Innovations Agronomiques (2009) 7, 49-64

Construire un idéotype de variétés de pommier pour des vergers agronomiquement performants et à faibles intrants

E. Costes[1], P.E. Lauri[1], F. Laurens[2], C.E. Durel[2], L. Parisi[3]

[1] : UMR CIRAD-INRA-SupAgro-UM2 Développement et Amélioration des Plantes (DAP), Equipe Architecture et Fonctionnement des Espèces Fruitières (AFEF), CIRAD Avenue Agropolis, Montpellier

[2] : UMR Génétique et Horticulture (GenHort), INRA-AgroCampusOuest-UA, Centre INRA Angers-Nantes, BP60057, 49071 - Beaucouzé Cedex

[3] : INRA Gotheron UERI de Gotheron, Domaine de Gotheron, 26320 St Marcel-lès-Valence

Correspondance : costes@supagro.inra.fr

Résumé :

La production fruitière est actuellement soumise à un ensemble de pressions croissantes qui compromet sa performance. Une rénovation profonde des pratiques doit être engagée, en associant les compétences de généticiens et sélectionneurs, d'agronomes, de pathologistes, de physiologistes, de modélisateurs, mais aussi de socio-économistes et de représentants de la filière arboricole. Notamment, il est nécessaire de repenser la conception d'idéotypes variétaux par une approche globale où la variété est replacée dans son environnement, soumise à des pratiques culturales et à différents traitements, manipulations, au sein d'une interaction complexe qu'il faut optimiser pour répondre aux différents enjeux économiques et environnementaux. Dans cet article, nous tentons de dégager quelques idées forces qui sous-tendent les recherches conduites à l'INRA et qui permettent d'aborder le triple niveau de complexité devant être pris en compte dans la construction d'idéotypes : (i) combiner des allèles favorables de plusieurs gènes pour chaque caractère, (ii) combiner plusieurs caractères dont le déterminisme génétique ou la physiologie peuvent s'avérer antagonistes, (iii) rechercher les synergies favorables entre potentialités génétiques, effets environnementaux et pratiques culturales.

Mots-clés : Qualité, Résistances, Bio-agresseurs, Architecture, Développement végétatif, Floraison, Régularité de production, Conduite.

Abstract: Designing apple ideotypes for high agronomic performance and low inputs orchards

Fruit production is presently facing a number of new challenges which may endanger its performance. A deep renewal of pratices have to be engaged, involving a large set of competences from geneticists, breeders, agronomists, pathologists, physiologisits, modelers, as well as socio-economists and grower and chain supply representatives. In particular, new varietal ideotypes must be designed through a global approach that considers the variety in its environment, submitted to various manipulations, practices and treatments, all these factors interacting in a complex network that must be optimised for finding innovative answers to the current economical and environmental challenges. In this paper, we attempt to highlight key ideas and concepts that underline our researches at INRA and that aim to facing the three levels of complexity that must be taken into account for designing new ideotypes: (i) combine desirable alleles at different genes for each target trait; (ii) combine the different traits despite possible antagonisms (iii) find positive synergies between genetic potential, environmental effects and cultural practices.

Keywords: quality, resistances, bio-agressors, architecture, vegetative development, flowering, production regularity, training.

Introduction

Enjeux socio-économiques

La performance agronomique d'un verger repose sur une série de choix qui se déclinent à deux échelles de temps (Lauri et al., 2009). Tout d'abord, des choix initiaux sont posés au moment de l'implantation du verger, concernant les variétés scions et porte-greffe, les distances de plantation, l'orientation des rangs, le système de palissage. Viennent ensuite, et de façon récurrente chaque année, des choix culturaux tels que les interventions de conduite (taille, arcure, …), l'éclaircissage, le calendrier des apports d'engrais et d'eau et celui des traitements phytosanitaires. Ces pratiques culturales génèrent des coûts importants, au plan économique comme au plan environnemental, ainsi que, pour ce qui est des produits phytosanitaires et d'éclaircissage, des risques potentiels pour la santé des consommateurs. Ainsi, pour un verger de pommier adulte, les coûts de main d'oeuvre dus aux interventions (récolte, taille, éclaircissage, extinction) représentent 50 à 60% des coûts totaux en moyenne (GRCETA de Basse Durance, 2009, com. personnelle ; Deschênes 2002). Le contrôle phytosanitaire d'un verger de pommier requiert quant à lui 30 à 38 traitements, en fonction des bassins de production (Sauphanor et al., 2009,) en raison des risques dus aux principaux bio-agresseurs du pommier : carpocapse, puceron cendré, agents de la tavelure, de l'oïdium, du feu bactérien, des maladies de conservation, etc. De plus, les changements climatiques en cours accentuent le risque parasitaire et sont susceptibles de pénaliser le potentiel de production de variétés jusqu'ici performantes. Plusieurs effets sont d'ores et déjà perceptibles. Les températures plus élevées en périodes printanière et estivale favorisent le nombre de générations des bio-agresseurs, par exemple celui du carpocapse sur pommier pour lequel trois générations par an sont actuellement observées dans le Sud-est de la France. Depuis la fin des années 80, une avancée des dates de floraison moyennes est également observée, résultant de deux phénomènes contradictoires, une satisfaction des besoins en froid en période automno-hivernale plus lente et une arrivée plus précoce des températures chaudes en début de printemps (Legave et al., 2008). Outre des problèmes de pollinisation, ces changements provoquent aussi une modification de la phénologie de l'arbre et de l'épidémiologie des bio-agresseurs très dépendants du microclimat de l'organe infecté (carpocapse, tavelure…). Enfin, l'élévation des températures en période estivale augmente les besoins en eau de l'arbre et peut conduire à des stress hydriques ainsi qu'à des stress thermiques sur le feuillage. La production risque ainsi d'être pénalisée, ainsi que l'induction florale pour la production de l'année suivante.

Intérêt et complexité des idéotypes

Face à cet ensemble de pressions croissantes sur les conditions d'une production fruitière performante, une rénovation profonde des pratiques doit être engagée, en associant les compétences de généticiens et sélectionneurs, d'agronomes, de pathologistes, de physiologistes, de modélisateurs, mais aussi de socio-économistes et de représentants de la filière arboricole. Notamment, il est nécessaire de repenser la conception d'idéotypes variétaux par une approche globale où la variété est replacée dans son environnement, soumise à des pratiques culturales et à différents traitements, manipulations, au sein d'une interaction complexe qu'il faut optimiser pour répondre aux différents enjeux économiques et environnementaux précédemment cités. La notion d'idéotype, introduite par Donald (1968), consiste à définir explicitement les plantes « souhaitées/désirées » pour un environnement et un type d'agriculture donnés, sur la base de la variation des traits cibles et de leurs interactions. Cette notion a été largement utilisée sur espèces annuelles (e.g. Yin et al., 2003) mais aussi pérennes forestières (Wu, 1998) et fruitières (e.g. Dickman et al., 1994). Sur ces dernières, des propositions ont été faites concernant l'interaction entre développement de l'arbre et la production (Lauri et Costes, 2004 ; Cilas et al., 2006). Compte tenu des enjeux, les caractères cibles sont actuellement très divers. Ils concernent en priorité la qualité des produits, leur capacité de stockage post-récole, mais aussi la résistance aux maladies, l'adaptation à des conditions de stress hydrique, la facilité de conduite de l'arbre et sa régularité de

production. Cependant, chaque caractère pris séparément est le plus souvent contrôlé par un déterminisme génétique complexe, impliquant de nombreux gènes à effets faibles. La conception d'un idéotype doit donc s'appuyer sur des combinaisons judicieuses d'allèles plutôt que sur des gènes majeurs seuls. De plus, certains caractères, comme la résistance aux bio-agresseurs ou le développement de l'arbre sont influencés par de nombreux facteurs non génétiques tels que le climat, les populations de pathogènes ou les manipulations appliquées à l'arbre. Enfin, la conception d'idéotypes revêt une complexité supplémentaire chez les arbres fruitiers chez lesquels l'expression des caractères peut évoluer en fonction de l'âge des arbres (effet d'ontogénie) et peut être affectée par des effets cumulatifs entre années consécutives. Par exemple, l'effet d'un stress hydrique peut réduire la croissance de l'arbre et ainsi pénaliser la production de l'année suivante.

