygénique est proche de zéro. S'en suit une dernière étape d'élimination backward qui consiste en une élimination itérative du cofacteur le moins significatif dans le dernier modèle mixte jusqu'au modèle nul. L'identification du meilleur modèle se fait en utilisant le critère "*mbonf*" qui sélectionne le modèle le moins parcimonieux dont tous les cofacteurs sont significatifs (seuil 5% après correction de Bonferroni).

Le modèle nul (étape 0 de l'inclusion forward) s'écrit de la manière suivante (équation 6) :

$$y = \beta_0 + Zu + \epsilon \quad (6)$$

avec $u \sim N(0, \sigma_u^2 K)$, $\epsilon \sim N(0, \sigma_\epsilon^2)$

où y est le vecteur des données phénotypiques, β_0 est le vecteur des effets fixes autres que ceux dus aux marqueurs ou aux effets de structuration du panel, Z est la matrice d'incidence reliant les observations à leur génotype, u est le vecteur des effets aléatoires additifs et ϵ est le vecteur des effets résiduels correspondant à la part de variabilité phénotypique qui n'est pas expliquée par le modèle. ϵ est un effet aléatoire qui suit une loi normale centrée réduite.

TABLEAU 2 – Bilan des notations effectuées sur pêcher dans les différents environnements d'étude

	Date de Floraison	Date de pointe verte	Cloque (0-4)	Puceron (0-4)	Coryneum (0-4)	Pousses minées (tordeuse orientale ou petite mineuse) (0-4)	Oïdium (1,2,3,5,7,9)
SEFRA	X	X	X	X	X	X	
Garrigues	X	X	X	X	X	X	X
Torreilles	X	X			X		X

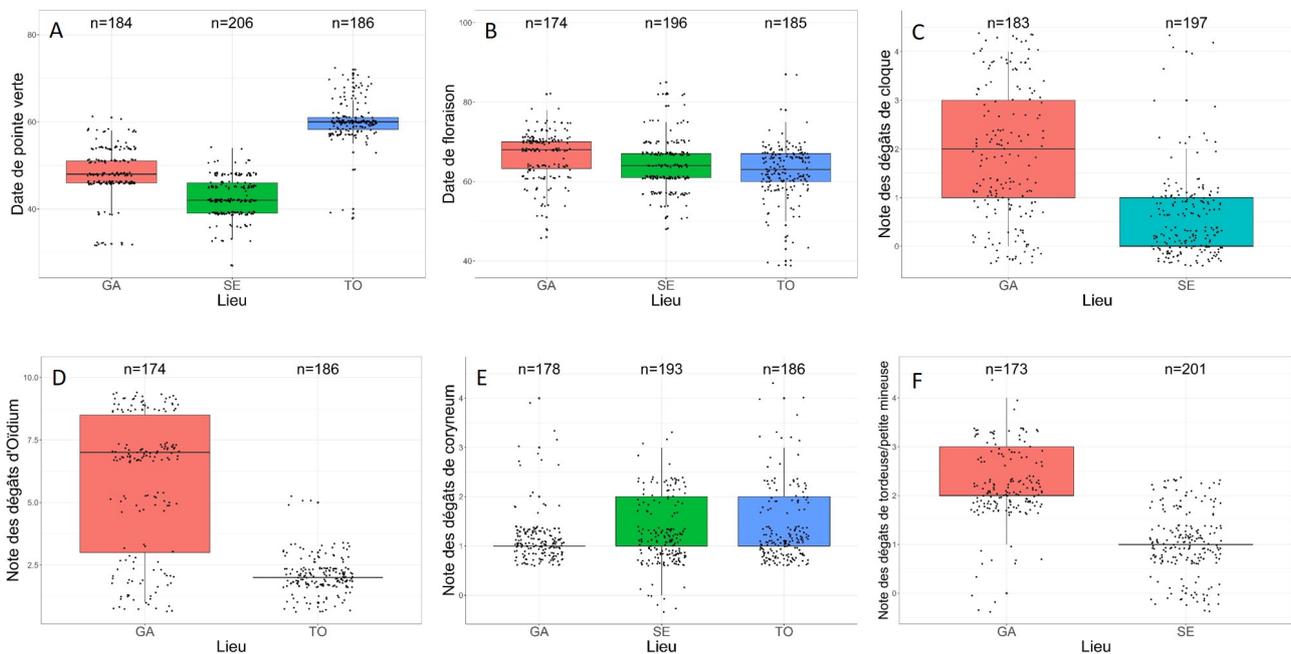


FIGURE 3 – Boxplot représentant l'étendue de la distribution observée pour les différentes variables étudiées sur la core-collection de pêchers selon le lieu d'observation

(A) date de pointe verte, (B) date de floraison, (C) note de dégâts de cloque, (D) d'oïdium, (E) de coryneum et (F) de pousses minées par la tordeuse orientale ou la petite mineuse selon le lieu d'observation, Garrigues (GA), SEFRA (SE) et Torreilles (TO).

Puis lors des étapes d'inclusion forward, les modèles GWAS s'écrivent de la manière suivante (équation 7) :

$$y = X\beta + Zu + \epsilon \quad (7)$$

avec $u \sim N(0, \sigma_u^2 K)$, $\epsilon \sim N(0, \sigma_\epsilon^2)$

où y est le vecteur des données phénotypiques, X est la matrice d'incidence des effets fixes, β est le vecteur des effets fixes, Z est la matrice d'incidence reliant les observations à leur génotype, u est le vecteur des effets aléatoires additifs, ϵ est le vecteur aléatoire des erreurs. K correspond à la matrice d'apparentement estimée à partir de tous les marqueurs disponibles (équation 10 de l'annexe F).

Étant donné que ce modèle ne tolère pas de données manquantes dans la matrice des SNPs, une imputation des données manquantes a été réalisée avec la classe génotypique la plus fréquente au marqueur.

Les résultats de GWAS sont représentés sur un manhattan plot avec le $-\log(\text{P-values})$ correspondant à chaque SNP selon sa position sur le génome. Les marqueurs identifiés comme significativement liés aux variations phénotypiques apparaissent comme supérieurs au seuil de significativité calculé avec la méthode de Bonferroni en prenant en compte le nombre total de tests effectués (Abdi, 2007).

3 - Résultats

3.1 Analyse des données phénotypiques pour la core-collection de pêchers

3.1.1 Description préliminaire des caractères et analyse de la variance

Chez le pêcher, les données ont été collectées en 2021 dans les vergers des Garrigues, de la SEFRA et de Torreilles (le tableau 2 récapitule les différents caractères observés). Le cas des dégâts de pucerons mis à part, on observe une ségrégation importante des différents traits étudiés parmi les accessions constituant la core-collection de pêchers (figures A à F de l'annexe G). Cette variabilité importante dans le comportement des accessions est particulièrement visible pour les traits liés aux stades phénologiques (avec des dates de pointe verte qui s'étalent du 27 janvier au 16 mars et dates de floraison du 8 février au 28 mars). Concernant les dégâts des différents bioagresseurs, il y a une couverture de l'ensemble des gammes de notation pour chacun d'entre eux, même si on peut relever dans le cas du coryneum une surreprésentation de

TABLEAU 3 – Tableau récapitulatif des résultats des modèles mixtes pour les différents caractères d'intérêt étudiés chez le pêcher

Caractère	Moyenne	Ecart type	Effet fixe significatif	Variance des effets aléatoires			
				G	R	nR	H ²
Date floraison	64.40	6.70	Lieu	33.56	9.83	2.73	0.903
Date pointe verte	50.24	8.90	Lieu	10.60	14.64	2.80	0.669
Cloque	0.62	0.56	Lieu, date de pointe verte	0.05	0.14	1.91	0.416
Oïdium	3.88	2.74	Lieu	0.27	3.81	1.80	0.113
Coryneum	1.26	0.60	Lieu	0.05	0.30	2.73	0.333
Pousses minées (tordeuse orientale ou petite mineuse)	1.58	0.86	Lieu	0.09	0.33	1.85	0.326
Pucerons	0.14	0.60	Lieu	0.01	0.34	1.86	0.047

G désigne l'effet génétique, R l'effet résiduel, nR la moyenne du nombre de répétitions par accession et H² correspond à l'héritabilité au sens large.

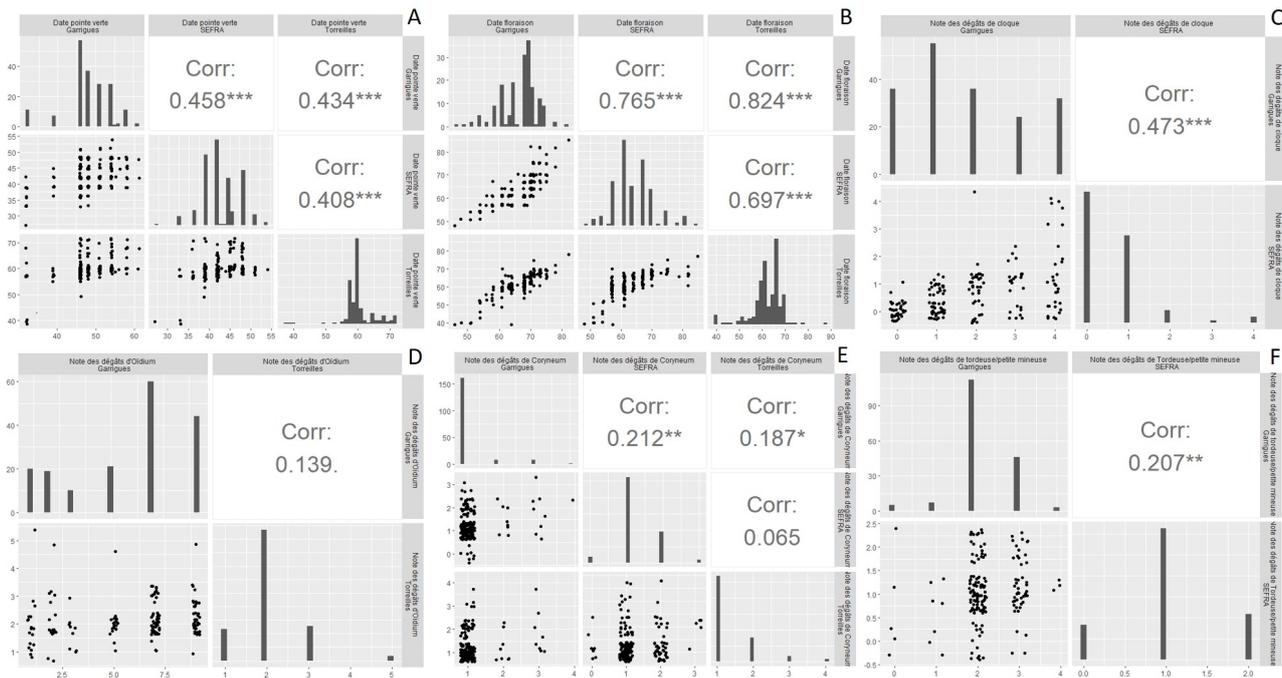


FIGURE 4 – Visualisation des corrélations entre les différents caractères étudiés sur la core-collection de pêchers pour les différents lieux d'observation

(A) Corrélation entre les dates de pointe verte, (B) entre les des dates de floraison, (C) entre les notes de dégâts de cloque, (D) entre les notes de dégâts d'oïdium, (E) entre les notes de dégâts de coryneum et (F) entre les notes de dégâts de tordeuse orientale ou de petite mineuse pour leurs lieux d'observation respectifs.

la note "1" (figure C, D, E et F de l'annexe G).

Pour l'ensemble des traits observés, on constate que le lieu d'observation a un impact significatif (tableau 3). Excepté pour le coryneum, les dégâts liés aux autres bioagresseurs étudiés sont à la fois plus importants et plus variables aux Garrigues que dans les autres lieux considérés (figures 3.C à F).

L'étude des corrélations entre les différents environnements d'étude pour un trait donné nous renseigne sur la stabilité de ce trait pour une accession donnée entre les environnements. On constate alors que selon le trait étudié, ces corrélations entre environnements vont fluctuer considérablement avec des corrélations élevées pour les traits liés aux stades phénologiques ou aux dégâts de cloque et plus faibles pour les autres bioagresseurs (figures 4.A à F). Enfin, on constate que ce sont les caractères qui ségrègent le moins qui ont les corrélations inter-lieux les plus faibles.

Pour les caractères liés aux stades phénologiques, on note des héritabilités importantes respectivement de 0.903 pour la date de pointe verte et 0.669 pour la date de floraison (tableau 3). En revanche, pour les traits liés aux dégâts de bioagresseurs les héritabilités estimées sont plus faibles allant de 0.113 pour les dégâts de coryneum à 0.416 pour les dégâts de cloque (tableau 3). On constate de plus que l'effet génétique est significatif pour l'ensemble des traits observés, excepté pour l'oïdium (tableau 3).

Les dégâts liés aux pucerons sont un cas particulier puisqu'on observe une répartition non homogène de dégâts au sein des parcelles avec la présence de foyers d'infection (figures A et B de l'annexe H). Tous les arbres n'ont donc pas été soumis à la même pression de ce ravageur. Aux Garrigues, 18 arbres sont colonisés par les pucerons et seulement 4 à la SEFRA avec un seul génotype commun dans les deux environnements.

Enfin, concernant la "note globale de dégât", on observe une variabilité importante de cette note avec un écart type de 0.92 et une moyenne de 3.47 (figure 5). La note maximale est de 5.85 et la note minimale est de 0.63, aucune accession ne présente une note de 0. Enfin, 2 accessions présentent une note inférieure à 1 (S1429 et S10326) et 10 accessions présentent une note supérieure à 5 (S4575, S3985, S3971, S4113, S6209, S4577, S5022, S5782, S3969, S2754). Différents profils d'accessions sont observables : des génotypes sont durement touchés par un bioagresseur et très peu par d'autres ; d'autres accessions en revanche sont moyennement touchées mais par l'ensemble des bioagresseurs.

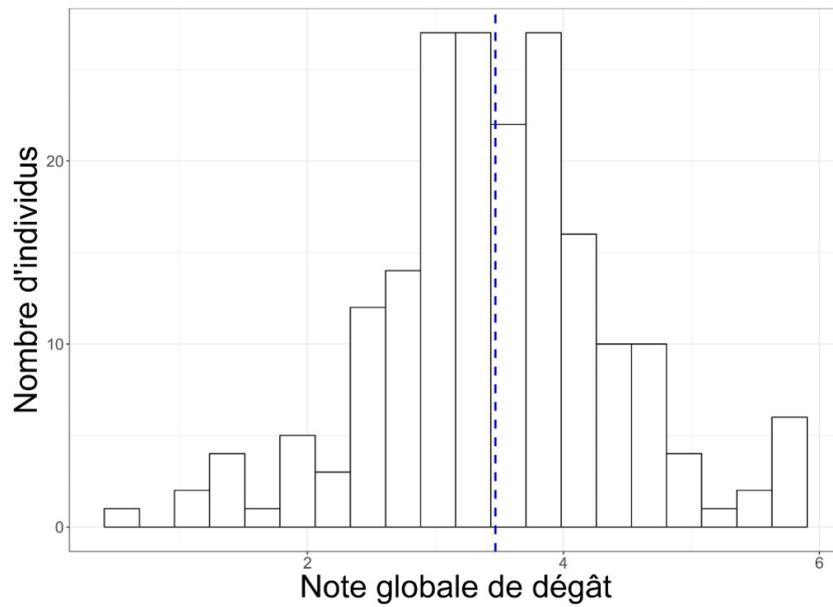


FIGURE 5 – Histogramme de la "note globale de dégât" calculée pour les individus de la core-collection de pêchers à partir des données de BLUPs génotypiques pour l'ensemble des bioagresseurs étudiés

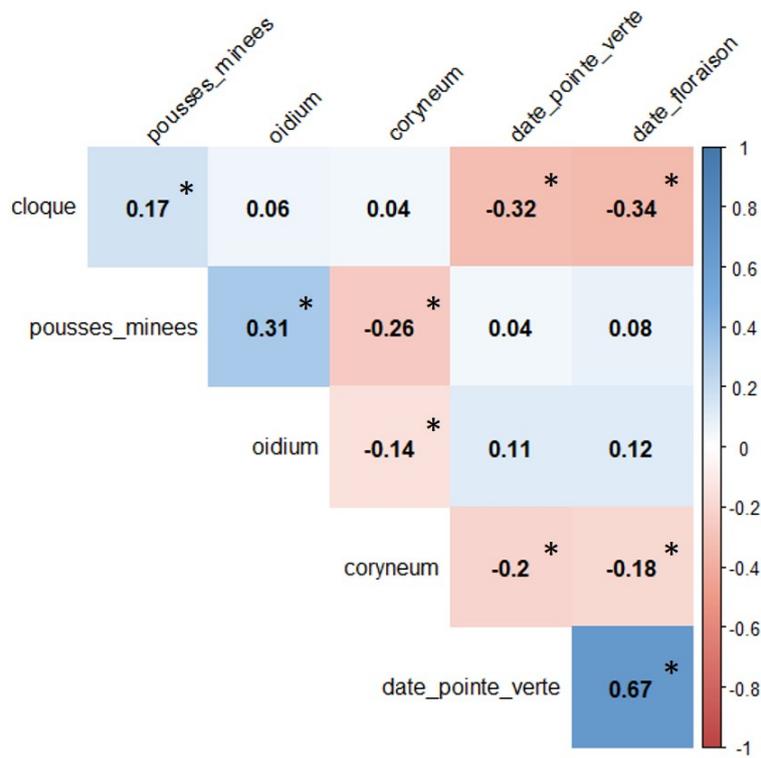


FIGURE 6 – Corrélation entre les BLUPs génotypiques calculés pour les différents caractères d'intérêt étudiés pour la core-collection de pêchers

Les cases de la matrice de corrélation qui présentent une étoile sont les cas pour lesquels les corrélations entre traits sont significatives.

3.1.2 Étude des relations entre les différents caractères étudiés

En moyenne, excepté entre la date de pointe verte et la date de floraison où le coefficient de corrélation s'élève à 0.67, on constate que les corrélations entre les différents traits sont globalement faibles (figure 6).

L'étude des résultats de l'ACP vient appuyer les observations réalisées précédemment puisqu'en dehors d'une corrélation importante entre les caractères de date de pointe verte et de date de floraison, il ne semble pas y avoir de lien étroit entre les différents traits. Aucune corrélation multiple entre les traits n'est identifiable (figure 7.A, B et C). En outre, sur ces biplots, la position des accessions forme un nuage de points globalement rond et non structuré. Ainsi, aucune typologie particulière des accessions ne semble observable. On constate cependant que des accessions se détachent sur certains axes avec par exemple l'accension S2873 présente des dégâts de coryneum très importants ou encore les accessions S4715 et S3922 expriment toutes deux des dégâts conséquents pour la cloque et l'oïdium.

3.2 Analyse des données phénotypiques pour la core-collection d'abricotiers

3.2.1 Description préliminaire des caractères et analyse de la variance

Dans le cas de l'abricotier, les données ont été collectées dans le verger de Gotheron entre 2020 et 2021 (le tableau 4 récapitule les différents caractères observés).

S'il y a une ségrégation importante des différents traits étudiés dans la core-collection d'abricotiers, il y a cependant une forte fluctuation de la variabilité selon les traits (figures 8.A à K). Elle est très importante dans le cas de la date de floraison ou pour la floribondité mais elle est beaucoup plus limitée dans le cas des dégâts de chancre (sur les 749 individus observés, 682 ont une note 0%) et pour le nombre de feuilles chutées dû à la rouille (580 individus sur 742 notés présentent une note de 0). Pour les notes de fréquence et d'intensité de rouille et de coryneum, on constate que la répartition entre les classes de notation n'est pas toujours homogène. Dans le cas de l'intensité de coryneum par exemple, il y a une surreprésentation de la note "1" et une sous-représentation des notes "4" et "5". Les "notes globales" semblent cependant corriger ces surreprésentations d'une des classes de notations tout en présentant une forte variabilité (écart type entre 1.59 et 2.14) (tableau 5).

Pour l'ensemble des traits étudiés, on constate des valeurs d'héritabilité élevées, entre 0.55 pour le chancre et 0.89 pour l'intensité de rouille. De plus, l'effet génétique lié à chacun de ces traits est significatif (tableau 5).

Seuls trois traits ont été observés sur plusieurs années : la date de floraison, la floribondité et les dégâts de monilia. L'effet de l'année est significatif uniquement pour la date de floraison et les dégâts de monilia (figures 9.A, B et C et tableau 5). Pour ces trois traits, le rapport des variances génétique et d'interaction génotype/environnement est élevé : 2.77, 2.78 et 4.40 respectivement pour la date de floraison, la floribondité et le monilia. Ceci indique un fort effet génétique devant celui de l'interaction génotype/environnement. En outre, les coefficients de corrélations calculés entre 2020 et 2021 sont assez élevés pour la date de floraison et la floribondité (figures A et B de l'annexe I) ce qui semble indiquer une stabilité importante de ces traits pour les accessions observées entre les années d'étude. Cette corrélation est plus faible dans le cas des dégâts de monilia (figure C de l'annexe I). Ceci peut s'expliquer notamment par le fait qu'entre 2020 et 2021 il y a eu une fluctuation importante de la pression de la maladie (valeur du risque de contamination de 1.16 en 2020 et de 0.18 en 2021).

Enfin, concernant la "note globale de dégât", on observe une variabilité importante de cette note avec un écart type de 0.72 et une moyenne de 3.75 (figure 10). La note maximale est de 6.37 et la note minimale est de 1.24, aucune accession ne présente une note de 0. Enfin, seule l'accession A1731 présente une note inférieure à 2 et 10 accessions présentent une note supérieure à 5 (A1813, A4415, A4586, A2335, A4394 et A2924).

3.2.2 Étude des relations entre les différents caractères étudiés

Pour les dégâts de coryneum et de rouille, les variables "fréquences", "intensité" et "note globale" sont fortement liées avec des coefficients de corrélation qui prennent des valeurs entre 0.64 et 0.98 (figure 11). Ce constat est confirmé par le fait que leur flèches sont très proches les unes des autres sur les différents biplots (figures 12.A, B et C). Si les notations en fréquence et en intensité apportent des informations complémentaires, leur forte corrélation avec la note globale semble indiquer qu'on peut se contenter d'analyser uniquement ce dernier caractère pour étudier les gammes des sensibilités des individus.

La variable "dégâts de monilia" est corrélée positivement avec la variable "floribondité" (coefficient de corrélation de 0.5) mais elle est négativement corrélée avec la variable "date de floraison" (coefficient de corrélation de -0.59). On peut également relever un pattern intéressant qui est que la floribondité est négativement corrélée avec les dégâts de chancre et de rouille (coefficient de corrélation entre -0.23 et -0.47). Les autres variables observées ne semblent pas être particulièrement corrélées deux à deux (figure 11).

Enfin, aucun profil très distinct d'accessions ne semble se détacher avec une répartition en un nuage de points globalement rond et non structuré sur les biplots (figures 12.A, B et C). Seules quelques accessions ressortent comme ayant des dégâts importants pour un bioagresseur

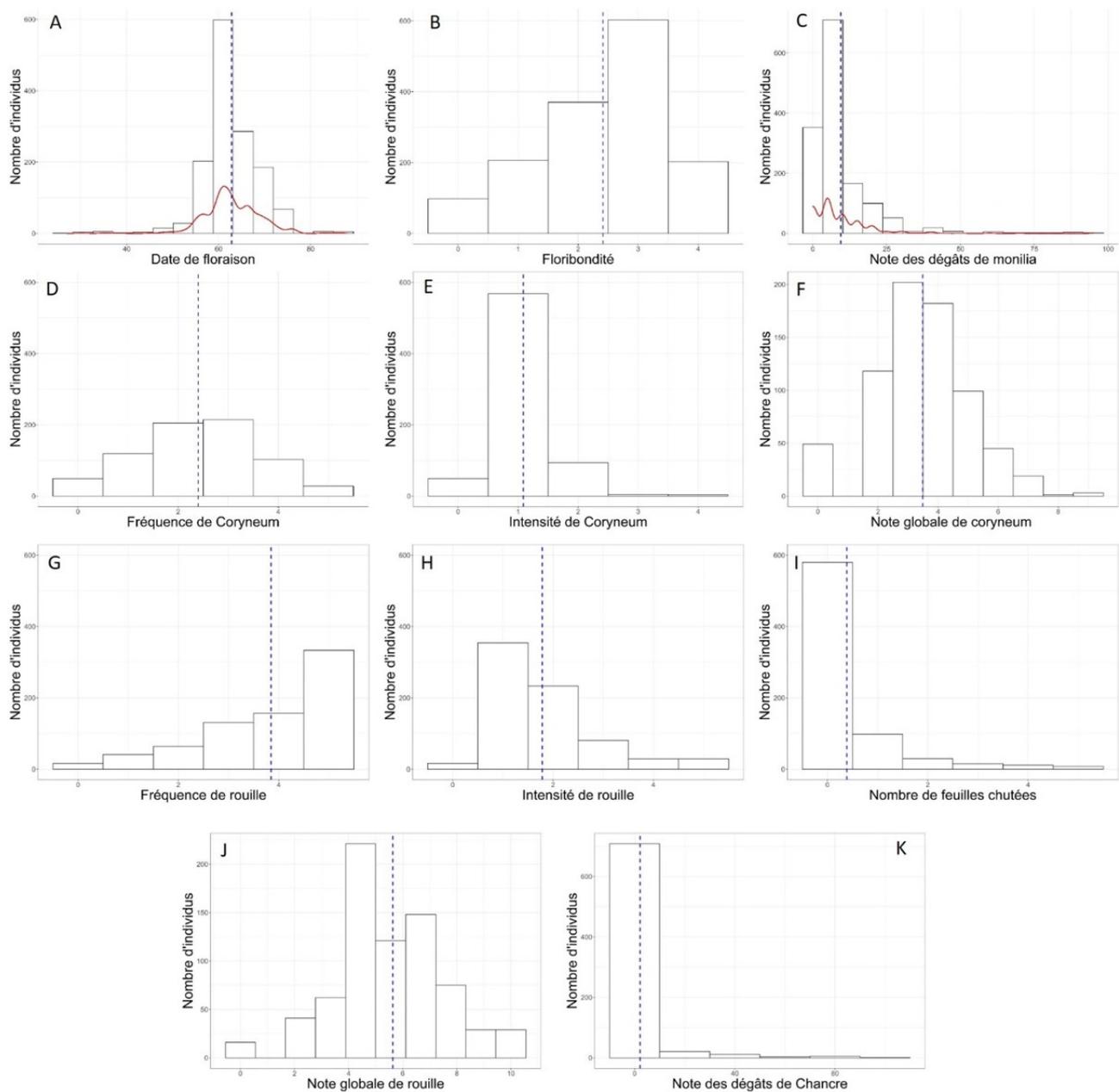


FIGURE 8 – Histogramme des observations cumulées sur les différentes années d'observation pour les caractères observés chez les individus de la core-collection d'abricotiers

(A) date de floraison, (B) floribondité, (C) note de dégâts de monilia, (D) fréquence de coryneum, (E) intensité de coryneum, (F) note globale de coryneum, (G) fréquence de rouille, (H) intensité de rouille, (I) note globale de rouille et (J) note de dégâts de chancre.

en particulier, comme par exemple l'accession A3865 qui présente des dégâts importants de coryneum.

3.3 Analyse de la diversité génétique au sein de la core-collection de pêcheurs

3.3.1 Étude de la structure génétique du panel d'étude

Comparaison entre les résultats des méthodes DAPC, SNMF et ACP :

Les méthodes DAPC et SNMF permettent toutes deux de conclure quant à une structuration génétique de la core-collection de pêcheurs en 3 grands groupes (figures 13 et 14). Le choix du nombre de groupe est basé sur l'étude des valeurs de BIC calculés pour chaque valeur de K dans le cas de la méthode DAPC (annexe J) et sur la méthode Evanno appuyée par l'étude de la courbe courbe de cross-entropy dans le cas de la méthode SNMF (figure A et B de l'annexe K). Notons que la taille de ces 3 grands groupes est variable avec 55, 95 et 42 accessions assignées au premier, au second et au dernier groupe avec la méthode DAPC et 57, 97 et 38 accessions assignées au premier, au second et au dernier groupe avec la méthode SNMF. Sur les 192 accessions génotypées, il y en a 182 qui ont été assignées au même groupe entre les deux méthodes. De plus, un très faible nombre d'accessions ont été attribuées uniquement à un seul groupe : 6 respectivement dans les groupes 1 et 2 (figure 14). Enfin, en considérant un seuil limite de 0.8 pour le coefficient individuel d'admixture, on observe un niveau élevé d'admixture au sein de la core-collection avec 50% des accessions qui dépassent ce seuil.

En outre, on constate que certaines origines géographiques sont surreprésentées dans certains groupes. Ainsi, les accessions du groupe 1 sont majoritairement originaires d'Europe, celles du groupe 2 proviennent en grande partie d'Amérique du Nord et celles du groupe 3 d'Asie (figures 15.A et B)

Comparaison entre les groupes génétiques identifiés et les "notes globales de dégât" :

La figure de l'annexe 16 représente les boxplots de la "note globale de dégât" pour les accessions de la core-collection de pêcheurs en fonction du groupe assigné par la méthode SNMF. La valeur de la note globale est significativement différente entre les groupes identifiés par la méthode SNMF. Les accessions du groupe 3 présentent en moyenne les notes les plus faibles et celles du groupe 2 présentent en moyenne les notes les plus importantes. Enfin, précisons que les 2 accessions qui présentaient des "notes globales de dégât" inférieures à 1 (S1429 et S10326, voir partie 3.1.2) sont attribuées au groupe 3 tandis que parmi les 10 accessions qui présentaient des

TABLEAU 5 – Tableau récapitulatif des résultats des modèles mixtes pour les différents caractères d'intérêts étudiés chez l'abricotier

Caractère	Moyenne	Ecart type	Effets fixes significatifs	Variance des effets aléatoires					
				G	G x λ	R	$n\lambda$	nR	H ²
Date de floraison	62.84	6.16	Bloc, année	20.66	7.47	9.15	1.94	4.87	0.78
Floribondité	2.41	1.09	Bloc	0.61	0.22	0.38	2	4.93	0.77
Monilia	1.79	1.16	Bloc, année, risque, floribondité	0.22	0.05	0.58	1.95	4.89	0.61
Rouille - Fréquence	3.85	1.34	Bloc	0.78	/	0.93	/	4.95	0.81
Rouille - Intensité	1.78	1.07	Bloc	0.69	/	0.43	/	4.95	0.89
Rouille - chuté	0.39	0.91	Bloc	0.52	/	0.31	/	4.95	0.89
Rouille – Note globale	5.63	2.14	Bloc	0.06	/	0.08	/	4.95	0.79
Coryneum – Fréquence	2.4	1.23	Bloc	0.50	/	0.99	/	4.82	0.71
Coryneum – Intensité	1.09	0.50	/	0.07	/	0.18	/	4.82	0.64
Coryneum – Note globale	3.49	1.59	Bloc	0.05	/	0.13	/	4.82	0.66
Chancre	2.14	10.09	/	19.80	/	81.92	/	4.96	0.55

G désigne l'effet génétique, $G \times \lambda$ l'effet d'interaction génotype année, R l'effet résiduel, $n\lambda$ la moyenne du nombre d'années d'observation par accession, nR la moyenne du nombre de répétitions par accession et par an et H² correspond à l'héritabilité au sens large.

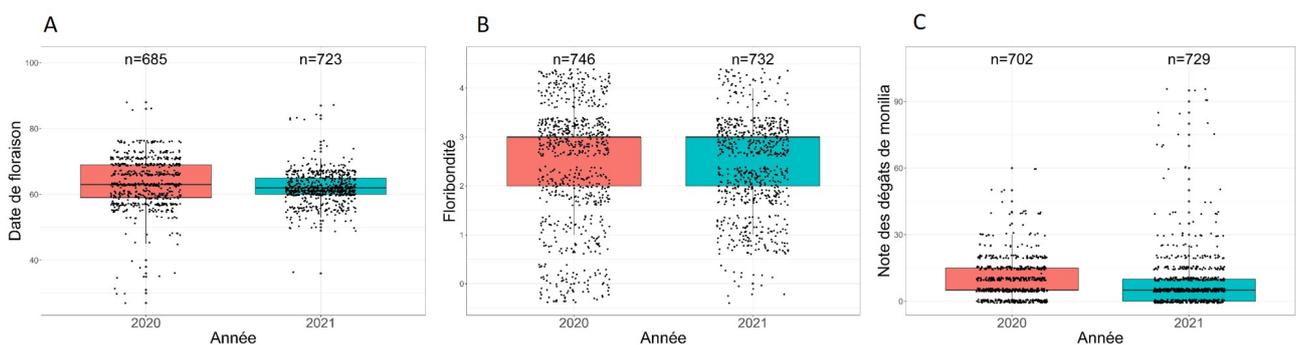


FIGURE 9 – Boxplot représentant l'étendue de la distribution observée pour les différentes variables étudiées sur la core-collection d'abricotiers selon l'année d'observation (2020 et 2021)

(A) date de floraison, (B) floribondité et (C) note de dégâts de monilia.

notes supérieures à 5 ; 9 ont été assignées au groupe 2.

3.3.2 Étude de l'apparentement au sein du panel d'étude

L'apparentement entre les différentes accessions est globalement faible avec des valeurs comprises entre -0.73 et 2.40. On peut cependant noter la présence de 7 couples avec une valeur d'apparentement assez élevée (>2). Sur la heatmap issue des données de la matrice d'apparentement, on observe que 3 blocs se détachent (annexe L). Ces trois clusters peuvent être reliés à la structuration du panel puisque les accessions assignées au groupe 1 par la méthode DAPC sont dominantes dans le cluster situé en haut à droite sur la heatmap. Les accessions assignées au groupe 2 sont majoritaires dans le cluster central. Enfin on observe une majorité d'accessions assignées au groupe 3 pour celui en bas à droite.