Dans cet article, nous tentons de dégager quelques idées forces qui sous-tendent les recherches conduites à l'INRA et qui permettent d'aborder le triple niveau de complexité devant être pris en compte dans la construction d'idéotypes : (i) combiner des allèles favorables de plusieurs gènes pour chaque caractère, (ii) combiner plusieurs caractères dont le déterminisme génétique ou la physiologie peuvent s'avérer antagoniste, (iii) rechercher les synergies favorables entre potentialités génétiques, effets environnementaux et pratiques culturales, ou encore entre variétés pour aller vers des mélanges variétaux et une gestion agro-écologique des vergers. Cet article repose partiellement sur la réflexion initiée par le groupe « Conception et évaluation d'idéotypes de pommier adaptés à des systèmes de culture économes en intrants », soutenu par l'INRA (DS Econat) dans le cadre de l'appel d'offres Ecophyto R&D : idéotypes pour des plantes cultivées en agriculture durable (animation : L. Parisi). Nous baserons notre raisonnement sur le pommier, en tant qu'exemple pouvant servir de guide pour d'autres espèces fruitières, tout en gardant à l'esprit qu'il n'est pas forcément transposable tel que. Nous définirons tout d'abord les principaux caractères cibles recherchés chez le pommier en fonction des enjeux socio-éco-environnementaux de cette culture. Ici encore, nous rappelons que les caractères cibles peuvent être modulés en fonction des conditions économiques (par exemple le coût de la main d'oeuvre), socio-économiques (e.g. disponibilité en main d'oeuvre qualifiée), ou climatiques (e.g. contraintes plus ou moins fortes), etc. Nous décrirons la variabilité génétique connue pour quelques-uns des caractères cibles, puis, en prenant pour exemple les interactions entre développement de l'arbre et résistances aux bio-agresseurs, nous montrerons comment des idéotypes variétaux multi-critères peuvent être conçus, en rassemblant des compétences multi-disciplinaires et en s'appuyant sur des outils de modélisation. Soulignons qu'il ne s'agit ici que de faire un rapport d'étape sur une réflexion qu'il faut poursuivre et étayer, d'autant qu'elle va conditionner des programmes de recherche à long terme.

La variabilité du pommier

Le pommier est originaire d'Asie centrale où l'espèce serait apparue depuis plusieurs dizaines de millions d'années (Juniper, 2007). Plusieurs études ont permis de structurer la diversité génétique du compartiment sauvage de l'espèce, principalement *Malus sieversii* (Leded.) en Asie centrale (Wiedow et al., 2004) et *Malus sylvestris* (L.) en Europe, en relation avec sa possible hybridation avec le compartiment domestiqué (Wagner et al., 2004). Un effort de collecte et de rassemblement des ressources génétiques de l'espèce a été fait à la station de Geneva (NY state, USA) qui a récemment introduit de nouvelles accessions (Volk et al., 2005). L'UMR GenHort à l'INRA d'Angers est en charge de la gestion des ressources génétiques pour les fruits à pépins au niveau national. Elle gère une base de données qui contient plus de 2000 variétés différentes provenant de nombreux vergers conservatoires répartis sur tout le territoire. Sur le site d'Angers sont conservées près de 1400 variétés dont 800 font partie de la collection nationale en cours de constitution. Des descriptions sont réalisées sur les principaux caractères morphologiques et agronomiques (phénologie, qualité du fruit, résistance aux parasites). De plus, 137 accessions représentent des taxons botaniques de différentes espèces de *Malus*, provenant de différents pays.

Variabilité de la qualité des fruits

La plupart des programmes d'amélioration génétique ciblant leurs objectifs sur les attentes de l'arboriculture « intensive » et la demande de la grande distribution ont eu tendance à standardiser les produits de leur sélection surtout au niveau de leur attrait : pommes à gros calibre, très colorées sans défaut cosmétique et avec une bonne valeur gustative. De plus, la variété recherchée doit être ferme, juteuse, croquante, peu aromatique et se conserver le plus longtemps possible.

Mais une très grande variabilité existe dans les collections pour tous les attributs de qualité (calibre, coloration, teneur en sucre et en acide, parfum, arôme, texture, ….). Une étude récente, conduite dans le cadre du projet européen HiDRAS (2003-2007; http://users.unimi.it/hidras/), a analysé les principaux caractères de qualité du fruit sur plus de 2000 génotypes interconnectés via leurs pedigrees. Les héritabilités et corrélations génétiques entre caractères, ainsi qu'entre valeurs mesurées ou estimées par un panel de dégustateurs ont ainsi pu être analysées finement (Kouassi et al., 2009). De nombreux QTL ont été localisés pour chacun des caractères étudiés ; 15 ont été identifiés pour la texture de la chair, certains co-localisant avec des gènes candidats intervenant dans la voie de biosynthèse de l'éthylène (Md-ACO1, Md-ACS1; Costa et al, 2005), d'autres correspondant à des enzymes de dégradation des parois cellulaires (Mathis et al, 2008). Les composés aromatiques, qui sont parmi les caractères les plus complexes, ont été récemment mis en corrélation avec des clusters de gènes (Dunemann et al., 2009) et les corrélations génétiques existant entre ces composés commencent à être décryptées (Rowan et al., 2009). De plus, des caractères plus « classiques » tels que la coloration de la chair pourraient être revisités dans les programmes de sélection, suite à la mise en évidence du contrôle génétique de la couleur rouge par un facteur de transcription (Chagné et al., 2007).

Variabilité des résistances

En ce qui concerne la résistance aux maladies et parasites, l'ampleur de la variabilité génétique naturelle varie selon le bio-agresseur considéré. Elle peut être très importante pour la résistance à des maladies fongiques comme la tavelure ou l'oïdium pour lesquelles des gènes majeurs de résistance et des sources de résistance partielle ont été simultanément décrits (pour une revue sur les facteurs de résistance à la tavelure, voir Gessler et al. , 2006; pour une liste des gènes majeurs de résistance à une large gamme de pathogènes et bio-agresseurs, voir Alston et al., 2000). Dans ces cas de figure, les gènes majeurs ont été principalement identifiés chez des espèces sauvages de *Malus* (ex. : *Malus floribunda* et *Malus micromalus* comme origine respective des gènes de résistance à la tavelure *Vf* et *Vm*, ou *Malus robusta* et *Malus zumi* comme origine respective des gènes de résistance à l'oïdium *Pl1* et *Pl2*), mais certains gènes majeurs ont aussi été caractérisés chez le pommier domestique (ex. : *Vg* ou *Vd* chez les variétés Golden Delicious ou Durello di Forli respectivement; Bénaouf et Parisi, 2000 ; Tartarini et al., 2004). Les résistances partielles ont principalement été recherchées chez le pommier domestique (Schmidt., 2000 pour la tavelure ou Visser et al. 1974 pour l'oïdium) et cartographiées à partir de certaines variétés (Calenge et al., 2004 ou Soufflet-Freslon et al., 2008, pour la tavelure; Calenge et Durel, 2006 pour l'oïdium). Le type et l'origine des facteurs de résistance semblent similaires pour la résistance du pommier au feu bactérien (Peil et al., 2007 ; Durel et al., 2009 ; Calenge et al., 2005). Pour d'autres maladies fongiques comme le chancre à Nectria, des résistances partielles ont essentiellement été décrites (Lateur et Populer, 1994 ; Sasnauskas et al., 2006), mais une variabilité importante semble exister. Pour d'autres maladies secondaires (exemple *Phyllosticta solitaria*), la variabilité génétique du niveau de résistance a été moins explorée ou moins décrite. C'est aussi le cas pour la résistance à certains insectes où l'évaluation du niveau de résistance est plus lourde à mettre en œuvre ; cependant, une variabilité importante a été décrite par exemple pour la résistance au puceron cendré *Dysaphis plantaginea* (Rat-Morris, 1994; Arnaoudov et Kutinkova, 2006; Miñarro et Dapena, 2007). La cartographie de QTL a même été tentée pour le puceron cendré et le puceron à galles rouges *D. devecta* (Stoeckli et al., 2008). Enfin, une variabilité génétique très faible semble être observée pour la résistance au carpocapse *Cydia pomonella*.