3.3.3 Étude du déséquilibre de liaison à l'échelle du génome entier

La décroissance du déséquilibre de liaison est significative à partir de 325 Kbases (figure 17). Sachant qu'avec nos marqueurs la taille du génome calculé vaut 225 Mbases, on peut considérer qu'il faille au moins 692 marqueurs ($225\ 000/325$) espacés régulièrement sur l'ensemble des chromosomes pour assurer une couverture complète du génome. Rappelons qu'après filtration, la matrice de SNPs utilisée pour les analyses GWAS compte environ 14 000 marqueurs. De plus, la densité de marqueurs est globalement homogène sur l'ensemble des chromosome (annexe M).

3.4 Confrontation entre les données phénotypiques et génotypiques : GWAS sur la core-collection de pêcheurs

Les analyses GWAS, réalisées sur les BLUPs génotypiques calculés à partir des modèles multi-environnements pour la core-collection de pêcheurs, ont permis de détecter un total de 6 SNPs significativement associés à 4 traits différents (tableau 6). Pour les dégâts de cloque et d'oïdium, aucun SNP n'a été détecté (figures A et B de l'annexe N).

Concernant la date de pointe verte et la date de floraison, 2 SNPs ont été détectés pour chacun de ces traits respectivement sur les chromosomes 2 et 4 et 1 et 2 (figures 18.A et B). On constate que pour l'ensemble de ces SNPs, les classes sont très déséquilibrées (annexe O.1 et P.1). Lorsque les 2 SNPs significatifs pour chacun de ces 2 traits sont mis en cofacteurs, ils expliquent conjointement 26.7% de la variance phénotypique dans le cas de la date de pointe verte, et 23.5% dans le cas de la date de floraison. Ceci indique que ces deux traits semblent être des caractères complexes. Enfin, l'étude des haplotypes formés par chacun de ces deux SNPs (annexe P.1 et P.2) nous permet d'émettre l'hypothèse d'un effet additif des allèles pour chacun de ces traits.

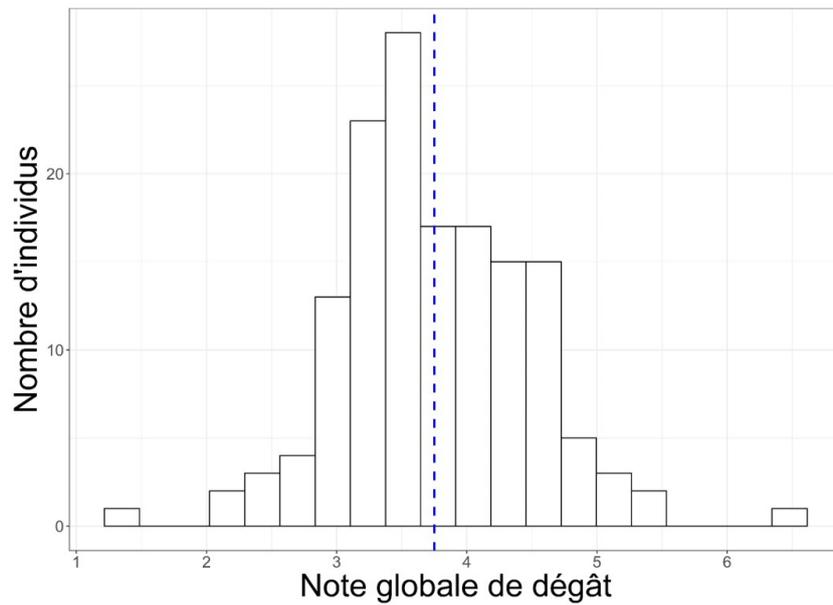


FIGURE 10 – Histogramme de la "note globale de dégât" calculée pour les individus de la core-collection d'abricotiers à partir des données de BLUPs génotypiques pour l'ensemble des bioagresseurs étudiés

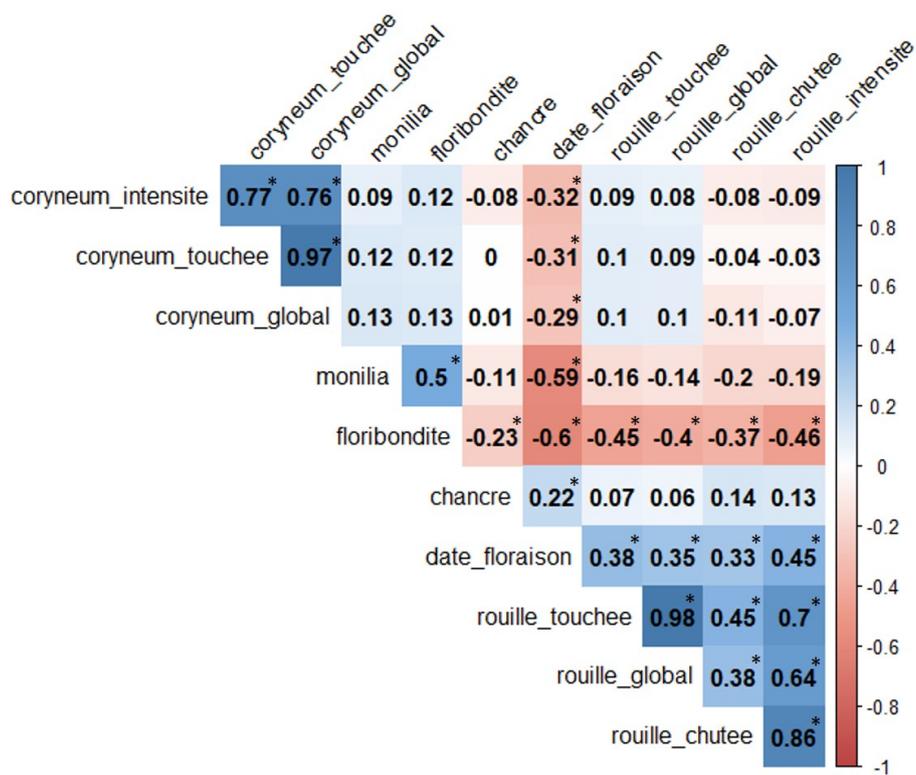


FIGURE 11 – Corrélation entre les BLUPs génotypiques calculés pour les différents caractères d'intérêt étudiés pour la core-collection d'abricotiers

Les cases de la matrice de corrélation qui présentent une étoile sont les cas pour lesquels les corrélations entre traits sont significatives.

Pour les dégâts de coryneum, 1 SNP a été détecté comme ayant un effet significatif. Il est positionné sur le chromosome 1 avec une P-value de 2.79e-06 (figure 18.C). Le coefficient β estimé pour ce SNP est négatif avec une valeur de -0.27 (annexe O.3). De plus, ce SNP explique 16.7% de la variance phénotypique.

Enfin, concernant les dégâts de tordeuse ou de petite mineuse, 1 SNP significatif a été détecté sur le chromosome 1 avec une P-value de 1.49e-06 (figure 18.D). La valeur de pente génotypique pour ce SNP est de -0.30 (annexe O.4) et il explique 17.5% de la variance phénotypique.

4 - Discussion

4.1 Validation du dispositif expérimental pour l'étude de la sensibilité des arbres fruitiers à noyaux face à un large panel de bioagresseurs

Une des questions initiale qui s'est posée au début de cette étude était la suivante : les dispositifs de type core-collection déployés en multi-site sous faible protection phytosanitaire permettent-ils d'observer une variabilité génétique de multiples tolérances et résistances aux bioagresseurs présents en conditions naturelles ?

L'analyse phénotypique nous a permis de vérifier qu'une variabilité d'origine génétique s'exprimait dans nos populations pour chacune des variables étudiées. En effet, tant dans le cas de l'abricotier que du pêcher, une large gamme de réponse des accessions est observable pour les différents caractères notés au sein des core-collections. Ce constat reste à nuancer chez le pêcher car une seule observation par accession et par lieu a pu être prise en compte ce qui implique que l'effet génétique et l'effet arbre soient confondus.

De plus, à l'exception du cas des dégâts d'oïdium et de pucerons chez le pêcher, la contribution de la part génétique à la variation phénotypique est significative pour tous les caractères. Dans le cas de l'oïdium, les traitements réalisés à Torrelles et aux Garrigues ont diminué la variabilité d'expression des symptômes et sans doute gommé l'effet génétique. Pour les dégâts de pucerons, nous avons vu que la pression de ce ravageur n'était pas homogène au sein des différentes parcelles. Les individus qui ne présentent pas de symptômes ont tout simplement pu ne pas être confrontés à ce ravageur cette année.

Les héritabilités liées aux traits phénologiques sont très élevées tant chez le pêcher que l'abricotier avec une fluctuation entre 0.669 et 0.903. Ceci est en accord avec ce qui a déjà été trouvé dans la littérature, les dates de floraison étant des caractères très héréditaires chez ces deux espèces et les plantes en général (Souza et al., 1998; Dirlewanger et al., 2012). Concernant

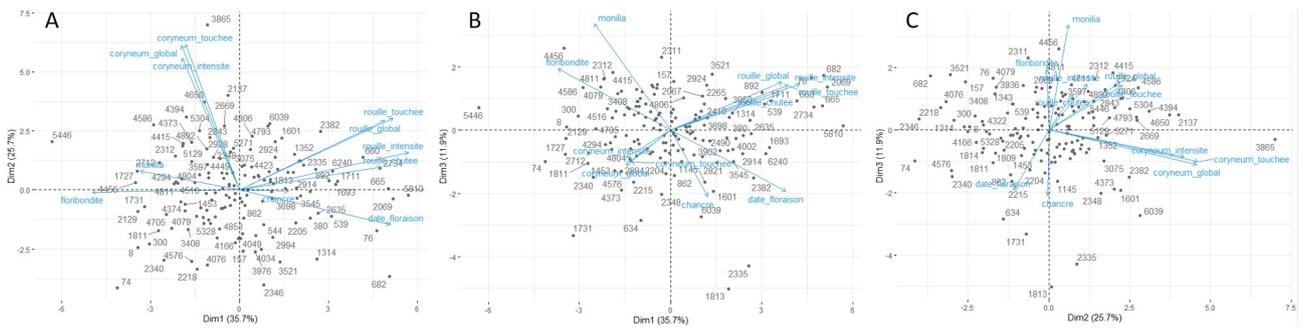


FIGURE 12 – Biplots issus de l’ACP réalisée sur les BLUPs génotypiques calculés pour les différents traits d’intérêt chez l’abricotier

Représentation pour (A) les dimensions 1 et 2, (B) les dimensions 1 et 3, (C) les dimensions 2 et 3.

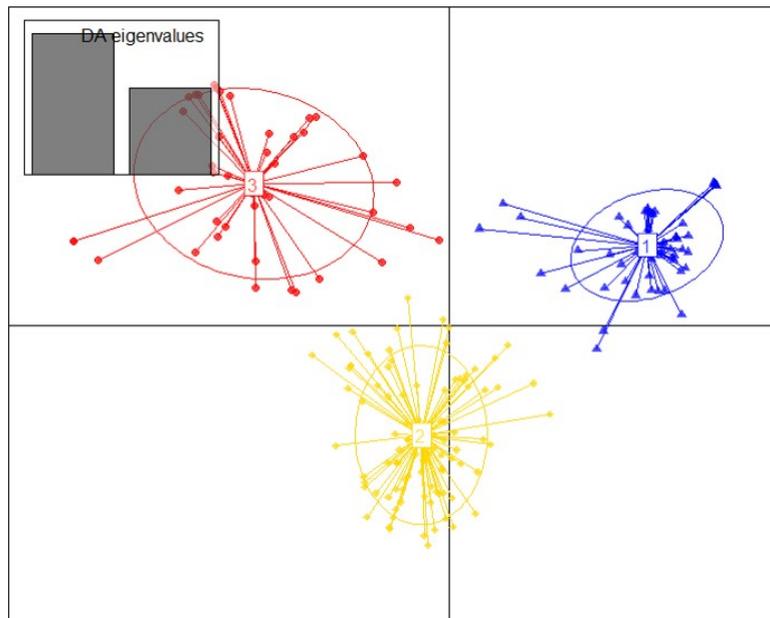


FIGURE 13 – Distribution des accessions de la core-collection de pêchers en cluster selon leur attribution aux différents groupes par la méthode DAPC dans le plan des deux principaux facteurs discriminants

les traits de dégâts des différents bioagresseurs, les héritabilités calculées sont plus importantes chez l'abricotier (variation entre 0.55 et 0.89) que chez le pêcher (variation entre 0.326 et 0.416). Cela peut s'expliquer notamment par le fait que le nombre de répétitions étudiées chez le pêcher est plus faible mais également parce que ces arbres sont encore au stade juvénile et n'ont pas atteint leur équilibre physiologique contrairement aux abricotiers.

Notons que l'environnement, représenté par l'effet de l'année chez l'abricotier et par l'effet du lieu chez le pêcher, a un effet important sur l'ensemble des caractères observés. Ainsi chez le pêcher, le lieu d'étude a un impact significatif pour l'ensemble des dégâts de bioagresseurs. Pour l'abricotier, l'année a également un impact significatif sur les dégâts de monilia (seul bioagresseur qui a été observé sur plusieurs années). Ainsi, l'étude des corrélations pour un trait donné entre les différents environnements d'étude a révélé des corrélations élevées pour les traits phénologiques (entre 0.408 et 0.824) et beaucoup plus faibles pour les dégâts de bioagresseurs (entre 0.065 et 0.473). Il y a donc un effet important de l'interaction entre génotype et environnement sur le comportement des arbres vis à vis des différents bioagresseurs qui peut-être due à l'hétérogénéité de la pression des bioagresseurs ou encore au timing décalé des attaques entre les sites. Ceci met en avant l'importance de la dimension multi-site dans l'étude de la sensibilité des arbres vis à vis des bioagresseurs afin de prendre en compte ces interactions. Les vergers des différents sites viennent se compléter entre eux et permettent ainsi l'étude de l'impact de l'environnement local, tels que le climat, l'effet des traitements ou encore du mode de conduite, sur les différentes accessions.

Enfin, l'étude de la diversité génétique de la core-collection de pêchers a mis en évidence une diversité importante du panel d'étude. Les analyses de structure menées sur la core-collection nous ont permis de conclure qu'elle était composée de divers germplasmes avec une structuration significative de la population. Une structuration en trois grands groupes a également été mise en évidence chez le pêcher dans plusieurs études (Micheletti et al., 2015; Mas-Gómez et al., 2021). Dans l'étude de Micheletti et al. (2015), les 3 sous-population identifiées se répartissent ainsi : la population 1 composée de matériel occidental utilisés dans les programmes de sélection moderne, la population 2 qui regroupe les accessions occidentales traditionnelles/peu sélectionnées et la population 3 avec les accessions orientales. Notons que cette division importante entre les cultivars orientaux et occidentaux est également présente dans notre panel d'étude. Enfin, la méthode SNMF a permis de mettre en évidence un niveau élevé d'admixture entre les accessions indiquant alors un fort brassage génétique entre les cultivars.

La diversité génétique déployée dans les core-collections permet donc une réponse phénotypique large et différenciée en conditions de faible protection phytosanitaire. Cette large diversité génétique et phénotypique au sein des core-collections valide la composition du dispositif pour



FIGURE 14 – Barplot du pourcentage d’assignation de chaque accession de la core-collection de pêcheurs à chaque groupe identifié par la méthode SNMF

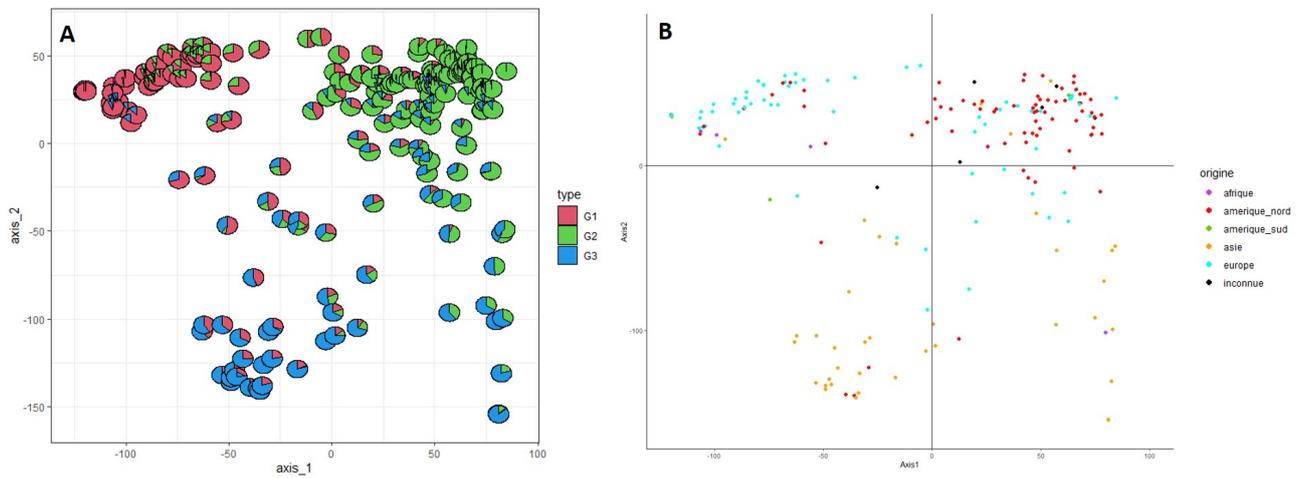


FIGURE 15 – Distribution des accessions de la core-collection sur les deux premiers plans de l’ACP réalisée sur les données en dose alléliques

(A) représentation de la proportion d’attribution des accessions à chacun des groupes obtenus avec la méthode SNMF et (B) indication des origines géographiques des accessions

mener à bien des études de génétique d'association dans le but de déterminer l'architecture génétique de multiples résistances ou tolérances aux bioagresseurs. De plus, il a été mis en évidence chez le pêcher qu'une fois le DL pris en compte, la densité de marqueurs moléculaires à notre disposition était suffisante pour assurer une bonne couverture du génome, ce qui contribue également à la validation du dispositif. Précisons cependant qu'avec le niveau de DL observé (325 kbbase), cela ne permet qu'une faible précision pour la détection des zones du génome en relation avec un caractère d'intérêt ce qui peut représenter un problème pour l'identification des gènes sous-jacent.

À ce jour, il ne semble pas que des dispositifs similaires soient déployés pour étudier les multiples résistances aux bioagresseurs en arboriculture fruitière. On peut cependant citer le cas de deux panels dits "de référence" déployés dans plusieurs pays : "PeachRefPop" (Cirilli et al., 2020) et "Apple RefPop" (Jung et al., 2020), même si ce sont surtout des traits agronomiques d'intérêt qui ont été étudiés sur ces collections. Pour la collection de pommiers, des analyses GWAS et des études de prédiction génomique ont déjà pu être menées à bien. Elles ont donné des résultats probants pour la découverte de nouveaux QTLs. Ces deux exemples viennent conforter la validation d'un dispositif de type core-collections déployées en multi-site pour l'étude de caractères complexes tels que la résistance à de multiples bioagresseurs.

4.2 Identification de profils d'individus adaptés aux conditions de faible protection phytosanitaire

Tant pour l'abricotier que pour le pêcher, les ACP réalisées n'ont pas permis de mettre en évidence de typologies particulières de génotypes : pas de profils d'individus globalement robustes ou au contraire globalement sensibles. Une des hypothèses pour expliquer cela pourrait être qu'il n'y ait pas de forte corrélation entre l'architecture génétique des différents des traits. Pour le pêcher, le fait que nos données proviennent d'une seule année d'étude peut également expliquer ce constat. Dans le cas de l'abricotier, on peut aussi évoquer le fait que nos observations reposent sur un faible nombre de bioagresseurs différents. On peut alors envisager qu'en cumulant des observations sur plusieurs années et sur un plus large panel de bioagresseurs, des profils pourraient se dessiner et s'affirmer.

Cependant, grâce au calcul d'une "note globale de dégât", on a pu mettre en évidence des accessions qui présentent peu de symptômes et d'autres en revanche qui sont durement touchées et ce par plusieurs bioagresseurs. Ainsi chez le pêcher on a pu identifier deux accessions qui cumulent de faibles symptômes pour l'ensemble des bioagresseurs étudiés : S1429 (*P.kansuensis*) qui est une espèce sauvage apparentée (Cao et al., 2011) ; et S10326 (ZhuFen Chui Zhi) qui est un

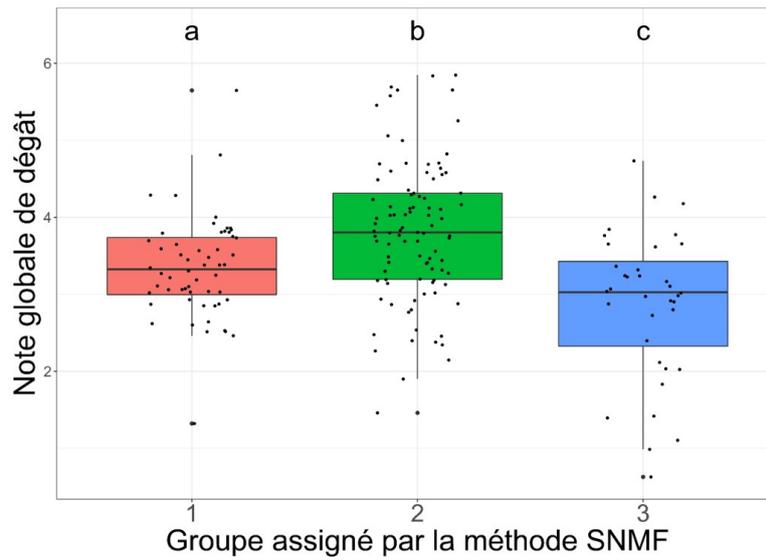


FIGURE 16 – Boxplot de la "note globale de dégât" en fonction du groupe assigné aux accessions de la core-collection de pêchers par la méthode SNMF

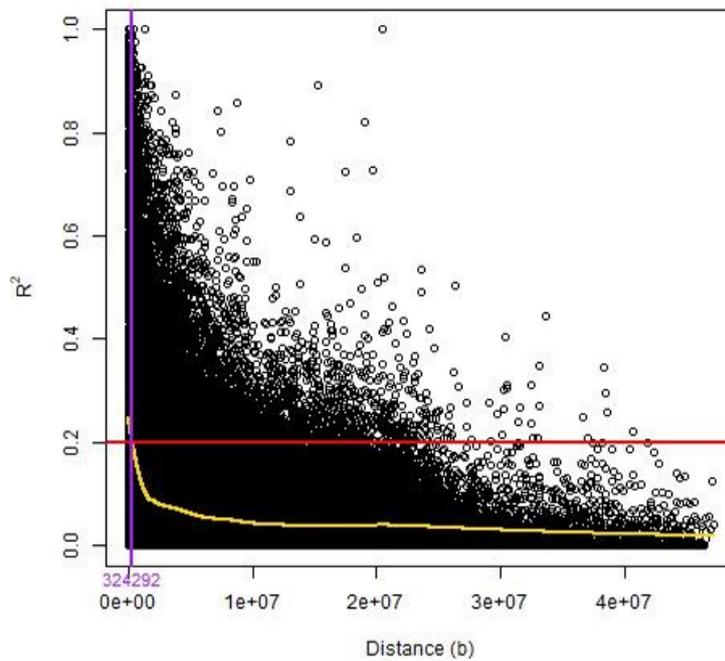


FIGURE 17 – Décroissance du déséquilibre de liaison à l'échelle du génome entier

La courbe jaune correspond à la courbe de régression polynomiale pondérée localement (LOESS). La droite violette représente le moment où la courbe de LOESS prend une valeur de 0.2.

pêcher ornemental originaire d'Asie non sélectionné pour la qualité de ses fruits (Hu et al., 2003). Chez l'abricotier, seule l'accession A1731 (Beliana) semble se détacher. Il s'agit d'un hybride entre les variétés Canino et Hamidi respectivement choisies pour son adaptation aux conditions méditerranéennes et pour sa moindre sensibilité au monilia. Enfin, il est intéressant de noter que pour les deux espèces étudiées, il n'y a pas d'accession qui ne présente aucun dégât pour l'ensemble des bioagresseurs observés.

Il y a donc une variabilité de la robustesse des accessions vis à vis des différents bioagresseurs avec certaines accessions qui semblent plus adaptées aux conditions de faible protection phytosanitaire que d'autres. Rappelons qu'un système dit résilient est un système qui tend à revenir sur sa trajectoire initiale après une perturbation tandis que la robustesse d'un système se qualifie par rapport à une perturbation qui ne doit pas le modifier ou modifier ses fonctionnalités principales. Ainsi, étant donné que les notations portent le plus souvent sur une seule année d'étude, il est difficile de conclure quant à la résilience de ces accessions qui ont pu être identifiées comme plus robustes une année donnée. C'est en comparant les notes de dégâts entre les années que l'on pourra réussir à réellement étudier la résilience des arbres. En outre, pour réussir à quantifier cette résilience, il serait intéressant de rajouter un paramètre d'étude, comme la vigueur de l'arbre par exemple. Cela permettrait de voir dans un premier de temps l'évolution de la vigueur d'un arbre d'une année à l'autre mais également de comparer cette vigueur vis à vis des dégâts de bioagresseurs observés. La question suivante pourra alors être explorée : est-ce qu'un arbre qui présente des dégâts importants une année va tout de même réussir à poursuivre sa croissance ou au contraire va-t-il être trop durement impacté pour pouvoir maintenir sa vigueur ?

4.3 Déterminants génétiques des caractères observés

Les travaux de génétique d'association engagés pendant cette étude ont permis de mettre en évidence des régions génomiques impliquées dans la résistance ou la tolérance à différents bioagresseurs du pêcher, ainsi qu'à deux traits phénologiques d'intérêt. Deux SNPs ont été mis identifiés pour les traits de date de pointe verte et de date de floraison, respectivement sur les chromosomes 2 et 4 et sur les chromosomes 1 et 2. En ce qui concerne les dégâts de bioagresseurs, 2 SNPs tous deux localisés sur le chromosome 1 ont été détectés respectivement pour les dégâts de coryneum et pour les dégâts de tordeuse ou de petite mineuse.

Aucune colocalisation n'a pu être décelée entre les positions des SNPs détectés pour le coryneum et pour la tordeuse ou la petite mineuse. En effet si les SNPs détectés pour ces deux caractères sont tous deux localisés sur le chromosome 1, ils sont en réalité relativement éloignés (≈ 19 Mbases d'écart). De plus, le DL entre ces deux SNPs est très faible ($r^2=0.0046$) ce qui indique une indépendance entre ces deux SNPs. Pour ces bioagresseurs, aucune étude de

TABLEAU 6 – Tableau récapitulatif des SNPs détectés par les analyses GWAS réalisées sur les accessions de la core-collection de pêchers

SNP détecté	Caractère associé	Chromosome	Position	P-value	Pente génotypique (coefficient β)	Nombre d'accessions pour l'état allélique 0	Nombre d'accessions pour l'état allélique 1	Nombre d'accessions pour l'état allélique 2
Peach_AO_0175780	Date de pointe verte	2	4177592	5.24e-08	-3.99	184	6	2
Peach_AO_0459115	Date de pointe verte	4	14621884	3.11e-07	-3.22	167	/	25
Peach_AO_0060498	Date de floraison	1	18137956	1.1e-06	3.67	7	64	100
SNP_IGA_283581	Date de floraison	2	25940231	7.3e-07	4.22	8	18	165
SNP_IGA_116812	Coryneum	1	39626676	2.79e-06	-0.27	10	181	/
SNP_IGA_70791	Tordeuse ou petite mineuse	1	20827391	1.49e-06	-0.30	/	182	8

génétique quantitative n'a été menée jusqu'alors chez les *Prunus*. Il est donc intéressant de noter que ce dispositif permet d'observer des bioagresseurs peu étudiés jusqu'alors et d'identifier rapidement de nouveaux locus.

En ce qui concerne la date de floraison, ce caractère a déjà été étudié chez le pêcher. Trois loci majeurs sur les chromosomes 4, 6 et 8 expliquant une large part de la variabilité phénotypique observée pour le retard de floraison ont ainsi été identifiés par des analyses GWAS (Cirilli et al., 2021). Des analyses de liaison ont également mis en évidence la présence de QTLs sur les groupes de liaison 2, 3, 4, 6 et 7 (Dirlewanger et al., 2012). Ces études illustrent le fait que la date de floraison est un caractère complexe, très héritable et sous contrôle polygénique. Il est intéressant de noter que les zones du génome mises en évidence dans ces études sont différentes de celles que nous avons pu identifier. Il y a donc encore du polymorphisme et des zones du génome à découvrir dans nos ressources génétiques pour des traits déjà bien étudiés et d'intérêt pour l'adaptation future au changement climatique.

Si dans cette étude aucun SNP n'a pu être détecté en lien avec la résistance à la cloque ou à l'oïdium, d'autres analyses réalisées sur pêcher ont permis l'identification de QTLs de résistance. Pour le cas de la résistance à la cloque, une analyse de liaison réalisée sur une descendance F1 d'un croisement entre deux *Prunus* (*P.perscia* (L.) Batsch cv *Summergrand* et une espèce voisine *P.davidiana*) a permis d'identifier deux QTLs majeurs sur les groupes de liaisons 3 et 6 sur la carte de *P.davidiana* (Viruel et al., 1998). Ces résultats indiquent que la résistance à la cloque, apportée par *P.davidiana* dans ce cas, semble être un caractère oligogénique. En ce qui concerne l'oïdium, des précédentes analyses ont mis en évidence la présence de gènes majeurs impliqués dans la résistance à cette maladie. Ainsi, Pascal et al. (2017) ont identifiés un cultivar de pêcher, Pamirskij 5, qui possède un locus monogénique dominant impliqué dans la résistance à l'oïdium : Vr2. Un autre locus, Vr3, a également été identifié dans une variété d'amandier (Marimon et al., 2020).

Enfin, nos analyses GWAS nous ayant permis de détecter des régions génomiques impliquées dans la résistance à deux bioagresseurs, nous avons pu identifier des individus de la core-collection de pêcheurs cumulant ces caractères d'intérêt. Parmi les 7 accessions qui cumulent les versions alléliques favorables au niveau des 2 SNPs détectés pour les dégâts de coryneum et de tordeuse ou petite mineuse, il y en a trois qui présentent des "notes globales de dégât" parmi les plus faibles (avec une moyenne de note globale respective de 0.63 ; 1.10 et 1.32). Ces trois accessions sont : P1908 (*P.davidiana*) qui est une espèce voisine du pêcher ; SD40-44 qui est issue d'un croisement inter-spécifique entre *P.perscia* (L.) Batsch cv *Summergrand* et *P.davidiana* ; et S1429 (*P.kansuensis*) qui est une espèce sauvage apparentée (Cao et al., 2011). Les accessions qui semblent prometteuses en terme de robustesse chez le pêcher sont donc d'origine sauvage ou

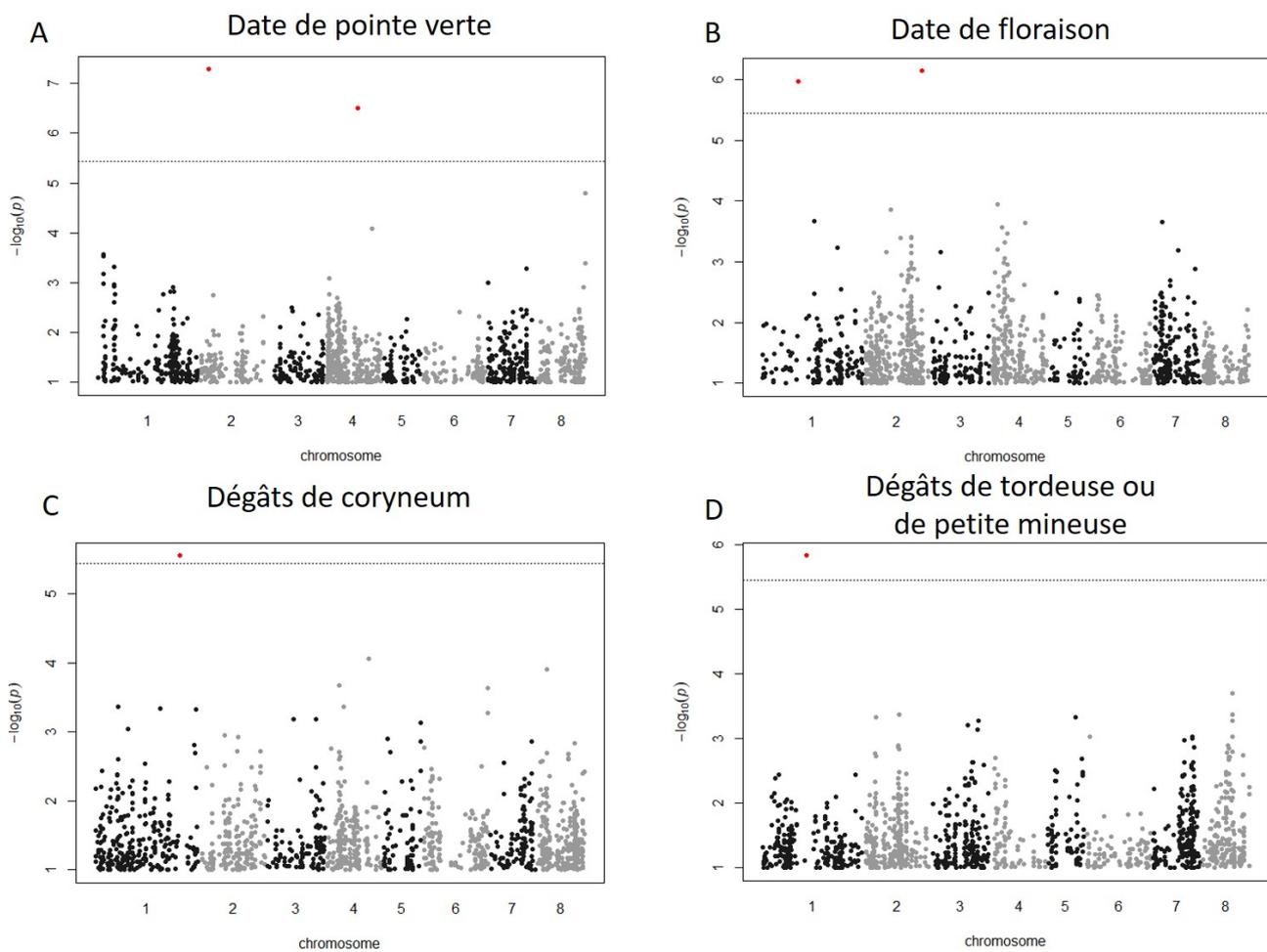


FIGURE 18 – Résultats des GWAS réalisées sur les accessions de la core-collection de pêchers

(A) date de pointe verte, (B) date de floraison, (C) dégâts de coryneum et (D) dégâts de tordeuse ou de petite mineuse. La ligne en pointillée correspond au seuil de significativité qui se situe aux alentours de 5.4. Les points rouges sont les SNPs considérés comme significativement associés au trait étudié (ce sont ceux pour lesquels leur $-\log_{10}(P)$ -value est supérieur au seuil).

apparenté.