Il est à souligner que pour estimer l'ampleur de la variabilité de la résistance aux bio-agresseurs, il peut être important de considérer le degré de corrélation entre les symptômes observés sur feuilles et ceux observées sur fruits quand les deux types d'organe sont l'objet d'attaques parasitaires. De même, le niveau de résistance est susceptible d'évoluer avec l'âge physiologique des plantes comme dans le cas de la résistance à l'oïdium (corrélation juvénile-adulte faible) ou avec le niveau de pression parasitaire ou l'environnement (interaction génotype x milieu potentiellement exploitable en sélection).

Variabilité architecturale

Une large variabilité du port des arbres a été observée chez le pommier par Bernhard (1961), puis Lespinasse (1977) qui ont proposé une classification des variétés selon quatre types (classification qui a été légèrement revue par Lespinasse en 1992). La variabilité de l'espèce est décrite depuis les variétés de type I qui sont caractérisées par un port colonnaire typique (dû à la mutation du gène Co, ex. Wijcick; Tobutt, 1994) jusqu'à des variétés de type IV possédant un port retombant, une ramification principalement acrotone, avec un angle de branchement ouvert, et une fructification à l'extrémité des rameaux longs et moyens (ex. 'Granny smith', 'Fuji'). Cette typologie, si elle présente l'intérêt de simplifier notablement la variabilité observée ne suffit pas à caractériser finement le comportement de croissance, ramification et fructification des variétés. On sait en effet que des variétés telles que 'Fuji' bien que classées en type IV peuvent avoir une production très alternante entre années consécutives. Depuis le début des années 1990, un ensemble d'études a montré que le caractère de régularité de production pouvait correspondre à deux stratégies (Lauri et al., 1995 & 1997 ; Lauri et Laurens, 2005). La première repose sur le caractère *bourse-sur-bourse* et correspond donc à une régularité de production au niveau de chaque rameau fructifère individuel. La seconde, plus complexe, correspond à une désynchronisation des rameaux fructifères, avec chaque année une partie des rameaux qui est à fruit tandis que l'autre est végétative. Cette désynchronisation est souvent observée entre branches d'un même arbre, ou peut être observée au sein d'une même branche, entre rameaux portés par des « âges de bois » différents. Les bases physiologiques sous-jacentes à ces phénomènes commencent à être élucidées. Il est notamment probable que la longueur de l'axe joue un rôle primordial dans la fréquence de floraison terminale, probablement via la surface foliaire (Lespinasse, 1970 ; Lauri et Trottier, 2004). Mais d'autres phénomènes, tel que la densité de ramification, interviennent. Il apparaît ainsi que les variétés régulières en production sont souvent caractérisées par un avortement important des ramifications florifères à un stade précoce. C'est le phénomène d'extinction.

Depuis cinq ans environ, des études ont été engagées sur le déterminisme génétique des caractères architecturaux, en analysant une descendance en ségrégation issue du croisement de deux parents à port contrasté, Starkrimson et Granny Smith. De nombreux caractères de croissance (nombre d'entre-nœuds par pousse, longueur des pousses), de ramification (nombre et répartition des rameaux axillaires par catégories de longueur), de géométrie (angles de branchement, volume de l'arbre) se sont révélés héritables au cours de la phase juvénile des hybrides (Segura et al., 2006). Plusieurs QTL ont été détectés (Segura et al., 2007 & 2008), dont les effets ont été décomposés selon l'année climatique et l'âge de l'arbre (Segura et al., 2009). Une classification des hybrides de cette descendance sur la base des recombinaisons entre caractères a montré que seuls quelques hybrides pouvaient être rapprochés des types I à IV, alors qu'une grande majorité présente des recombinaisons de caractères. Par exemple, des hybrides ont des ramifications en majorité courte mais des diamètres faibles et des branches plutôt ouvertes (Segura et al., 2009b) (Figure 1). Ces recombinaisons de caractères sont en cours d'exploration pendant la phase mature des arbres, et en considérant d'autres croisements.

(a) (b)



Figure 1 : Hybrides de pommier ayant (a) un port retombant et une ramification principalement par rameaux courts; les rameaux longs ont des diamètres faibles; (b) un port intermédiaire; une ramification peu abondante mélangeant rameaux longs et courts ayant de forts diamètres. (D'après Segura et al., 2009b)

Variabilité des traits adaptatifs

Plus récemment encore, des premières études ont été initiées sur les caractères d'adaptation aux conditions environnementales pour lesquels nous recherchons une optimisation entre économie d'eau (par régulation stomatique) et acquisition du carbone (pour maintenir un calibre de fruit et la régularité de production). En effet, au plan physiologique, en conditions de demande climatique élevée, l'arbre augmente sa transpiration tant que l'eau est disponible dans le sol. Les apports d'eau par irrigation, jusqu'ici non limitants, pourraient être plus contraints à l'avenir, ce qui conduirait à des situations de stress hydrique, plus ou moins longues et/ou sévères. De telles situations provoquent la fermeture des stomates pour diminuer la perte en eau par transpiration, ce qui, par voie de conséquence, provoque un échauffement de la surface de la feuille et réduit l'acquisition du carbone nécessaire au développement du fruit et de l'arbre.

Des stratégies différentes d'utilisation de l'eau ont été mises en évidence, entre deux variétés commerciales, 'Fuji' et 'Braeburn' (Massonnet et al., 2007), 'Braeburn' ayant un comportement plus économe que 'Fuji', par limitation stomatique des échanges gazeux. Sur la base de ces résultats, la descendance 'Starkrimson' x 'Granny Smith' a été explorée pour la réponse de l'arbre à des conditions de stress abiotique, en conditions contrôlées et en verger. Les réponses foliaires au déficit de pression de vapeur de l'air sont fortement héritables et des QTLs ont été détectés : trois sont relatifs à la conductance stomatique et à la transpiration, et un est relatif au taux de photosynthèse. La relative indépendance des 2 QTLs majeurs ainsi que les effets alléliques ont permis d'identifier des hybrides recombinants, présentant une bonne efficience d'utilisation de l'eau (Regnard et al., 2009). Ces recherches sont en cours de développement pour la réponse foliaire au stress hydrique estival, et d'autres caractères doivent encore être explorés (manque de froid en période automno-hivernale, effet des températures élevées).

La construction d'idéotypes variétaux

Des enjeux complexes

La construction d'idéotypes variétaux s'inscrit dans un cortège de priorités impliquant différents acteurs (producteurs, transformateurs, metteurs en marché, consommateurs, instituts techniques et de recherche) dont les objectifs peuvent être – ou sembler - contradictoires. Alors que les enjeux économiques sont cruciaux pour les producteurs et les metteurs en marché, les enjeux environnementaux et de santé sont portés en priorité par les consommateurs. Des convergences sont toutefois possibles, les producteurs ayant par exemple intérêt économiquement et pour leur propre santé à réduire le nombre de traitements annuels dans les vergers. De Buck et Buurma (2004) proposent de représenter ces objectifs contradictoires sous forme d'un triangle des trois 'P' : People, Planet, Profit, et soulignent que l'émergence d'un consensus faciliterait l'organisation des recherches et des politiques publiques, nationales, européennes ou même internationales.

L'exemple des interactions plante bio-agresseurs

En ce qui concerne l'interaction entre plantes et bio-agresseurs, la construction d'idéotypes variétaux adaptés aux bas intrants amène une rupture avec notre façon de penser la sélection de pommiers résistants des trois dernières décennies. D'abord, le terme construction est à prendre au sens large : il ne s'agit pas seulement de construire des génotypes, mais de connaître les méthodes culturales qui permettront de mieux les mettre en valeur dans le contexte pédoclimatique et le système de culture les mieux adaptés à leurs potentialités.