4.4 Analyse critique des dispositifs expérimentaux et pistes d'améliorations

Un des enjeux de l'évaluation des dégâts des différents bioagresseurs réside dans la qualité du phénotypage. Les stratégies à mettre en place doivent donc s'appuyer sur des méthodes de notation rigoureuses, basées sur les connaissances de la biologie et de la diversité des espèces observées. Si les notations utilisées dans cette étude ont été mises en place de manière à assurer la plus grande robustesse possible du phénotypage réalisé, en faisant les notations par binôme par exemple, plusieurs pistes d'amélioration peuvent toutefois être envisagées pour gagner en objectivité :

On peut par exemple s'interroger sur le choix d'attribuer une note de dégâts à chaque arbre selon une échelle de notation. Cette question se pose tout particulièrement pour les dégâts liés à la tordeuse ou à la petite mineuse pour lesquels il serait peut être plus judicieux de compter le nombre d'impacts liés à ces deux ravageurs plutôt que d'attribuer une note générale. Cependant, cela soulève d'autres problèmes puisque les arbres ont potentiellement un nombre de rameaux très variable et il faut donc réussir à intégrer ce facteur "volume de l'arbre" dans les modèles pour que l'information du nombre d'impacts soit réellement utilisable.

Une autre piste intéressante serait de réaliser un suivi temporel de l'évolution des maladies sur les arbres. Des notations plus régulières permettraient de lisser les imprécisions qui peuvent advenir lors de l'attribution d'une note pour un individu donné et de palier à la distribution hétérogène d'une attaque à un instant t . Cela permettrait également de voir si certains individus qui ont pu être durement touchés à un moment donné se remettent de la maladie et continuent leur croissance végétative ou non. Ce suivi intra-annuel de l'état général des arbres permettra de commencer à toucher du doigt l'évaluation de la résilience des individus.

Des méthodes de phénotypage digital sont également envisageable pour gagner en précision tout en augmentant le débit de phénotypage. Ce type de méthodes commence à être mis en place au GAFL avec des premiers tests de phénotypage par drone réalisés depuis mars 2021. Il s'agit pour le moment d'appréhender ce qu'il est possible de tirer des images capturées. S'il semble difficile pour l'instant de réussir à évaluer les dégâts liés aux bioagresseurs avec ces images, on peut cependant envisager dans un premier temps de réussir à dégager des informations sur la vigueur des arbres, par le biais de leur volume par exemple.

De plus, il y a une véritable difficulté à évaluer la "sensibilité réalisée" d'une accession vis à vis d'un bioagresseur dans la mesure où les pressions de ceux-ci sont variables entre les

parcelles et même au sein d'une parcelle pour une année donnée avec la présence de foyer comme dans le cas des pucerons notamment. Une accession ne présentant pas de dégât n'a peut être tout simplement pas été en contact avec un bioagresseur sans pour autant être particulièrement tolérante ou résistante vis-à-vis de ce bioagresseur. Il est alors difficile de conclure à une faible sensibilité vis à vis d'un bioagresseur donné. En outre, travailler en conditions naturelles entraîne une forte influence des conditions climatiques et donc des effets environnementaux importants sachant que certaines des maladies étudiées, notamment le monilia, dépendent fortement de ces conditions climatiques (humidité et température). Pour pallier à ces problèmes, la consolidation du phénotypage sur le long terme avec des observations pluri-annuelles va permettre de caractériser et de lisser les effets des interactions génotype/environnement. La mise en place et l'utilisation de modèles de risques de contamination, analogues à celui utilisé sur monilia, permettant d'intégrer dans les modèles la pression de la maladie dans la parcelle une année donnée est également une solution intéressante à mobiliser lorsque nécessaire.

Enfin, une limite importante du dispositif dans le cas de la core-collection de pêchers réside dans le nombre trop important d'arbres manquants dans les blocs greffés en place. Une seule répétition par accession et par environnement n'a donc pu être étudiée cette année. Les interactions entre génotype et environnement n'ont donc pas pu être quantifiées et de façon plus générale, l'effet de l'arbre et l'effet du génotype étant confondus dans nos modèle, cela implique alors que la variance génotypique calculée englobe également la variabilité due à l'arbre. Cependant, avec les remplacements qui ont déjà été mis en place et qui se poursuivent, appuyé par l'acquisition de données sur plusieurs années consécutives augmentant alors le nombre de répétitions, ce biais sera corrigée dans les années à venir.

5 - Conclusion et perspectives futures

A travers cette étude nous avons vu que les dispositifs de type core-collection déployés en multi-site et en conditions de faible protection phytosanitaire semblent adaptés pour l'étude de la sensibilité des arbres fruitiers vis à vis de multiples bioagresseurs. Des premières analyses GWAS menées sur pêcher ont permis de mettre en évidence des zones du génome en relation avec des traits phénologiques d'intérêt ainsi qu'avec des différences de sensibilité vis à vis de deux bioagresseurs majeurs à savoir le coryneum et la tordeuse orientale ou la petite mineuse. Enfin, des accessions cumulant de faibles symptômes pour l'ensemble des bioagresseurs étudiés ont été identifiées tant chez le pêcher que l'abricotier ce qui pourrait être intéressant pour les sélectionneurs. Ce constat doit être nuancé car parmi ces accessions qui semblent prometteuses, nombreuses sont en réalité des espèces sauvages ou des apparentés et sont donc difficiles à

sélectionner sur du court terme.

Une des premières perspectives sur le court terme est d'étudier la diversité génétique de la core-collection d'abricotiers ainsi que de mener à bien des études de génétique d'association sur cette espèce. Dans cette continuité, une perspective intéressante serait de travailler avec des modèles de GWAS plus sophistiqués en réalisant par exemple des GWAS multitrait ou multisite tant pour l'abricotier que le pêcher.

Cette étude s'inscrit dans un projet à plus long terme qui vise à étudier la résilience des arbres fruitiers conduits en conditions de faible protection phytosanitaire. L'objectif est de réussir à décomposer les déterminants génétiques et phénotypiques des composantes de la résilience, à savoir la résistance et la tolérance. Il s'agit donc ici d'une étape préliminaire qui a notamment permis de développer des protocoles de notation des différents bioagresseurs ainsi que des pipelines d'analyse. Elle sera complétée par un suivi des core-collections sur plusieurs années qui permettra de progresser sur la définition et la caractérisation de la résilience chez les *Prunus*.

Enfin, une autre perspective à creuser pourrait être de réussir à identifier des traits structuraux des arbres corrélés à des résistances vis à vis de certains bioagresseurs. Chez le pommier par exemple, une étude a pu mettre en évidence un lien entre la durée de mouillabilité des feuilles, qui dépend des propriétés structurales et physicochimiques de la surface de la feuille, et la sensibilité des cultivars à la tavelure du pommier (Leca et al., 2020). Il peut donc s'agir d'une piste intéressante, ces traits étant en général moins influencés par l'environnement.

Travail réalisé par l'étudiante pendant le stage

J'ai commencé le stage par une étude bibliographique afin d'acquérir des connaissances essentielles sur la culture de l'abricotier et du pêcher ainsi que sur les concepts de résilience et de robustesse.

Au cours de mon stage, j'ai participé à la réflexion autour du choix des échelles de notation pour les différents bioagresseurs ainsi qu'à leur amélioration. J'ai de plus participé à la prise de nombreuses photographies des multiples symptômes des différents bioagresseurs. Grâce à ces photographies, j'ai réalisé une planche de notation pour la cloque qui va aider les futurs opérateurs. D'autres planches de ce type sont en cours de réalisation pour le coryneum, l'oïdium ou encore les pucerons.

J'ai réalisé une dizaine d'observations en verger pour effectuer les notations des dégâts de bioagresseurs dans les vergers de pêchers des Garrigues et de la SEFRA. Au cours de ces notations j'ai été amené à interagir et collaborer avec deux stagiaires d'IUT. D'autre part j'ai assuré en autonomie le suivi de la floraison du verger des Garrigues.

J'ai également été amenée à faire quelques déplacements : à la SEFRA pour réaliser les différentes notations de bioagresseurs, à Gotheron pour réaliser une journée d'inter-calibration des dégâts de monilia, à Torreilles pour rencontrer la personne en charge des notations pour ce verger et pour réaliser une notation des dégâts observables à ce moment-là, ainsi qu'au domaine de la Thomassine, un conservatoire de la biodiversité où une partie de la core-collection de pêchers est présente, afin de noter les différents dégâts de bioagresseurs observables à cette date-là.

Une grande partie de mon travail a également été de gérer les différentes données : recueil, stockage et formatage.

Les pistes de réflexion pour l'analyse des données étaient discutées lors de réunions avec ma maître de stage ainsi qu'avec Bénédicte ou Jean-Marc. J'ai réalisé l'ensemble des analyses statistiques évoquées dans cette étude. Certains scripts R m'ont été fournis, pour l'étude du DL notamment. Cependant, j'ai écrit en grande majorité des scripts personnels *via* Rmarkdown.

Enfin, l'analyse des résultats, leur discussion et la rédaction de ce mémoire ont été réalisées avec l'appui de Morgane et Bénédicte.

Références bibliographiques

- Abdi, H. (2007). The Bonferonni and Šidák Corrections for Multiple Comparisons. Encyclopedia of Measurement and Statistics, page 9.
- Aranzana, M. J., Decroocq, V., Dirlewanger, E., Eduardo, I., Gao, Z. S., Gasic, K., Iezzoni, A., Jung, S., Peace, C., Prieto, H., Tao, R., Verde, I., Abbott, A. G., and Arús, P. (2019). Prunus genetics and applications after de novo genome sequencing : achievements and prospects. Horticulture Research, 6(1) :58.
- Arumuganathan, K. and Earle, E. D. (1991). Nuclear DNA content of some important plant species. Plant Molecular Biology Reporter, pages 208–218.
- Berghof, T. V. L., Poppe, M., and Mulder, H. A. (2019). Opportunities to Improve Resilience in Animal Breeding Programs. Frontiers in Genetics, 9 :692.
- Blanchet, P., Brand, R., and Audergon, J.-M. (2010). Section arbres Fruitiers - orienter le progrès génétique vers des variétés adaptées à des itinéraires techniques diversifiés et permettant de répondre à la réduction des intrants. Technical report, CTPS.
- Bourgeois, G. (2009). Les dynamiques des cultures et leurs bioagresseurs dans un contexte de climat variable et en évolution. Technical report, Colloque en phytoprotection - Résistance et approche systémique : nouveaux défis.
- Bourguiba, H., Audergon, J.-M., Krichen, L., Trifi-Farah, N., Mamouni, A., Trabelsi, S., D'Onofrio, C., Asma, B. M., Santoni, S., and Khadari, B. (2012). Loss of genetic diversity as a signature of apricot domestication and diffusion into the Mediterranean Basin. BMC Plant Biology, 12(1) :49.
- Bourguiba, H., Scotti, I., Sauvage, C., Zhebentyayeva, T., Ledbetter, C., Krška, B., Remay, A., D'Onofrio, C., Iketani, H., Christen, D., Krichen, L., Trifi-Farah, N., Liu, W., Roch, G., and Audergon, J.-M. (2020). Genetic Structure of a Worldwide Germplasm Collection of Prunus armeniaca L. Reveals Three Major Diffusion Routes for Varieties Coming From the Species' Center of Origin. Frontiers in Plant Science, 11 :638.

- Cao, K., Wang, L., Zhu, G., Fang, W., Chen, C., and Zhao, P. (2011). Construction of a Linkage Map and Identification of Resistance Gene Analog Markers for Root-knot Nematodes in Wild Peach, *Prunus kansuensis*. Journal of the American Society for Horticultural Science, 136(3) :190–197.
- Cao, K., Zhou, Z., Wang, Q., Guo, J., Zhao, P., Zhu, G., Fang, W., Chen, C., Wang, X., Wang, X., Tian, Z., and Wang, L. (2016). Genome-wide association study of 12 agronomic traits in peach. Nature Communications, 7(1) :13246.
- Chapelle, P. (2020). Pratiques phytosanitaires en production légumière en 2018 - IFT et nombre de traitement. Agreste - Chiffres et Données, (N°7).
- Cirilli, M., Gattolin, S., Chiozzotto, R., Baccichet, I., Pascal, T., Quilot-Turion, B., Rossini, L., and Bassi, D. (2021). The Di2/pet Variant in the PETALOSA Gene Underlies a Major Heat Requirement-Related QTL for Blooming Date in Peach [*Prunus persica* (L.) Batsch]. Plant and Cell Physiology, 62(2) :356–365.
- Cirilli, M., Micali, S., Aranzana, M. J., Arús, P., Babini, A., Barreneche, T., Bink, M., Cantin, C. M., Ciacciulli, A., Cos-Terrer, J. E., Drogoudi, P., Eduardo, I., Foschi, S., Giovannini, D., Guerra, W., Liverani, A., Pacheco, I., Pascal, T., Quilot-Turion, B., Verde, I., Rossini, L., and Bassi, D. (2020). The Multisite *PeachRefPop* Collection : A True Cultural Heritage and International Scientific Tool for Fruit Trees. Plant Physiology, 184(2) :632–646.
- Clément, A., Marmier, F., Kamissoko, D., Gourc, D., Wioland, L., Govaere, V., and Cegarra, J. (2018). Robustesse, résilience : une brève synthèse des définitions au travers d'une analyse structurée de la littérature. In MOSIM'18 - 12ème Conférence internationale de Modélisation, Optimisation et SIMulation, page 8, Toulouse, France. ISAE and IMT Mines Albi.
- Cretin, L. and Triqueno, A. (2018). Apports de produits phytopharmaceutiques en arboriculture : nombre de traitements et indicateur de fréquence de traitements - Campagnes agricoles 2015 et 2012. Agreste - Les dossiers.
- Crisan, M. (2019). Pratiques culturales en grandes cultures 2017 - IFT et nombre de traitements. Agreste - Chiffres et données, (N° 2019-3).
- De Olivereira Lino, L. (2016). Etude de la variabilité génétique de la sensibilité à la pourriture brune au cours du développement du fruit chez la pêche en lien avec l'évolution des caractéristiques biochimiques du fruit. PhD thesis, Avignon.
- Dirlewanger, E., Quero-García, J., Le Dantec, L., Lambert, P., Ruiz, D., Dondini, L., Illa, E., Quilot-Turion, B., Audergon, J.-M., Tartarini, S., Letourmy, P., and Arús, P. (2012).

- Comparison of the genetic determinism of two key phenological traits, flowering and maturity dates, in three *Prunus* species : peach, apricot and sweet cherry. *Heredity*, 109(5) :280–292.
- Doré, C. and Varoquaux, F. (2006). *Histoire et amélioration de cinquante plantes cultivées*. Editions Quae. Google-Books-ID : 6pbtFya2zy8C.
- Dray, S. and Dufour, A.-B. (2007). The ade4 Package : Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(1) :1–20. Number : 1.
- Endelman, J. B. (2011). Ridge Regression and Other Kernels for Genomic Selection with R Package rrBLUP. *The Plant Genome*, 4(3). _eprint : <https://access.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.3835/plantgenome2011.08.0024>.
- Fang, J., Tao, J., and Chao, C. T. (2006). Genetic diversity in fruiting-mei, apricot, plum and peach revealed by AFLP analysis. page 6.
- FAOSTAT (2021a). Food and Agriculture Organization Corporate Statistical Database.
- FAOSTAT (2021b). Statistiques : Production mondiale d'abricots.
- FAOSTAT (2021c). Statistiques : Production mondiale de pêches et nectarines.
- Faust, M. and Timon, B. (1995). Origin and dissemination of peach. *Horticultural Reviews*, 17 :331–379.
- France-Agrimer (2020a). Le pêcher et la nectarine en 2020 - Bilan de campagne.
- France-Agrimer (2020b). L'abricotier en 2020 - Bilan de campagne.
- Frichot, E. and François, O. (2015). LEA : An R package for landscape and ecological association studies. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(8) :925–929. _eprint : <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/2041-210X.12382>.
- Frichot, E., Mathieu, F., Trouillon, T., Bouchard, G., and François, O. (2014). Fast and Efficient Estimation of Individual Ancestry Coefficients. *Genetics*, 196(4) :973–983.
- FRUINOV (2019). Evaluation de la sensibilité aux principaux bioagresseurs de variétés fruitières régionales ou d'intérêt régionales PACA - Pêchers. Technical report.
- Granato, S. C., Galli, G., and Giselly de Oliveira Couto, E. (2008). snpReady : a tool to assist breeders in genomic analysis.

- Groppi, A., Liu, S., Cornille, A., Decroocq, S., Bui, Q. T., Tricon, D., Cruaud, C., Arribat, S., Belser, C., Marande, W., Salse, J., Huneau, C., Rodde, N., Rhalloussi, W., Cauet, S., Istace, B., Denis, E., Carrère, S., Audergon, J.-M., Roch, G., Lambert, P., Zhebentyayeva, T., Liu, W.-S., Bouchez, O., Lopez-Roques, C., Serre, R.-F., Debuchy, R., Tran, J., Wincker, P., Chen, X., Pétriacq, P., Barre, A., Nikolski, M., Aury, J.-M., Abbott, A. G., Giraud, T., and Decroocq, V. (2021). Population genomics of apricots unravels domestication history and adaptive events. Nature Communications, 12(1) :3956.
- Harlizius, B., Mathur, P., and Knol, E. F. (2020). Breeding for resilience : new opportunities in a modern pig breeding program. Journal of Animal Science, 98(Supplement_1) :S150–S154.
- Hilaire, C. and Giauque, P. (2003). The peach. Publisher : Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes.
- Hill, W. G. and Robertson, A. (1968). Linkage disequilibrium in finite populations. Theoretical and Applied Genetics, 38(6) :226–231.
- Holland, J. B., Nyquist, W. E., and Cervantes-Martinez, C. T. (2003). Estimating and Interpreting heritability for plant breeding : an update. Plant breeding reviews, 22.
- Hu, D., Zhang, Z., Zhang, X., and Zhang, Q. (2003). The germplasm preservation of ornamental peach cultivars. Acta Horticulturae, (620) :395–402.
- Hu, S.-y. (2005). Food Plants of China. Chinese University Press. Google-Books-ID : 2OiYy-dyrsygC.
- Iwata, H., Minamikawa, M. F., Kajiya-Kanegae, H., Ishimori, M., and Hayashi, T. (2016). Genomics-assisted breeding in fruit trees. Breeding Science, 66(1) :100–115.
- Jiang, F., Zhang, J., Wang, S., Yang, L., Luo, Y., Gao, S., Zhang, M., Wu, S., Hu, S., Sun, H., and Wang, Y. (2019). The apricot (*Prunus armeniaca* L.) genome elucidates Rosaceae evolution and beta-carotenoid synthesis. Horticulture Research, 6(1) :1–12.
- Jombart, T. (2008). adegenet : a R package for the multivariate analysis of genetic markers. Bioinformatics, 24(11) :1403–1405.
- Jombart, T., Devillard, S., and Balloux, F. (2010). Discriminant analysis of principal components : a new method for the analysis of genetically structured populations. BMC Genetics, 11(1) :94.
- Jullien, J. (2020). Des maladies et ravageurs qui s'adaptent. Infos CTIFL, page 4.

- Jung, M., Roth, M., Aranzana, M. J., Auwerkerken, A., Bink, M., Denancé, C., Dujak, C., Durel, C.-E., Font i Forcada, C., Cantin, C. M., Guerra, W., Howard, N. P., Keller, B., Lewandowski, M., Ordidge, M., Rymenants, M., Sanin, N., Studer, B., Zurawicz, E., Laurens, F., Patocchi, A., and Muranty, H. (2020). The apple REFPOP—a reference population for genomics-assisted breeding in apple. Horticulture Research, 7(1) :189.
- Knap, P. W. and Doeschl-Wilson, A. (2020). Why breed disease-resilient livestock, and how? Genet Sel Evol.
- Lamine, C., Simon, S., J-M., A., Penvern, S., Clauzel, G., Garçon, L., Bui, S., and Pluvillage, J. (2017). Réalités et perspectives de l'écologisation en arboriculture fruitière - Pour une approche intégrée à partir du cas des vergers de pêchers et d'abricotiers en Rhône-Alpes. Publisher : INRA.
- Lander, E. S. and Schork, N. J. (1994). Genetic dissection of complex traits. Science, 265(5181) :2037–2048. Publisher : American Association for the Advancement of Science Section : Articles.
- Laurens, F., Aranzana, M. J., Arus, P., Bassi, D., Bink, M., Bonany, J., Caprera, A., Corelli-Grappadelli, L., Costes, E., Durel, C.-E., Mauroux, J.-B., Muranty, H., Nazzicari, N., Pascal, T., Patocchi, A., Peil, A., Quilot-Turion, B., Rossini, L., Stella, A., Troglio, M., Velasco, R., and van de Weg, E. (2018). An integrated approach for increasing breeding efficiency in apple and peach in Europe. Horticulture Research, 5(1) :1–14.
- Leca, A., Rouby, F., Saudreau, M., and Lacoïnte, A. (2020). Apple leaf wettability variability as a function of genotype and apple scab susceptibility. Scientia Horticulturae, 260 :108890.
- Li, Y., Cao, K., Zhu, G., Fang, W., Chen, C., Wang, X., Zhao, P., Guo, J., Ding, T., Guan, L., Zhang, Q., Guo, W., Fei, Z., and Wang, L. (2019). Genomic analyses of an extensive collection of wild and cultivated accessions provide new insights into peach breeding history. Genome Biology, 20(1) :36.
- Lichou, J., Garcin, A., and Audibert, A. (1989). Abricotier : conduite de l'arbre et perspectives d'intensification.
- Lichou, J. and Jay, M. (2012). Monographie Abricot. Monographie. Centre technique interprofessionnel des fruits et légumes - CTIFL.
- Lipka, A. E., Kandianis, C. B., Hudson, M. E., Yu, J., Drnevich, J., Bradbury, P. J., and Gore, M. A. (2015). From association to prediction : statistical methods for the dissection and selection of complex traits in plants. Current Opinion in Plant Biology, 24 :110–118.

- Mariette, S., Wong Jun Tai, F., Roch, G., Barre, A., Chague, A., Decroocq, S., Groppi, A., Laizet, Y., Lambert, P., Tricon, D., Nikolski, M., Audergon, J.-M., Abbott, A. G., and Decroocq, V. (2016). Genome-wide association links candidate genes to resistance to *Plum Pox Virus* in apricot (*Prunus armeniaca*). New Phytologist, 209(2) :773–784.
- Marimon, N., Luque, J., Arús, P., and Eduardo, I. (2020). Fine mapping and identification of candidate genes for the peach powdery mildew resistance gene Vr3. Horticulture Research, 7(1) :1–9.
- Martínez-García, P. J., Parfitt, D. E., Bostock, R. M., Fresnedo-Ramírez, J., Vazquez-Lobo, A., Ogundiwin, E. A., Gradziel, T. M., and Crisosto, C. H. (2013). Application of Genomic and Quantitative Genetic Tools to Identify Candidate Resistance Genes for Brown Rot Resistance in Peach. PLOS ONE, 8(11) :e78634.
- Mas-Gómez, J., Cantín, C. M., Moreno, M., Prudencio, S., Gómez-Abajo, M., Bianco, L., Troggio, M., Martínez-Gómez, P., Rubio, M., and Martínez-García, P. J. (2021). Exploring Genome-Wide Diversity in the National Peach (*Prunus persica*) Germplasm Collection at CITA (Zaragoza, Spain). Agronomy, 11(3) :481.
- Meier, U. (2018). Stades phénologiques des mono-et dicotylédones cultivées : BBCH Monographie. Publisher : Open Agrar Repositorium.
- Micheletti, D., Dettori, M. T., Micali, S., Aramini, V., Pacheco, I., Da Silva Linge, C., Fosci, S., Banchi, E., Barreneche, T., Quilot-Turion, B., Lambert, P., Pascal, T., Iglesias, I., Carbó, J., Wang, L.-r., Ma, R.-j., Li, X.-w., Gao, Z.-s., Nazzicari, N., Troggio, M., Bassi, D., Rossini, L., Verde, I., Laurens, F., Arús, P., and Aranzana, M. J. (2015). Whole-Genome Analysis of Diversity and SNP-Major Gene Association in Peach Germplasm. PLOS ONE, 10(9) :e0136803.
- Miller, A. J. and Gross, B. L. (2011). From forest to field : Perennial fruit crop domestication. American Journal of Botany, 98 :26.
- Ministère-agriculture (2020). Le plan Écophyto, qu'est-ce que c'est ?
- Morel, M., Chuinard, G., and Sylvie, B. (2013). Méthodes alternatives de protection des pommiers. Technical report, Nature Action Québec, IRDA.
- Mulder, H. A. and Rashidi, H. (2017). Selection on resilience improves disease resistance and tolerance to infections. Journal of Animal Science, 95(8) :3346.

- Myles, S., Peiffer, J., Brown, P. J., Ersoz, E. S., Zhang, Z., Costich, D. E., and Buckler, E. S. (2009). Association Mapping : Critical Considerations Shift from Genotyping to Experimental Design. The Plant Cell, 21(8) :2194–2202.
- Omrani, M., Roth, M., Roch, G., Blanc, A., Morris, C. E., and Audergon, J.-M. (2019). Genome-wide association multi-locus and multi-variate linear mixed models reveal two linked loci with major effects on partial resistance of apricot to bacterial canker. BMC Plant Biology, 19(1) :31.
- Pascal, T., Aberlenc, R., Confolent, C., Hoerter, M., Lecerf, E., Tuéro, C., and Lambert, P. (2017). Mapping of new resistance (Vr2, Rm1) and ornamental (Di2, pl) Mendelian trait loci in peach. Euphytica, 213(6) :132.
- Plénet, D., Hilaire, C., Blanc, P., Borg, J., Borne, S., Bussi, C., Gallia, V., Greil, M.-L., and Guiraud, M. (2019). EcoPêche : Conception et évaluation multisite de vergers de pêche – nectarine économes en produits phytopharmaceutiques et en intrants.
- R-Core-Team (2020). R : A Language and Environment for Statistical Computing.
- Rehder, A. (1949). Manual of cultivated trees and shrubs. Publisher : The Macmillan Company.
- Sauvant, D. and Martin, O. (2010). Robustesse, rusticité, flexibilité, plasticité... les nouveaux critères de qualité des animaux et des systèmes d'élevage : définitions systémique et biologique des différents concepts. INRAE Productions Animales, 23(1) :5–10.
- Scheffer, M., Bolhuis, J. E., Borsboom, D., Buchman, T. G., Gijzel, S. M. W., Goulson, D., Kammenga, J. E., Kemp, B., van de Leemput, I. A., Levin, S., Martin, C. M., Melis, R. J. F., van Nes, E. H., Romero, L. M., and Olde Rikkert, M. G. M. (2018). Quantifying resilience of humans and other animals. Proceedings of the National Academy of Sciences, 115(47) :11883–11890.
- Segura, V., Vilhjálmsson, B. J., Platt, A., Korte, A., Seren, , Long, Q., and Nordborg, M. (2012). An efficient multi-locus mixed-model approach for genome-wide association studies in structured populations. Nature Genetics, 44(7) :8.
- Setakis, E., Stirnadel, H., and Balding, D. J. (2006). Logistic regression protects against population structure in genetic association studies. Genome Research, 16(2) :290–296. Company : Cold Spring Harbor Laboratory Press Distributor : Cold Spring Harbor Laboratory Press Institution : Cold Spring Harbor Laboratory Press Label : Cold Spring Harbor Laboratory Press Publisher : Cold Spring Harbor Lab.

- Souza, V. A. B. d., Byrne, D. H., and Taylor, J. F. (1998). Heritability, Genetic and Phenotypic Correlations, and Predicted Selection Response of Quantitative Traits in Peach : II. An Analysis of Several Fruit Traits. Journal of the American Society for Horticultural Science, 123(4) :604–611.
- Statista (2019). Fruit : volume de production mondiale par type en 2017.
- Thurrow, L. B., Gasic, K., Bassols Raseira, M. d. C., Bonow, S., and Marques Castro, C. (2020). Genome-wide SNP discovery through genotyping by sequencing, population structure, and linkage disequilibrium in Brazilian peach breeding germplasm. Tree Genetics & Genomes, 16(1) :10.
- Tibbs Cortes, L., Zhang, Z., and Yu, J. (2021). Status and prospects of genome-wide association studies in plants. The Plant Genome, 14(1).
- Tresson, P., Brun, L., García de Cortázar-Atauri, I., Audergon, J.-M., Buléon, S., Chenevotot, H., Combe, F., Dam, D., Jacquot, M., Labeyrie, B., Mercier, V., Parveaud, C.-E., and Launay, M. (2020). Future development of apricot blossom blight under climate change in Southern France. European Journal of Agronomy, 112 :125960.
- Urruty, N., Tailliez-Lefebvre, D., and Huyghe, C. (2016). Stability, robustness, vulnerability and resilience of agricultural systems. A review. Agronomy for Sustainable Development, 36(1) :15.
- Van Nocker, S. and Gardiner, S. E. (2014). Breeding better cultivars, faster : applications of new technologies for the rapid deployment of superior horticultural tree crops. Horticulture Research, 1(1) :1–8.
- VanRaden, P. M. (2008). Efficient Methods to Compute Genomic Predictions. Journal of Dairy Science, 91(11) :4414–4423.
- Verde, I., Abbott, A. G., Scalabrin, S., Jung, S., Shu, S., Marroni, F., Zhebentyayeva, T., Dettori, M. T., Grimwood, J., Cattonaro, F., Zuccolo, A., Rossini, L., Jenkins, J., Vendramin, E., Meisel, L. A., Decroocq, V., Sosinski, B., Prochnik, S., Mitros, T., Policriti, A., Cipriani, G., Dondini, L., Ficklin, S., Goodstein, D. M., Xuan, P., Fabbro, C. D., Aramini, V., Copetti, D., Gonzalez, S., Horner, D. S., Falchi, R., Lucas, S., Mica, E., Maldonado, J., Lazzari, B., Bielenberg, D., Pirona, R., Miculan, M., Barakat, A., Testolin, R., Stella, A., Tartarini, S., Tonutti, P., Arús, P., Orellana, A., Wells, C., Main, D., Vizzotto, G., Silva, H., Salamini, F., Schmutz, J., Morgante, M., and Rokhsar, D. S. (2013). The high-quality draft genome

- of peach (*Prunus persica*) identifies unique patterns of genetic diversity, domestication and genome evolution. Nature Genetics, 45(5) :487–494.
- Verde, I., Bassil, N., Scalabrin, S., Gilmore, B., Lawley, C. T., Gasic, K., Micheletti, D., Rosyara, U. R., Cattonaro, F., Vendramin, E., Main, D., Aramini, V., Blas, A. L., Mockler, T. C., Bryant, D. W., Wilhelm, L., Troglio, M., Sosinski, B., Aranzana, M. J., Arús, P., Iezzoni, A., Morgante, M., and Peace, C. (2012). Development and Evaluation of a 9K SNP Array for Peach by Internationally Coordinated SNP Detection and Validation in Breeding Germplasm. PLOS ONE, 7(4) :e35668. Publisher : Public Library of Science.
- Verde, I., Jenkins, J., Dondini, L., Micali, S., Pagliarani, G., Vendramin, E., Paris, R., Aramini, V., Gazza, L., Rossini, L., Bassi, D., Troglio, M., Shu, S., Grimwood, J., Tartarini, S., Dettori, M. T., and Schmutz, J. (2017). The Peach v2.0 release : high-resolution linkage mapping and deep resequencing improve chromosome-scale assembly and contiguity. BMC Genomics, 18(1) :225.
- Viruel, M. A., Madur, D., Dirlewanger, E., Pascal, T., and Kervella, J. (1998). Mapping quantitative trait loci controlling peach leaf curl resistance. Acta Hort., 465.6.
- Visscher, P. M., Wray, N. R., Zhang, Q., Sklar, P., McCarthy, M. I., Brown, M. A., and Yang, J. (2017). 10 Years of GWAS Discovery : Biology, Function, and Translation. The American Journal of Human Genetics, 101(1) :5–22. Publisher : Elsevier.
- Yu, J., Pressoir, G., Briggs, W. H., Vroh Bi, I., Yamasaki, M., Doebley, J. F., McMullen, M. D., Gaut, B. S., Nielsen, D. M., Holland, J. B., Kresovich, S., and Buckler, E. S. (2006). A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. Nature Genetics, 38(2) :203–208. Number : 2 Publisher : Nature Publishing Group.