Un exemple parlant est celui de la résistance à la tavelure, principale maladie fongique du pommier. Les programmes d'amélioration variétale ont longtemps privilégié la résistance monogénique, car plus facile à sélectionner (test fiable au stade plantule), à utiliser (pas de traitements préconisés dans un premier temps) et à gérer par l'arboriculteur (expression par tout ou rien). Le progrès génétique réalisé avec ces variétés aurait permis une réduction drastique (environ 75 %) des traitements fongicides (Audemard et al., 1995) si ces variétés avaient eu le succès commercial escompté, et si la résistance avait été stable. Or, elles sont encore peu cultivées (1 à 2 % de la surface de pommiers actuellement), et la résistance conférée par le gène *Vf* a été contournée en Europe avant même qu'elles ne rencontrent le succès (Parisi et al., 1993 & 2004). Ceci a conduit à préconiser des traitements visant à retarder l'apparition et la propagation des souches virulentes, ce qui a limité l'intérêt de leur culture en termes de réduction des fongicides, suivant les bassins de production (30 à 61 % de réduction, Sauphanor et al., 2009). Cependant, les quelques variétés introduites récemment ayant une résistance monogénique et un niveau de qualité équivalent aux autres variétés commerciales, telles qu'Ariane, se comportent plutôt bien en verger commercial (en suivant les recommandations de traitements sur les pics), et permettent actuellement d'assurer une production de qualité avec globalement moins de fongicides. Mais il est à craindre que certaines de ces variétés, une fois contournées, soient très sensibles à la maladie : la résistance monogénique peut avoir été introduite sur un fond génétique totalement dépourvu de résistance quantitative, cette dernière assurant une certaine « rusticité » de la variété, soit la capacité à ralentir les épidémies et à en limiter les dégâts, tout en laissant la maladie s'exprimer modérément. Cette voie de réduction de l'Indice de Fréquence de Traitements (IFT) n'est donc probablement pas durable.

Il est probable que face à *Venturia inaequalis*, champignon hétérothallique avec une reproduction sexuée obligatoire tous les ans dans son cycle (source de variabilité), la meilleure solution, en termes de durabilité, soit bien la résistance polygénique (MacDonald et Linde, 2002). Celle-ci, plus difficile à sélectionner, à gérer parce que partielle et plus ou moins efficace suivant les années (en fonction des conditions climatiques et de l'inoculum présent), demande à être complétée par des pratiques culturales et des traitements allégés. Nous avons montré que, dans ces conditions, la réduction de traitements fongicides (sur variété Reine des Reinettes qui présente un bon niveau de résistance partielle) pouvait

être conséquente (comprise entre 47 et 54% de l'Indice de Fréquence de Traitements par rapport à la moyenne régionale) sans prise de risque (Didelot et al., in press); mais il est vrai que la mise en œuvre pratique de ce type d'association de méthodes à effets partiels demande beaucoup de technicité, ce qui peut être un obstacle à son adoption (Brun et al., 2007).

En ce qui concerne l'idéotype pour un verger à bas intrants, ce n'est pas la résistance à un seul bio-agresseur qui est visée, mais globalement un bon comportement, au verger, vis-à-vis d'un complexe de bio-agresseurs. L'idéotype n'étant pas unique, mais multiple, en fonction des régions et du mode de production, ce comportement doit être adapté aux principaux bio-agresseurs présents et fortement dommageables dans un bassin de production. Dans certains cas, comme celui de l'Agriculture Biologique, il y a des bio-agresseurs à prendre en compte prioritairement pour l'amélioration génétique car peu de méthodes alternatives à la résistance variétale et compatibles avec le cahier de charges AB sont disponibles (cas du puceron cendré, par exemple). De plus, ces idéotypes doivent être adaptés aux conduites architecturales qui contribuent à réduire les épidémies. Ainsi, l'adaptation à la conduite centrifuge (Lauri, 2002) pourrait contribuer à réduire les épidémies de tavelure, par un mécanisme encore à élucider. Sur la base de travaux montrant que cette conduite augmente l'interception de la lumière contribuant ainsi à une avancée de la précocité et de la coloration des pommes (Willaume et al., 2004) nous faisons l'hypothèse qu'elle augmente également l'aération de la frondaison réduisant ainsi les durées d'humectation foliaire (Simon et al., 2006 ; thèse en cours à l'UMR PIAF, Clermont-Ferrand; Figure 2).

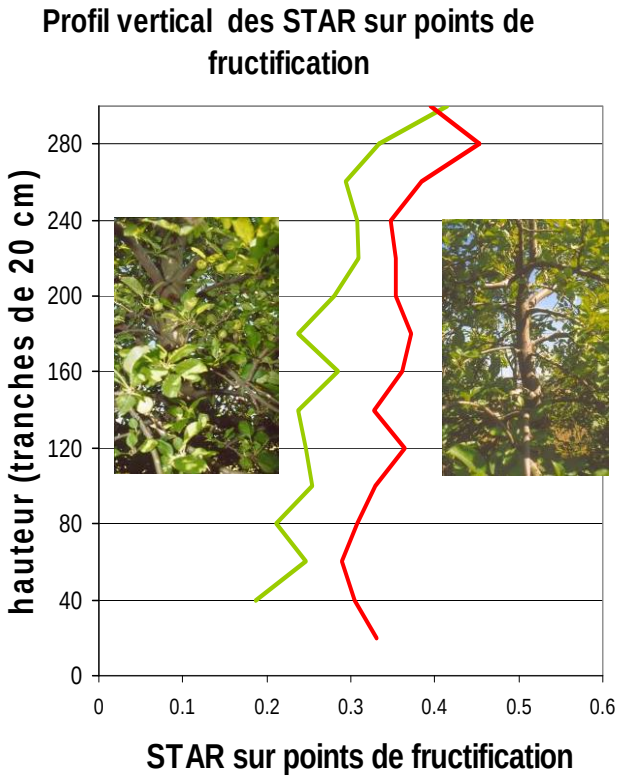


Figure 2 : Efficience de deux systèmes de conduite (vert, à gauche : système de conduite classique de type Solaxe; rouge : système de Conduite Centrifuge) sur l'interception de la lumière par le feuillage proche des points de fructification. STAR : Silhouette to Total Area Ratio. (D'après Willaume et al., 2004)

Cependant, une conduite architecturale défavorable à un pathogène pourrait se révéler favorable à un autre. Il semble ainsi que l'augmentation de la porosité de la frondaison apportée par la conduite centrifuge favorise les attaques par le carpocapse (Simon et al., 2007). Ici comme ailleurs, l'acquisition de connaissances sur le développement de l'arbre, en épidémiologie, en écophysiologie, et en génétique sur des gammes de génotypes cultivées dans des conditions environnementales et selon des pratiques culturales variées est une condition nécessaire à l'optimisation dynamique des caractéristiques des idéotypes. De plus, dans cette démarche, il faut viser l'aptitude de la variété à ne pas subir de trop forts dommages directs ou indirects suite à une attaque de bio-agresseurs : une trop forte sensibilité à la tavelure peut provoquer, par exemple, une chute précoce des feuilles qui peut influer sur la mise à fruit

de l'année suivante, et donc sur la régularité du rendement. L'objectif n'est donc non pas d'avoir une variété très productive dans un système agricole intensif, mais une variété à production éventuellement moyenne mais régulière et de bonne qualité, capable de surmonter des conditions climatiques ou parasitaires difficiles.

Quelles stratégies pour l'amélioration ?

L'amélioration génétique du pommier conduite jusqu'à présent a la particularité de reposer sur une variabilité génétique étroite et d'utiliser en grande partie des génotypes « élites », tels que Gala, Braeburn ou Fuji (Noiton and Alspach, 1996). Parallèlement, la variabilité présente chez les variétés locales a été insuffisamment exploitée dans les programmes de sélection. La raison majeure est qu'à chaque fois que l'on souhaite introgresser les caractères désirés (résistance, qualité gustative, ...) de nombreux critères rédhibitoires (alternance, conservation limitée,....) sont aussi introduits. L'exploitation des variétés locales nécessite donc plusieurs cycles de croisements et sélection pour être efficace.