Annexes

A - Échelle de notation des différents bioagresseurs du pêcher

A.1 Echelle de notation de la cloque du pêcher

Note	Réaction de la plante à la cloque	% de feuilles attaquées
0	aucun symptôme (immunité)	0%
1	quelques feuilles avec des hypertrophies (distorsions) partielles	1 à 5 %
2	feuilles complètement hypertrophiées et bien distinctes dans l'arbre	6 à 30 %
3	Nombreuses feuilles cloquées avec quelques pousses tordues (en crosse)	31 à 60 %
4	Pratiquement toutes les feuilles cloquées et de nombreuses pousses tordues	> 60%

A.2 Échelle de notation de l'oïdium

Note	% de pousses infestées
1	0%
2	1 à 10 %
3	11 à 25%
5	26 à 50%
7	51 à 75%
9	> 75%

A.3 Échelle de notation du coryneum

Note	% de feuilles atteintes
0	0%
1	1 à 5%
2	6 à 30%
3	31 à 60%
4	> 60%

A.4 Échelle de notation des pousses minées par la tordeuse orientale du pêcher ou la petite mineuse

Note	% de rameaux touchés
0	0%
1	1 à 5%
2	6 à 30%
3	31 à 60%
4	> 60%

A.5 Échelle de notation pour les pucerons

Puceron vert - Puceron noir – Puceron farineux - Puceron cigarier

Note	Colonisation de la plante
0	Absence de puceron
1	Présence d'une femelle ou de larves seules (pas encore d'installation de colonie)
2	1 à 10% de rameaux avec colonies développées
3	11 à 50% de rameaux avec colonies développées
4	> 50% de rameaux avec colonies développées

B - Échelle de notation des différents bioagresseurs de l'abricotier

B.1 Échelle de notation de la rouille

Grille de notation de la rouille			
Note	Touchée = % de feuilles présentant des pustules de rouille	Intensité = nombre moyen de symptômes par feuilles attaquées	Chute = % de feuilles chutées à cause la rouille
0	0 % (aucun symptôme de rouille observé)	0 % (aucun symptôme de rouille observé)	0 % (aucune chute)
1	≤ 10%	≤ 10%	≤ 10%
2	>10% et ≤ 30 %	>10% et ≤ 30 %	>10% et ≤ 30 %
3	>30% et ≤ 60 %	>30% et ≤ 60 %	>30% et ≤ 60 %
4	>60% et ≤ 80 %	>60% et ≤ 80 %	>60% et ≤ 80 %
5	>80%	>80%	>80%

B.2 Échelle de notation du coryneum

Grille de notation du Coryneum		
Note	Fréquence = % de feuilles atteintes par au moins un symptôme	Intensité = nombre moyen de symptômes/feuille
0	0 % (aucun symptôme observé)	0 % (aucun symptôme observé)
1	≤ 10 %	≤ 10 %
2	>10 et ≤ 30 %	>10 et ≤ 30 %
3	>30 et ≤ 60 %	>30 et ≤ 60 %
4	>60 et ≤ 80 %	>60 et ≤ 80 %
5	>80 %	>80 %

C - Formule de normalisation des données utilisée pour le calcul de la "note globale de dégât"

$$\text{Valeur transformée} = \frac{\text{Valeur} - \text{Minimum}}{\text{Maximum} - \text{Minimum}} \quad (8)$$

D - Tableaux récapitulatifs des pondérations réalisées pour le calcul de la "note globale de dégât"

Le 3 a été attribué aux bioagresseurs responsables des dégâts les plus importants, et le 1 à ceux responsable des dégâts les moins dommageables.

D.1 Note attribuée aux bioagresseurs du pêcher

	Cloque	Oïdium	Puceron	Coryneum	Pousses minées (tordeuse orientale ou petite mineuse)
Note	3	2	2	1	1

D.2 Note attribuée aux bioagresseurs de l'abricotier

	Monilia	Rouille (Note globale)	Coryneum (Note globale)	Chancre bactérien
Note	3	2	1	3

E - Formule utilisée pour le calcul de la matrice de VanRaden

$$K = \frac{MM'}{2 \sum p_i(1 - p_i)} \quad (9)$$

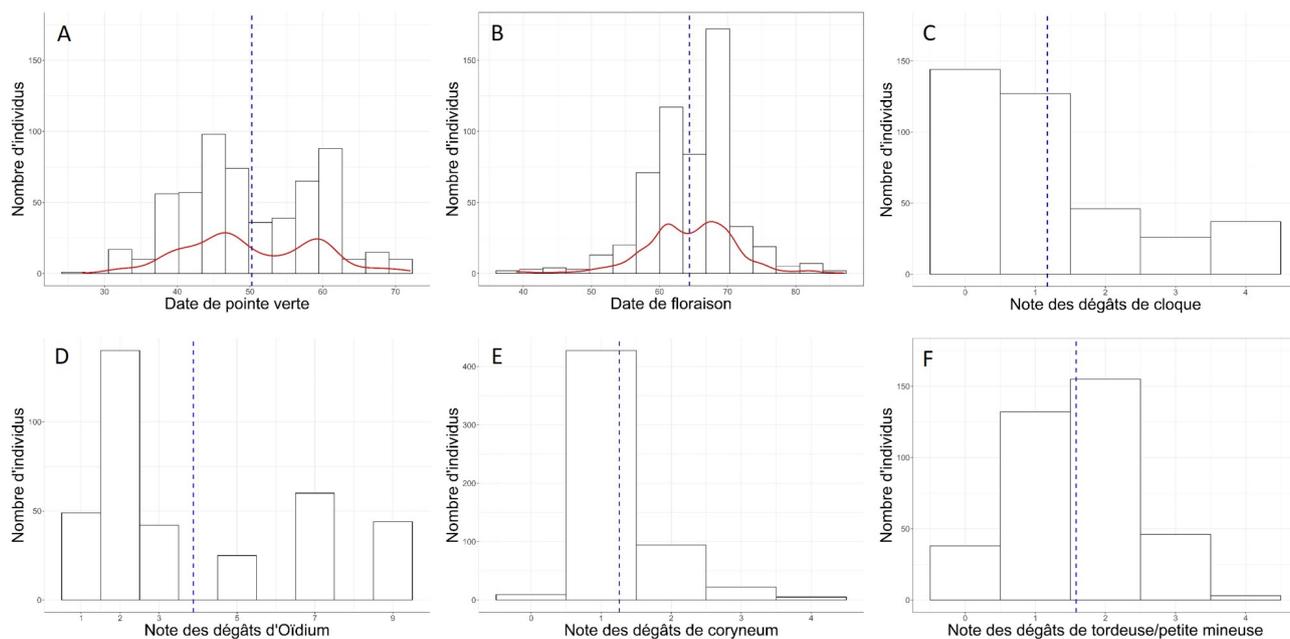
avec M la matrice des SNPs, M' sa transposée et p_i la fréquence de l'allèle de référence au locus i .

F - Formule utilisée pour le calcul de la matrice d'apparentement exploitée dans les GWAS

$$K = \frac{WW^T}{m'} \quad (10)$$

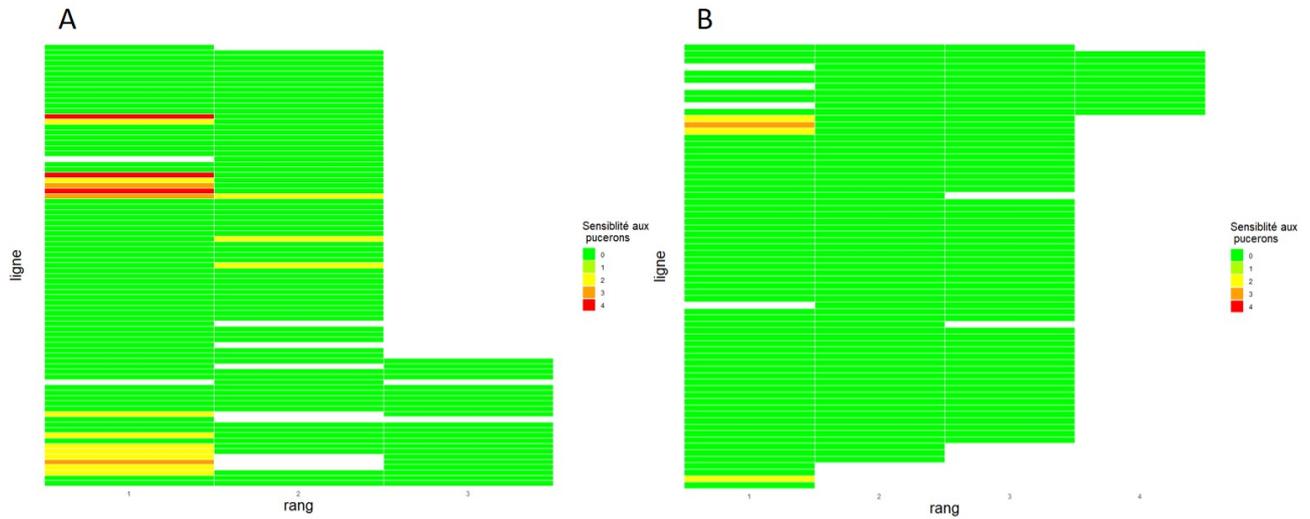
où W est la matrice normalisée de génotypes composée de m' marqueurs, et W^T sa transposée.

G - Histogramme des observations cumulées dans les différents lieux d'observation pour les différents caractères étudiés chez les individus de la core-collection de pêcheurs



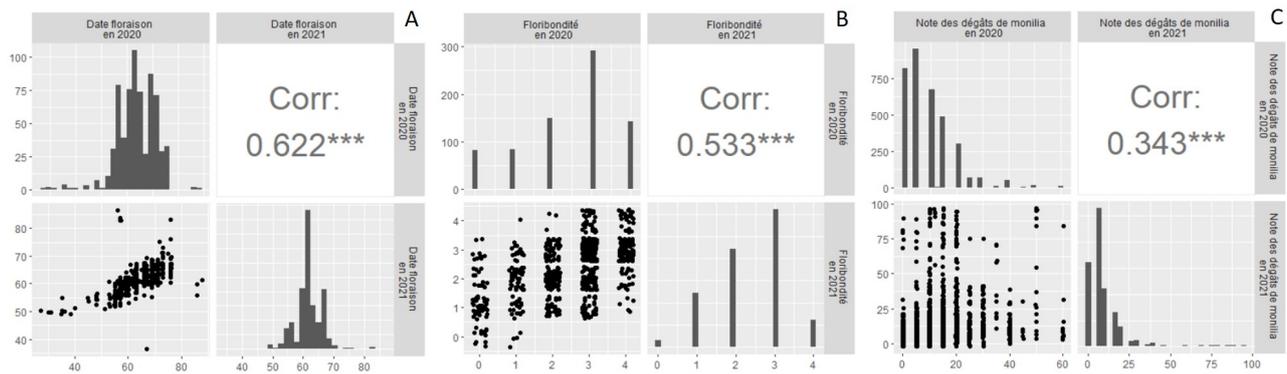
(A) date de pointe verte, (B) date de floraison, (C) note de dégâts de cloque, (D) d'oïdium, (E) de coryneum et (F) de pousses minées par la tordeuse orientale ou la petite mineuse pour les individus de la core-collection de pêcheurs dans les différents lieux d'observation.

H - Visualisation de la répartition des dégâts des pucerons dans les différentes parcelles étudiées



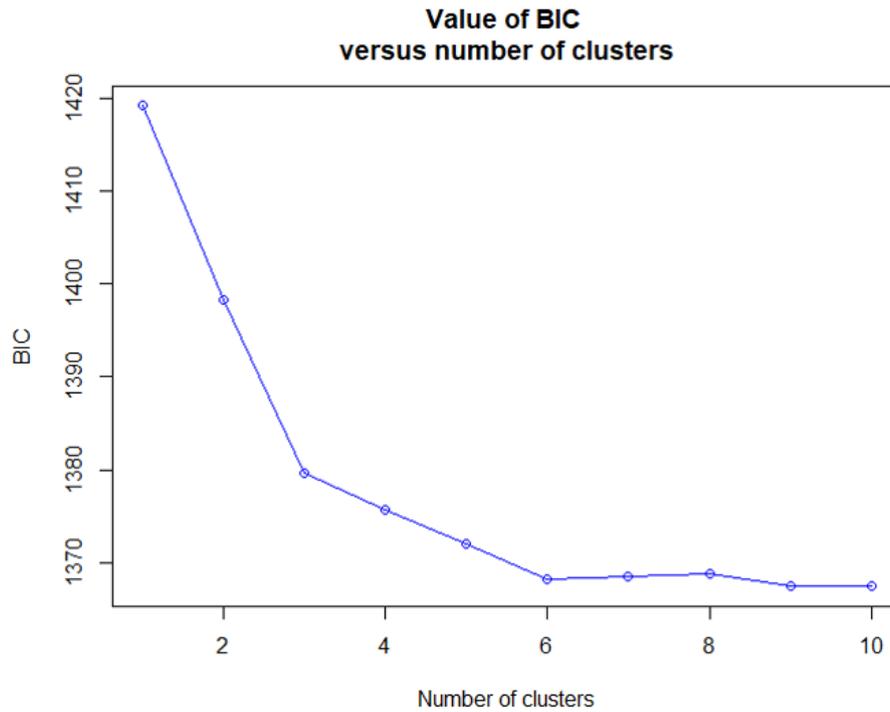
(A) Parcelles des Garrigues, (B) parcelle de la SEFRA.

I - Visualisation des corrélations entre les différents caractères étudiés sur la core-collection d'abricotiers pour les différentes années d'observation sur le site de Gotheron

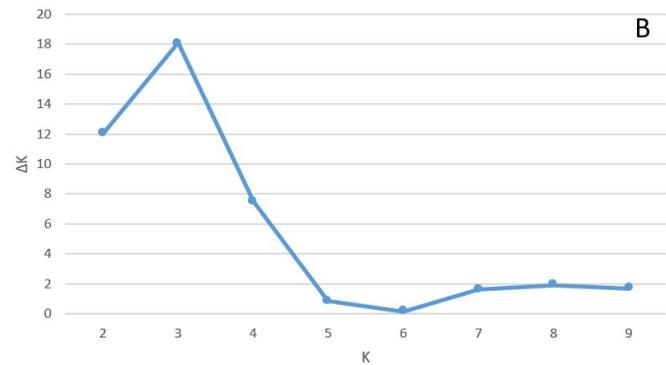
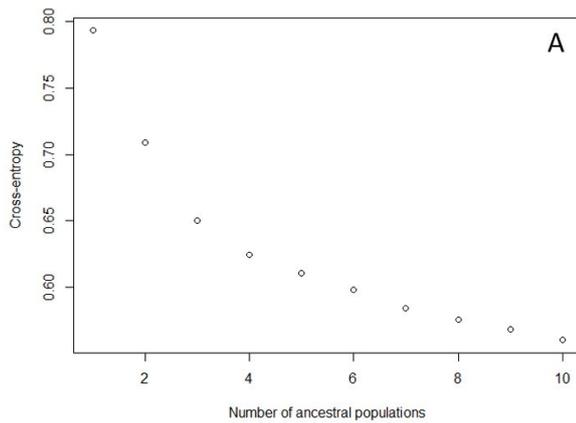


(A) Corrélation entre les dates floraison, (B) entre la floribondité et (C) entre les notes de dégâts de monilia pour 2020 et 2021.