Au niveau des caractères eux-mêmes, des démarches méthodologiques récentes, développées dans le cadre du projet européen HiDRAS, ont révélé de nouveaux hybrides ayant une forte valeur génétique et pouvant être intéressants en tant que géniteurs pour les caractères gustatifs du fruit (Kouassi et al., 2009). En ce qui concerne les résistances, la stratégie actuelle vise à un pyramidage de gènes à effet partiel venant éventuellement conforter l'action d'un ou quelques gènes majeurs. Une construction de ce type (gène majeur + QTL) s'est montrée efficace et difficilement contournable dans le cas de la résistance du piment aux potyvirus (Palloix et al., 2009). Pour la résistance du pommier à ces principaux agresseurs (tavelure, oïdium, puceron cendré, …), la durabilité de ce type de combinaison génique reste cependant à démontrer et pourrait s'articuler avec certaines pratiques culturales (prophylaxie, traitements modérés, conduite de l'arbre …). Les caractères de régularité de production et d'adaptation à des conditions de stress environnementaux sont encore peu pris en compte dans les schémas de sélection, l'effort portant actuellement sur l'acquisition de connaissances sur des méthodes de phénotypage adaptées au screening de larges populations et sur les déterminismes génétiques. La prise en compte de ces caractères est donc encore à construire.

Au niveau des schémas de sélection, un effort important a déjà été fait pour mieux articuler la recherche avec les mécanismes de sélection et de diffusion du matériel végétal. Le partenariat mis en place entre l'INRA et la Sarl Novadi, regroupant la majeure partie des pépiniéristes travaillant le pommier (Laurens et Pitiot, 2002) est un exemple positif : il a conduit à la création de la SAS Pomalia qui a rendu possible la sortie avec succès de la variété Ariane. D'autres types de collaborations pourraient à l'avenir se développer, par exemple des réseaux participatifs (comme ce qui a été fait pour le blé dur (Desclaux et al., 2006) qui permettraient de disposer d'expérimentations avec des niveaux d'intrants très variables et, ainsi, d'élargir les possibilités de sélection pour des gammes de conditions et modes de cultures allant de la haute densité en conduite raisonnée à des systèmes de culture biologique. Un projet CTPS en cours géré par le Grab (Groupement de Recherche en Agriculture Biologique) incluant plusieurs partenaires INRA vise ainsi à mettre en place une méthodologie pour un réseau de sélection variétale décentralisé (Warlop et al, 2009)

L'apport de la modélisation

Compte-tenu de la nature multi-critères des idéotypes à concevoir et des évolutions à venir, à la fois des conditions climatiques et des pratiques culturales, de nouvelles voies méthodologiques doivent être explorées, faisant appel à la modélisation des interactions Génotype x Environnement x Conduite (IGEC). Plusieurs types de modèles sont d'ores et déjà en cours de test, rassemblant les connaissances à différentes échelles de temps et d'espaces. Nous présenterons dans ce qui suit trois niveaux possibles de modélisation : (i) celle des interactions entre développement de l'arbre et cycle

biologique d'un pathogène sur une année de croissance; (ii) celle d'une parcelle prenant en compte l'espacement des arbres sur le rang, et des rangs entre eux, mais aussi la composition variétale éventuellement en mélange; (iii) celle du territoire où plusieurs parcelles sont représentées, avec des variétés et des conduites différentes qui peuvent être plus ou moins efficaces vis-à-vis de l'objectif considéré.

Des modèles de développement des arbres existent depuis la fin des années 70, dont le réalisme biologique a été progressivement amélioré. Des modèles sont actuellement disponibles sur pêcher (Lopez et al., 2008 ; Génard et al. 2008) et sur pommier (Costes et al., 2008). Ces modèles diffèrent par les processus représentés (allocation de carbone, répartition de la ramification, flexion des branches etc), et par les échelles de représentation du végétal. Plusieurs types d'améliorations doivent être introduits dans ces modèles pour répondre aux enjeux actuels. Tout d'abord, la représentation explicite de la relation entre la phénologie de l'arbre et les conditions climatiques permettrait de simuler, sur des scénarios climatiques probables, les interactions entre développement de la plante et des pathogènes, et ainsi d'explorer les conditions permettant à l'arbre un échappement de la (les) maladie(s). Une deuxième amélioration est le couplage – en partie réalisé (Da Silva et al., 2008) - des modèles de développement avec des modèles d'interception de la lumière de façon à calculer le micro-climat lumineux intra-arbre, plus ou moins favorable au développement et à la propagation du (des) pathogène(s). Enfin, la variabilité génétique – au sens de la présence/absence d'allèles et des effets induits sur le phénotype – doit être prise en compte dans ces modèles. Quelques exemples existent sur la qualité de la pêche (Quilot et al., 2005), la démarche restant à transposer à d'autres espèces et d'autres caractères. Il s'agit là d'un vaste chantier et un défi majeur qui doit mobiliser des compétences au sein de l'INRA et des collaborations avec les partenaires, pour prioriser les traits à améliorer, concevoir de nouveaux idéotypes et amorcer une boucle vertueuse entre modélisation et expérimentation (Figure 3).

A une échelle plus large, des sorties de ces modèles plantes, ou des représentations simplifiées, doivent pouvoir être utilisées par des modèles représentant la parcelle, son dispositif de plantation, éventuellement les mélanges variétaux, pour estimer la propagation des pathogènes à moyenne distance (entre organes et entre individus). Un projet ARC INRIA-INRA est actuellement en cours pour développer une modélisation aux échelles arbre-pathogène et parcelle, sur le couple pommier–tavelure (http://www.sm.u-bordeaux2.fr/M2A3PC/index.php). A l'échelle de la parcelle, des modèles de génétique des populations ont pour objectif de représenter l'évolution spatiale et temporelle de la plante hôte et du pathogène, selon différents scénarios de déploiement spatial ou de « pyramidage » versus séparation des gènes de résistances (Sapoukhina et al., 2009). Enfin, aux échelles multi-parcelles et bassin de production, d'autres types de modèles donnent une plus large part à l'effet des interventions culturales, aux conditions pédo-climatiques (voire économiques et sociales). C'est par exemple le cas de l'approche développée à l'aide du logiciel SIPPOM-WOSR sur le phoma du colza à l'INRA de Grignon et de Rennes en collaboration avec le CETIOM (Lô-Pelzer, 2008; Lô-Pelzer et al., 2008; Boillot et al., 2008). De type d'approches qui seraient pertinentes sur espèces fruitières restent à développer.