J - Valeur du BIC de chaque modèle testé par l'algorithme des k-means en fonction du nombre de groupes (K) pour la core-collection de pêcheurs

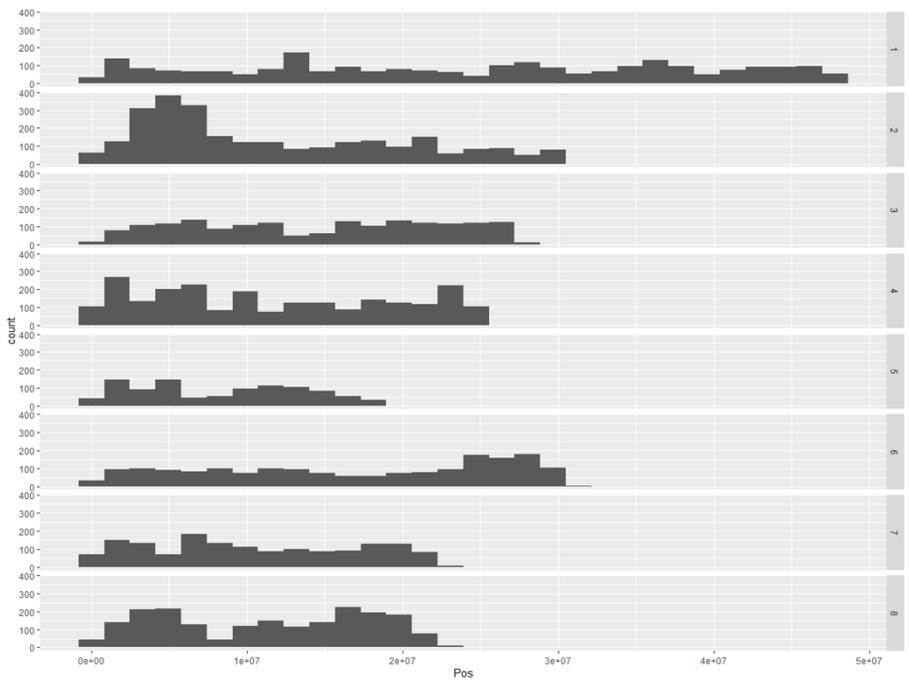


K - Graphiques permettant le choix du nombre de groupe (K) à conserver avec la méthode SNMF réalisée sur la core-collection de pêcheurs

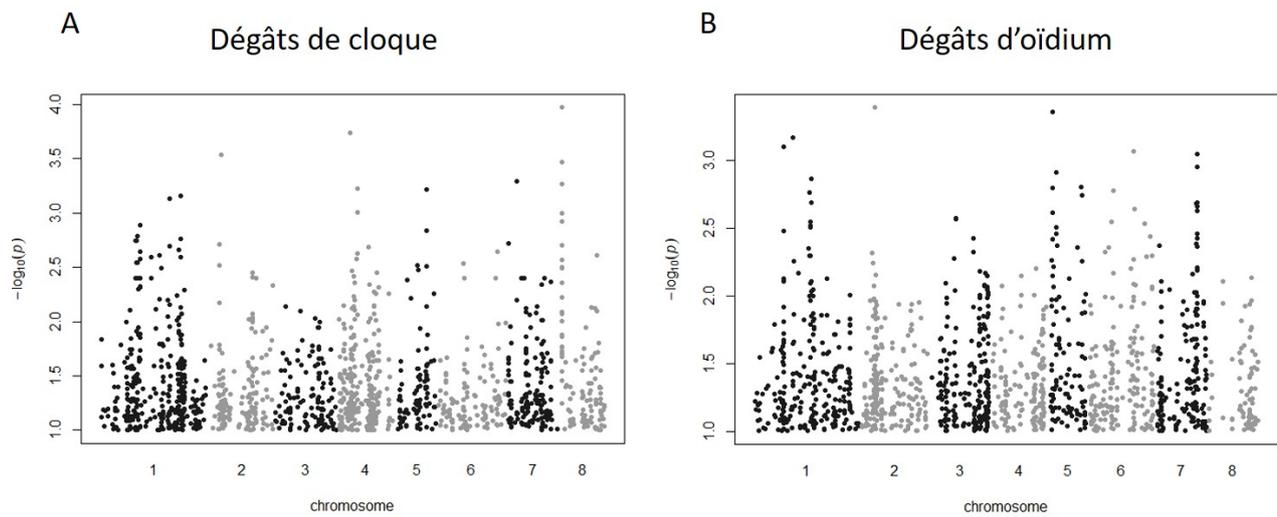


(A) Valeur de cross-entropy en fonction du nombre K de populations testés. (B) Illustration du résultat de la méthode Evanno.

M - Densité de marqueurs par chromosome chez le pêcher



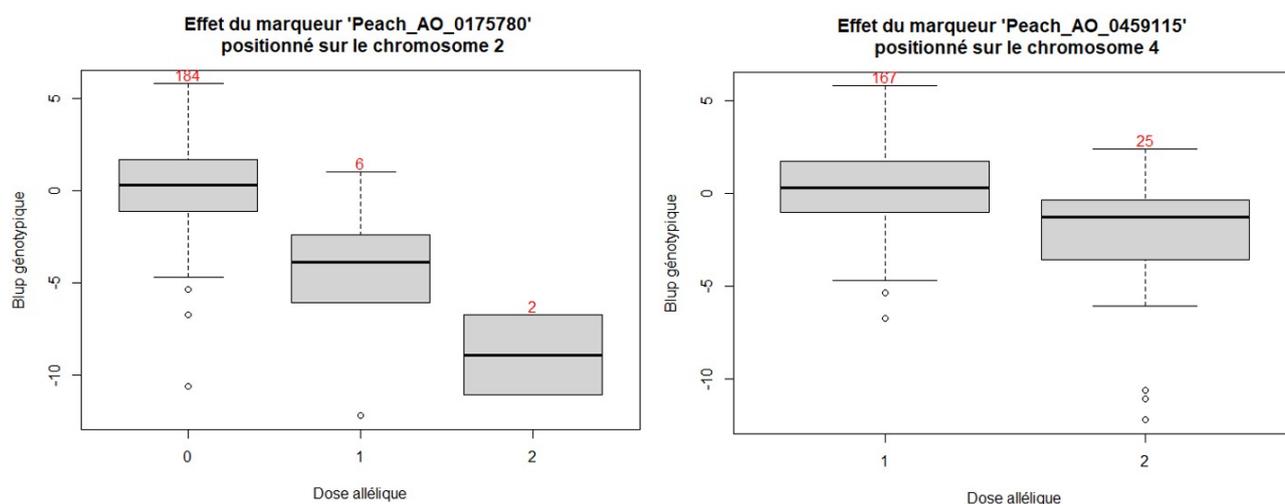
N - Résultats des GWAS pour (A) les dégâts de cloque, (B) les dégâts d'oidium chez le pêcher



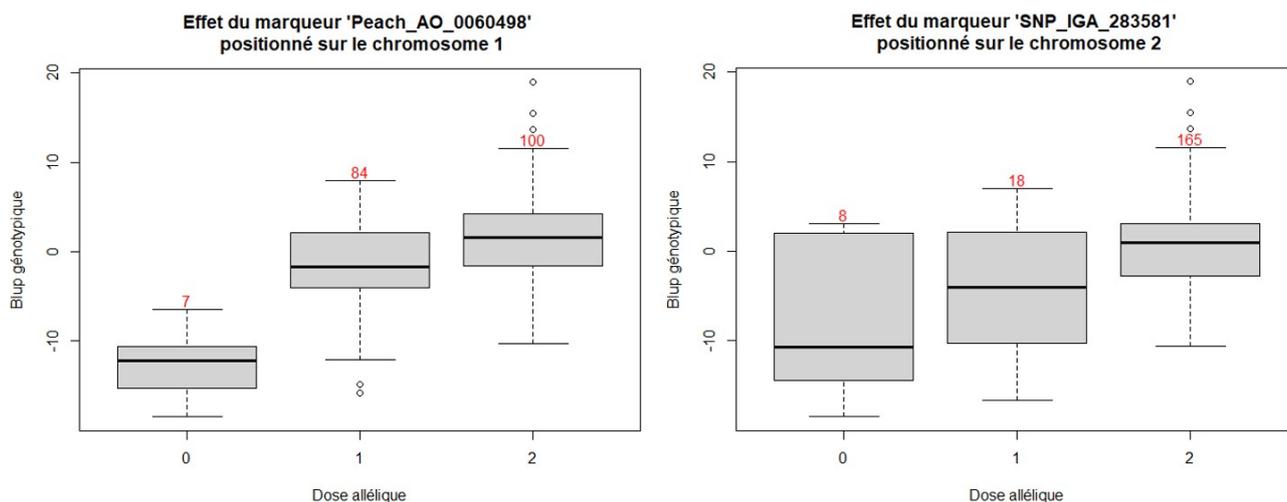
O - Distribution des BLUPs génotypiques pour les différents traits d'intérêt étudiés chez le pêcher en fonction de l'état allélique des marqueurs mis en évidence par GWAS

Les nombres en rouge au dessus de chaque boxplot correspondent aux nombre d'accessions pour chaque état allélique (0, 1 ou 2) pour le marqueur étudié au sein du panel d'étude.

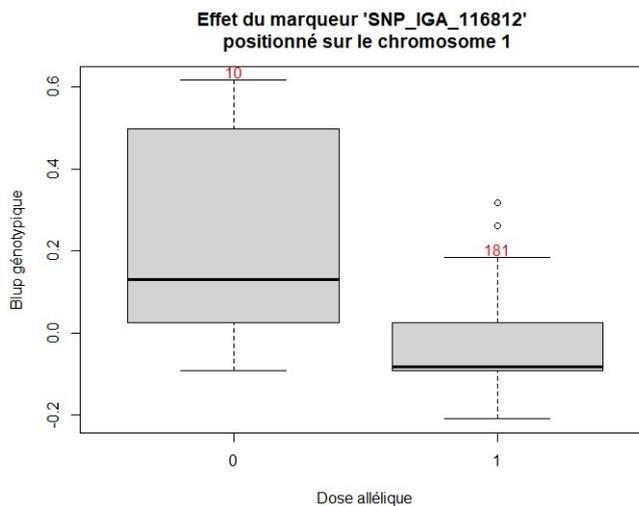
O.1 Distribution des BLUPs génotypiques pour la date de pointe verte en fonction de l'état allélique du marqueur Peach-AO-0175780 et Peach-AO-0459115



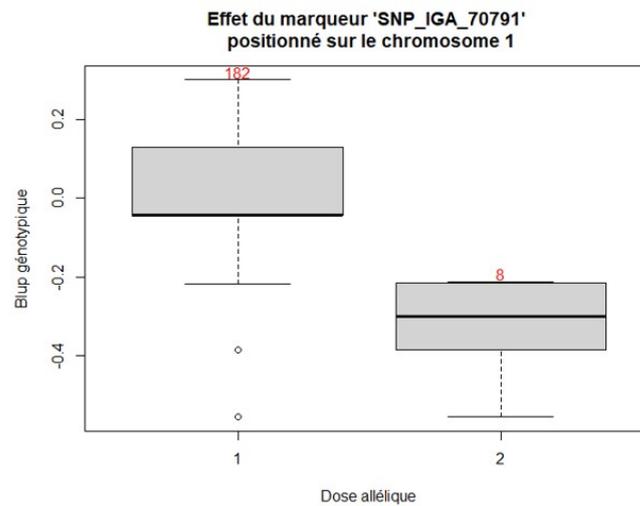
O.2 Distribution des BLUPs génotypiques pour la date de floraison en fonction de l'état allélique du marqueur Peach-AO-0060498 et Peach-AO-283581



O.3 Distribution des BLUPs génotypiques pour les dégâts de coryneum en fonction de l'état allélique du marqueur SNP-IGA-116812

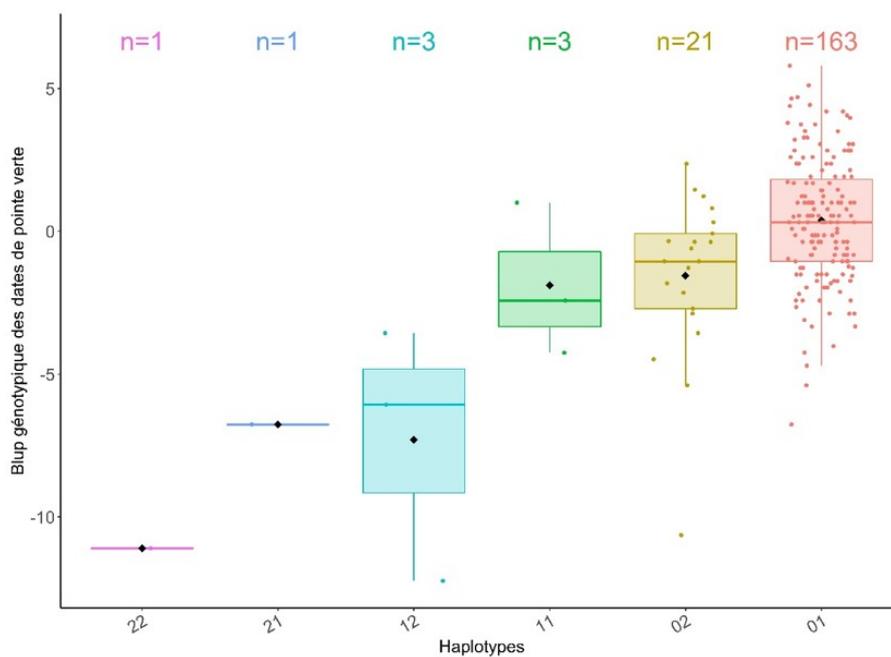


O.4 Distribution des BLUPs génotypiques pour les dégâts de tordeuse ou de petite mineuse en fonction de l'état allélique du marqueur SNP-IGA-70791

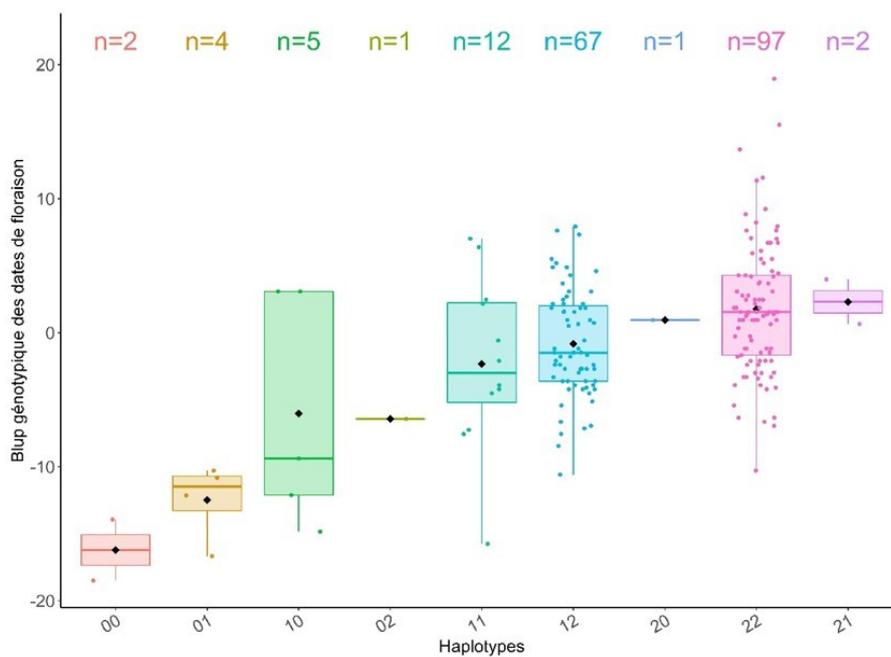


P - Distribution des BLUPs génotypiques pour la date de pointe verte et la date de floraison en fonction des haplotypes des marqueurs détectés par GWAS

P.1 Distribution des BLUPs génotypiques calculés pour la date de pointe verte selon l'haplotype constitué par le SNP Peach-AO-0175780 (Chromosome 2) et Peach-AO-0459115 (Chromosome 4)



P.2 Distribution des BLUPs génotypiques calculés pour la date de floraison selon l'haplotype constitué par le SNP Peach-AO-0060498 (Chromosome 1) et Peach-AO-283581 (Chromosome 2)



Résumé

Il n'existe pas encore à ce jour de variétés d'abricotiers et de pêcheurs résistantes à la plupart des bioagresseurs. La création de nouvelles variétés résilientes pour répondre dans la durée à cette problématique est un des objectifs majeurs pour la filière. Cependant, la nature de la résilience chez les *Prunus* demeure encore très méconnue. Pour avancer dans la compréhension de ce processus, un suivi de core-collections de 150 accessions d'abricotiers et de 206 accessions de pêcheurs menées en conditions de faible protection phytosanitaire et déployées respectivement dans 2 et 3 sites, a été mis en place. Les notations des dégâts de 8 bioagresseurs présents en conditions naturelles ainsi que de 3 traits phénologiques d'intérêt ont mis en évidence une diversité phénotypique marquée au sein des core-collections. Les traits mesurés ont montré des héritabilités très variables et la contribution de la part génétique à la variation phénotypique s'est très souvent avérée significative. Un fort effet de l'environnement et de l'interaction génotype/environnement a également été identifié. Grâce à un génotypage dense des accessions de la core-collection de pêcheurs, des analyses de la diversité ont été menées à bien et ont mis en évidence une structuration importante en 3 grands groupes génétique. Les analyses GWAS réalisées avec le modèle mixte multi-locus (MLMM) ont permis d'identifier 4 SNPs en relation avec des traits phénologiques d'intérêt : la date de pointe verte et la date de floraison. 2 SNPs impliqués dans des différences de sensibilité vis à vis de deux bioagresseurs majeurs chez le pêcher (coryneum et tordeuse orientale ou petite mineuse) ont également été détectés. Enfin, 3 accessions cumulant de faibles symptômes pour l'ensemble des bioagresseurs étudiés ont été mises en évidence. Cette identification de facteurs de résilience et de génotypes candidats représente une piste intéressante à approfondir pour une future sélection sur la résilience.

Mots clés : abricotier et pêcher ; résilience ; bioagresseurs ; core-collection ; génétique d'association

Pour citer ce document : [SERRIE, Marie, 2021. Identification et caractérisation des composantes phénotypiques et génétiques de la résilience chez l'abricotier et le pêcher à l'aide de la génétique d'association. Mémoire de fin d'études, diplôme d'Ingénieur Agronome, option Amélioration des Plantes et Ingénierie Végétale Méditerranéennes et Tropicales, Institut Agro | Montpellier SupAgro. 73 pages]

Institut Agro | Montpellier SupAgro, 2 place Pierre Viala, 34060 Montpellier cedex 02.

<https://www.montpellier-supagro.fr/>