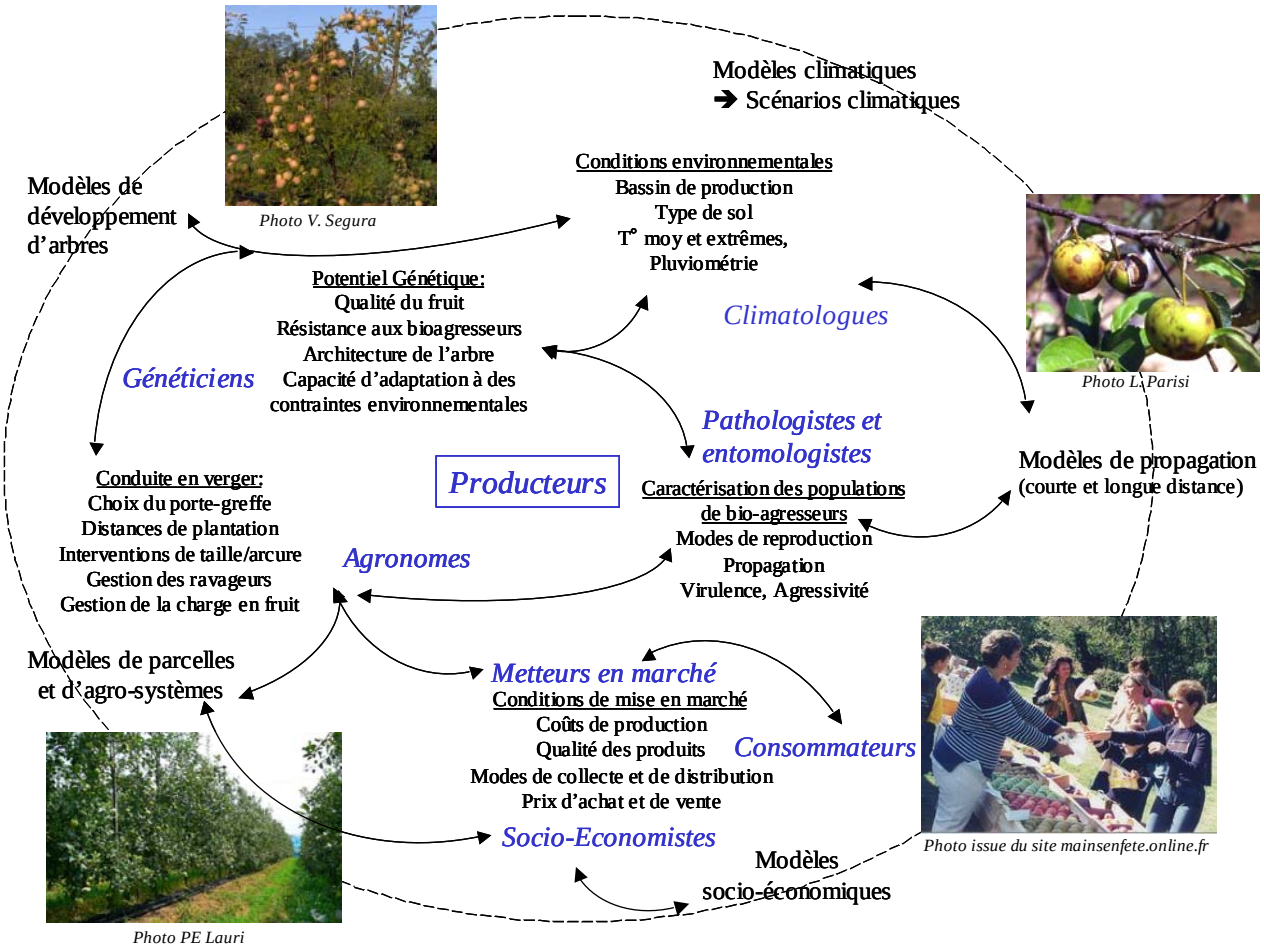


Figure 3: Schéma illustrant les différents acteurs (en bleu), les différentes disciplines et approches devant être fédérées pour concevoir, tester et rendre opérationnel un idéotype variétal de pommier.

Conclusion

En conclusion, il est important de souligner que le fait d'élaborer un idéotype de pommier aujourd'hui n'amènera à une création variétale concrète que dans 15-20 ans au mieux : il existe donc un décalage dans le temps qui risque d'entraîner une inadéquation de la nouvelle variété lors de son inscription, sa diffusion ou de son lancement commercial. Des solutions existent vraisemblablement au travers de l'évaluation de la robustesse des idéotypes face à divers scénarios éco-socio-environnementaux dont l'objectif serait de définir des cibles invariantes. La régularité de la production est ainsi sûrement un caractère à rechercher. On peut aussi supposer qu'une résistance génétique aux pathogènes sera toujours une cible recherchée, sauf s'il était montré que l'acquisition de la résistance partielle se fait trop fortement aux dépends d'un autre caractère majeur comme la qualité – en raison d'un antagonisme métabolique par exemple. Par contre, il est d'ores et déjà clair que la résistance totale vis-à-vis d'un seul pathogène comme la tavelure ne sera pas durable et d'entraîner l'émergence d'autres maladies et d'autres souches du fait de la diminution des traitements fongicides.

Finalement, la construction d'un idéotype se fait à un moment donné en intégrant l'ensemble des informations disponibles à cet instant-là. Mais il faut voir cette construction comme un processus dynamique appelé à évoluer dans le temps en fonction de l'acquisition des connaissances sur les mécanismes écophysiologiques, épidémiologiques, de développement, sur l'ampleur de la variabilité génétique disponible (naturelle ou induite), sur les synergies ou antagonismes entre mécanismes et

entre caractères. Il est raisonnable de penser que des premières cibles seront définies en fonction du contexte actuel, puis progressivement validées ou élargies par l'exploration de modèles, notamment éco-socio-environnementaux. Ainsi, l'approche multi-critères basée sur des modèles qualitatifs, fournit des bilans sur la performance, les risques ou la durabilité des systèmes culturaux (Znidarsic et al., 2006). Un telle démarche est développée par l'INRA Grignon dans le cadre du réseau européen Endure (http://www.endure-network.eu/), en s'appuyant sur le logiciel DEXiPM (Bohanec et al., 2008),) pour réaliser une approche multi-critères de systèmes de culture innovants (exemple pour la vigne : Delmotte et al., 2008). Les idéotypes ainsi conçus seront confrontés à la variabilité génétique et aux processus d'innovation et de sélection dans lesquels les réseaux participatifs auront probablement une place plus grande pour répondre aux attentes des différents systèmes de culture. Un tel schéma reposera donc sur une boucle entre expérimentation- modélisation/prédiction-innovation, impliquant un grand nombre d'acteurs et de compétences (Figure 3).

Références bibliographiques

Alston F.H., Philipps K.L., Evans K.M., 2000. A *Malus* gene list. Acta Hort. 538, 561-570.

Arnaoudov V., Kutinkova H., 2006. Susceptibility of some apple cultivars to infestation by the rosy apple aphid (*Dysaphis plantaginea* Pass., Homoptera: Aphididae). J. Fruit Ornam. Plant Res. 14, 137-142.

Audemard H., Breniaux D., Baudry O., Gendrier J-P. , Antoine C., Luttinger M., 1995. Protection intégrée du verger de pommiers de l'an 2000. *L'arboriculture Fruitière* 485, 15-26

Benaouf G., Parisi L., 2000. Genetics of host-pathogen relationships between *Venturia inaequalis* races 6 and 7 and *Malus* species. Phytopathology 90, 236–42.

Bernhard R., 1961. Mise à fruits et alternance chez les arbres fruitiers. Congrès pomologiques. Paris. INRA, p 91-116.

Bohanec M., Messean A., Scatasta S., Angevin F., Griffiths B., Krogh P.H., Znidarsic M., Dzeroski S., 2008. A qualitative multi-attribute model for economic and ecological assessment of genetically modified crops. Ecological Modelling, 215, 247-261

Boillot M., Sauzet G., Lô-Pelzer E., Penaud A., Pic E., Carpezat J., Pinochet X., Aubertot J-N., Bousset L., Jeuffroy, M.H., 2008. Sustainable management of rapeseed blackleg by modelling and monitoring of a pilot production area. ENDURE International Conference, 12-15 October 2008, La Grande Motte, France, oral communication. http://www.endure-network.eu/international_conference_2008/proceedings/

Brun L., Didelot F., Parisi L., 2007. Stratégies de protection innovantes contre la tavelure du pommier. Conception, évaluation et intégration en vergers. Les Carrefours de l'Innovation. Colloque Protection Intégrée en Arboriculture et Viticulture, Paris, 22 novembre 2007. Innovations Agronomiques 1, 33-45

Calenge F., Faure A., Goerre M., Gebhardt C., Van de Weg W.E., Parisi L., Durel C.E., 2004. Quantitative Trait Loci (QTL) analysis reveals both broad-spectrum and isolate-specific QTL for scab resistance in an apple progeny challenged with eight isolates of *Venturia inaequalis*. Phytopathology 94, 370-379.

Calenge F., Drouet D., Denancé C., Van de Weg W.E., Brisset M.N., Paulin J.P., Durel C.E., 2005. Identification of a major QTL together with several minor additive or epistatic QTLs for resistance to fire blight in apple in two related progenies. Theor. Appl. Genet. 111, 128-135.

Calenge F., Durel C.E., 2006. Both stable and unstable QTLs for resistance to powdery mildew are detected in apple after four years of field assessments. Mol. Breeding 17, 329-339.

Chagné D., Carlisle C.M., Blond C., Volz R.K., Whitworth C.J., Oraguzie N.C., Crowhurst R.N., Allan A.C., Espley R.V., Hellens R.P., Gardiner S.E., 2007. Mapping a candidate gene (MdMYB10) for red flesh and foliage colour in apple. BMC Genomics 8, 212.

Cilas C., Bar-Hen A., Montagnon C., Godin C., 2006. Definition of architectural ideotypes for good yield capacity in *Coffea canephora*. Annals of Botany 97, 405-411

Costa F., Stella S., Van de Weg W.E., Guera W., Cecchinel M., Dallavia J., Koller B., Sansavini S., 2005. Role of the genes Md-ACO1 and Md-ACS1 in ethylene production and shelf life of apple (*Malus domestica* Borkh). Euphytica 141, 181-190.

Costes E., Smith C., Renton M., Guédon Y., Prusinkiewivz P., Godin C. 2008. MappleT: Simulation of Apple Tree Development Using Mixed Statistical and Biomechanical Models. Functional Plant Biology 35, 936-950.

Delmotte S., Ripoche A., Gary C., 2008. A multiple criteria tool for on farm ex ante evaluation of the sustainability of innovative cropping systems with low pesticide use in viticulture. ENDURE International Conference, 12-15 October 2008, La Grande Motte, France, oral communication. http://www.endure-network.eu/international_conference_2008/proceedings/

Deschênes C., 2002. Etude sur le coût de production de la pomme tardive en 2002 au Québec. Ministère de l'Agriculture des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ), Canada. http://www.cecpa.qc.ca/fileadmin/fichier_pdf/cout_prod/cp_pommes_2006.pdf

Da Silva D., Boudon F., Godin C., Sinoquet H., 2008. Multiscale framework for modelling and analysing ligth interception by trees. Multiscale Modelling and Simulation 7, 910-933.

de Buck A., Buurma J., 2004. Speeding up innovation processes through socio-technical networks: a case in Dutch horticulture. Acta Horticulturae 655, 175-182

Desclaux D., Chiffoleau Y., Raynaud C., Nolot J.M., Gasselin P., Mathieu J., F. Dufau; Jouniaux M., De Welle D., Haefliger M., Chiron A.,Minh Bui Van., 2006. From durum wheat producers to pasta consumers: role in a participatory plant breeding. Proceedings of the ECO-PB Workshop / Participatory plant breeding (du 11/06/2006 au 13/06/2006; La Besse, FRA). Editeur Institut technique de l'agriculture biologique (Paris - FRA).

Dickman D.I., Gold M.A., Flore J.A., 1994. The ideotype concept and the genetic improvement of tree crops. Plant Breeding Rev. 12, 163-193.

Didelot F., Caffeier V., Baudin M., Orain G., Lemarquand A., Parisi L. Integrating scab control methods with partial effects in apple orchards: the association of cultivar resistance, sanitation and reduced fungicide schedules. 7th International Conference on Integrated Fruit Production, 27-30 October 2008, Avignon, France. *IOBC/WPRS Bulletin* (in press)

Donald C.M., 1968. The breeding of crop ideotypes. Euphytica 17, 385-403.

Dunemann F., Ulrich D., Boudichevskaia A., Grafe C., Weber W.E.. 2009. QTL mapping of aroma compounds analysed by headspace solid-phase microextraction gas chromatography in the apple progeny 'Discovery' x 'Prima'. Molecular Breeding 23, 501-521.

Durel C.E., Denancé C., Brisset M.N., 2009. Two distinct major QTL for resistance to fire blight co-localise on linkage group 12 in apple genotypes 'Evereste' and *Malus floribunda* clone 821. Genome 52, 139-147.

Genard M., Dauzat J., Franck N., Lescourret F., Moitrier N., Vaast P., Vercambre G., 2008. Carbon allocation in fruit trees: from theory to modelling. Trees - Structure and Function 22, 269-282

Gessler C., Patocchi A., Sansavini S., Tartarini S., Gianfranceschi L., 2006. *Venturia inaequalis* resistance in apple. Critical Reviews in Plant Sciences 25, 473–503.

Juniper B.E., 2007. The mysterious origin of the sweet apple - On its way to a grocery counter near you, this delicious fruit traversed continents and mastered coevolution. American Scientist 95, 44-51.

Kouassi A.B., Durel C.E., Costa F., Tartarini S., Van de Weg E., Evans K., Fernandez-Fernandez F, Govan C., Boudichevskaja A., Dünemann F., Antofie A., Lateur M., Stankiewicz-Kozyl M., Soska A., Tomala K., Lewandowski M., Rutkovski K., Zurawicz E., Guerra W., Laurens F., 2009. Estimation of genetic parameters and prediction of breeding values for apple fruit quality traits using pedigreed plant material in Europe. Tree Genome and Genetics 5, 659-672.

Lateur M., Populer C., 1994. Screening fruit tree genetic resources in Belgium for disease resistance and other desirable characters. Euphytica 77, 147-153.

Laurens F., Pitiot C., 2002. French apple breeding programme : a new partnership between INRA and the nurserymen of Novadi. XXVIth ISHS International Horticultural Congress August 11-17; Toronto, Canada (poster).

Lauri P.É., 2002. From tree architecture to tree training - An overview of recent concepts developed in apple in France. Journal of the Korean Society for Horticultural Science 43, 782-788.

Lauri P.E., Costes E., 2004 Progress in Whole-Tree Architectural Studies for Apple Cultivar Characterization at INRA, France - Contribution to the ideotype approach. Acta Horticulturae 663, 357-362.

Lauri P.É., Trottier C., 2004. Patterns of size and fate relationships of contiguous organs in the apple (*Malus domestica* Borkh.) crown. New Phytologist 163, 533-546.

Lauri P.É., Laurens F., 2005. Architectural types in apple (*Malus Xdomestica* Borkh.). In Ramdane Dris (Ed.).Crops: growth, quality and biotechnology. World Food Limited, Helsinki, Finlande. pp 1300-1314.

Lauri P.É., Térouanne É., Lespinasse J.M., 1997. Relationship between the early development of apple fruiting branches and the regularity of bearing - An approach to the strategies of various cultivars. Journal of Horticultural Science 72, 519-530.

Lauri P.É., Térouanne É., Lespinasse J.M., Regnard J.L., Kelner J.J., 1995. Genotypic differences in the axillary bud growth and fruiting pattern of apple fruiting branches over several years - an approach to regulation of fruit bearing. Scientia Horticulturae 64, 264-281.

Lauri P.É., Costes E., Regnard J.L., Brun L., Simon S., Monney P., Sinoquet H., 2009. Does Knowledge on Fruit Tree Architecture and its Implications for Orchard Management Improve Horticultural Sustainability? An Overview of Recent Advances in the Apple. Acta Horticulturae 817, 243-249.

Legave J.M., Farrera I., Almeras T., Calleja M., 2008. Selecting models of apple flowering time and understanding how global warming has had an impact on this trait. Journal of Horticultural Science and Biotechnology 83, 7684

Lespinasse J.M., 1970. Variation du calibre des fruits de Golden Delicious en fonction des caractéristiques et de la position des inflorescences sur l'arbre. Bulletin Technique Interprofessionnel 250, 365-381.

Lespinasse, J.M., 1977. La conduite du Pommier. I - Types de fructification. Incidence sur la conduite de l'arbre. I.N.V.U.F.L.E.C. Paris

Lespinasse Y., 1992. Breeding apple tree: aims and methods. Proc. Joint Conf. of the EAPR Breeding and varietal assessment section and the Eucarpia Potato section: 103-110.

Lô-Pelzer E., 2008. Modélisation des effets des systèmes de culture et de leur répartition spatiale sur le phoma du colza et l'adaptation des populations pathogènes responsables de la maladie (*Leptosphaeria maculans*) aux résistances variétales. Thèse de doctorat, AgroParisTech, Paris, 146p.

Lô-Pelzer E., Aubertot J.N., Bousset L., Salam M.U., Jeuffroy M.H., 2008. SIPPOM-WOSR: simulator for integrated pathogen population management for blackleg on canola. ENDURE International Conference, 12-15 October 2008, La Grande Motte, France, oral communication. http://www.endure-network.eu/international_conference_2008/proceedings/

Lopez G., Favreau R.R., Smith C., Costes E., Prusinkiewicz P., DeJong T.M. 2008. Integrating simulation of architectural development and source-sink behaviour of peach trees by incorporating Markov models and physiological organ functions sub-models into L-Peach. Functional Plant Biology 35, 761-771.

MacDonald B.A., Linde C., 2002. Pathogen Population Genetics, Evolutionary Potential and Durable Resistance. Annu. Rev. Phytopathol. 40, 349-379

Mathis F., Durel C.E., Bink M., Camps C., Kouassi A., Lormeau M., Robic R., Van de Weg W.E., Laurens F. 2008. QTL mapping for flesh texture factors in apple using a pedigree-based Bayesian approach. 3rd Isafruit General Assembly Girona 25-27 November 2008 (poster).

Massonnet C., Costes E., Rambal S., Dreyer E., Regnard J.L. 2007. Photosynthesis and Stomatal Regulation in Apple Leaves: Evidence for Different Water Use Strategies between Cultivars. Annals of Botany 100, 1347-1346.

Miñarro M., Dapena E., 2007. Resistance of apple cultivars to *Dysaphis plantaginea* (Hemiptera: Aphididae): Role of tree phenology in infestation avoidance. Environ. Entomol. 36, 1206-1211.

Noiton D.A.M., Alspach P.A., 1996. Founding clones, inbreeding, coancestry, and status number of modern apple cultivars. Journal of the American Society for Horticultural Science 121, 773-782.

Palloix A., Ayme V., Moury B. 2009. Durability of plant major resistance genes to pathogens depends on the genetic background, experimental evidence and consequences for breeding strategies. New Phytol. 183, 190-199.

Parisi L., Lespinasse Y., Guillaumes J., Kruger J., 1993. A new race of *Venturia inaequalis* virulent to apples with resistance due to the *Vf* gene. Phytopathology 83, 533-537.

Parisi L., Fouillet V., Schouten H.J., Groenwold R., Laurens F., Didelot F., Evans K., Fisher C., Gennari F., Kemp H. Lateur M., Patocchi A., Thissen J., Tsipouridis C., 2004. Variability of the pathogenicity of *Venturia inaequalis* in Europe. Acta Horticulturae 663. 107-113

Peil A., Garcia-Libreros T., Richter K., Trognitz F.C., Trognitz B., Hanke M.-V., Flachowsky H., 2007. Strong evidence for a fire blight resistance gene of *Malus robusta* located on linkage group 3. Plant Breeding 126, 470-475.

Quilot B, Genard M, Lescourret F, . 2005. Simulating genotypic variation of fruit quality in an advanced peach x *Prunus davidiana* cross. Journal of Experimental Botany 56, 3071-3081.

Rat-Morris E., 1994. Analyse des relations entre *Dysaphis plantaginea* Passerini (Insecta, Auchenorryncha) et sa plante hôte *Malus* x *domestica* Borkh.: étude de la résistance du cultivar Florina. Mémoire de thèse, Université de Tours, France, 150 p.

Regnard J.L., Segura V., Merveille N., Durel C.E., Costes E., 2009. QTL analysis for leaf gas exchange in an apple progeny grown under atmospheric constraints. Acta Horticulturae 814, 369-374.

Rowan D.D., Hunt M.B., Dimouro A., Alspach P.A., Weskett R., Volz R.K., Gardiner S.E., Chagne D., 2009. Profiling Fruit Volatiles in the Progeny of a 'Royal Gala' x 'Granny Smith' Apple (*Malus x domestica*) cross. Journal of Agricultural and Food chemistry 57, 7953-7961.

Sapoukhina N., Durel C.E., Le Cam B., 2009. Spatial deployment of gene-for-gene resistance governs evolution and spread of pathogen populations. Theoretical Ecology (in press).

Sasnauskas A., Gelvonauskiene D., Gelvonauskis B., Bendiokas V., Baniulis D., 2006. Resistance to fungal diseases of apple cultivars and hybrids in Lithuania. Agronomy Res. 4, 349-352.

Sauphanor B., Dirwimmer C., Boutin S., Chaussabel A. L., Dupont N., Fauriel J., Gallia V., Lambert N., Navarro E., Parisi L., Plenet D., Ricaud V., Sagnes J.L., Sauvaitre D., Simon S., Speich P., Zavagli F., 2009. Analyse comparative de différents systèmes en arboriculture fruitière, in: Ecophyto R&D: vers des systèmes de culture économes en produits phytosanitaires, Rapport d'Expertise Collective INRA, INRA Ed., Tome IV, 49 p.

Schmidt H., 2000. Scab attack in an apple seedling field and the relations between fruit and leaf scab. Acta Horticulturae 538, 235-237.

Segura V., Cilas C., Laurens F., Costes E. 2006 Phenotyping progenies for complex architectural traits:A strategy for 1-year-old apple trees (*Malus x domestica* Borkh.). Tree Genetics and Genomes 2, 140-151.

Segura V., Denancé C., Durel C.E., Costes E., 2007. Wide range QTL analysis for complex architectural traits in a 1-year-old apple progeny. Genome 50, 159-171.

Segura V., Cilas C., Costes E., 2008 Dissecting apple tree architecture into genetic, ontogenetic and environmental effects. I: Mixed linear modelling of repeated spatial and temporal measures. New Phytologist 178, 302-314.

Segura V., Durel C.E., Costes E., 2009. Dissecting apple tree architecture into genetic, ontogenetic and environmental effects. QTL mapping. Early on line Tree Genetics and Genome 5, 165-179.

Segura V., Kelner J.J., Lauri P.E., Costes E., 2009b. Towards a strategy for phenotyping architectural traits in mature F1 hybrids of an apple progeny. Acta Horticulturae 814, 169-176.

Simon S., Miranda C., Brun L., Defrance H., Lauri P.É., Sauphanor B., 2007. Effect of centrifugal tree training on pests and pathogens in apple orchards. IOBC/wprs Bulletin 30, 237-245.

Simon S., Lauri P.E., Brun L., Sauphanor B., 2006. Does manipulation of fruit trees architecture affect the development of pests and pathogens? A case study in organic apple orchards. Journal of Horticultural Science & Biotechnology 81, 765-773

Soufflet-Freslon V., Gianfranceschi L., Patocchi A., Durel C.E., 2008. Inheritance studies on apple scab resistance identify Rvi14, a new major gene, and confirm two broad-spectrum QTL. Genome 51, 657-667.

Stoeckli S., Mody K., Gessler C., Patocchi A., Jermini M., Dorn S., 2008. QTL analysis for aphid resistance and growth traits in apple. Tree Genet. Genome 4, 833-847.

Tartarini S., Gennari F., Pratesi D., Palazzetti C., Sansavini S., Parisi L., Fouillet A., Fouillet V., Durel C.E., 2004. Characterization and genetic mapping of a major scab resistance gene from the old Italian apple cultivar 'Durello di Forlì'. Acta Horticulturae 663, 129–133.

Visser T., Verhaegh J.J., de Vries D.P., 1974. Resistance to scab (*Venturia inaequalis*) and mildew (*Podosphaera leucotricha*) and fruiting properties of the offspring of the apple cultivar Antonovka. Euphytica 23, 353-364.

Volk G.M., Richards C.M., Henk A.D., Reilley A.A., Bassil N.V., Postman J.D., 2005. Diversity of wild Pyrus communis based on microsatellite analyses. Journal of the American Society for Horticultural Science 131, 408-417.

Wagner I., Schmitt H.P., Maurer W., Tabel U., 2004. Isozyme polymorphism and genetic structure of *Malus sylvestris* (L.) Mill. native in western areas of Germany with respect to *Malus x domestica* Borkh. Acta Horticulturae 663, 545-50.

Warlop F., Audergon J.M., Parisi L., Pouzoulet D., Delebecque A., Laurens F., Greil M.L., Broquaire J.M., Lemarquand A.. 2009. Quelle sélection fruitière pour une production durable, à faible niveau d'intrants ? Méthodologie pour un réseau de sélection variétale décentralisé. Colloque Dinabio 19-20 mai; INRA Montpellier (poster).

Wiedow C., Dehmer K.J., Geibel M., 2004. Molecular diversity in populations of *Malus sieversii* (Leded.) Roem. Acta Horticulturae 663, 539-543

Willaume M., Lauri P.É., Sinoquet H., 2004. Light interception in apple trees influenced by canopy architecture manipulation. Trees - Structure and Function 18, 705-713.

Wu R.L., 1998. Genetic mapping of QTLs affecting tree growth and architecture in Populus: implication for ideotype breeding. Theoretical and Applied Genetics 96, 447-457.

Yin X.Y., Stam P., Kropff M.J., Schapendonk A.H.C.M., 2003. Crop modelling, QTL mapping, and their complementary role in plant breeding. Agronomy Journal 95, 90-98.

Znidarsci M., Bohanec M., Zupan B., 2006. proDEX – A DSS tool for environmental decision-making. Environnemental Modelling and Software 21, 1514-1516.