Etude des déterminants génétiques et moléculaires de caractères influencés par le changement climatique chez l'abricotier et le cerisier

José Quero-Garcia, Guillaume Roch, Gérard Charlot, Christian Hilaire, Teresa Barreneche, José Antonio Campoy-Corbalan, Elisabeth Dirlewanger, Loick Le Dantec, Bénédicte Wenden, Jean Marc Audergon

▶ **To cite this version:**

José Quero-Garcia, Guillaume Roch, Gérard Charlot, Christian Hilaire, Teresa Barreneche, et al.. Etude des déterminants génétiques et moléculaires de caractères influencés par le changement climatique chez l'abricotier et le cerisier. Innovations Agronomiques, 2016, 50, pp.51-58. 10.15454/1.472108874009284E12 . hal-01578240

HAL Id: hal-01578240
https://hal.science/hal-01578240

Submitted on 28 Feb 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Etude des déterminants génétiques et moléculaires de caractères influencés par le changement climatique chez l'abricotier et le cerisier

Quero-Garcia J.[1], Roch G.[2], Charlot G.[3], Hilaire C.[3], Barreneche T.[1], Campoy J.A.[1], Dirlewanger E.[1], Le Dantec L.[1], Wenden B.[1], Audergon J.M.[4]

[1] INRA, UMR 1332 Biologie du Fruit et Pathologie, F-33140 Villenave d'Ornon, France
[2] INRA, UR 1052, Génétique et Amélioration des Fruits et Légumes, F-84143 Montfavet, France
[3] CEP INNOVATION, 23 Rue Jean Baldassini, F-69364 Lyon cedex7, France,
[4] CTIFL Centre de Balandran, F-30127 Bellegarde, France

Correspondance : jqueroga@bordeaux.inra.fr

Résumé

Dans le contexte de l'augmentation des températures liée au changement climatique, une étude sur l'adaptation du cerisier (*Prunus avium*) et de l'abricotier (*Prunus armeniaca*) à ces modifications a été conduite avec le concours du Ministère de l'agriculture. Une recherche de QTL a été menée sur des caractères en lien avec la phénologie de la floraison : la date de floraison a été décomposée en besoins en froid et besoins en chaud et la qualité de la floraison a été évaluée par la quantification des nécroses ou des anomalies florales. Pour la date de floraison et ses composantes, des QTL stables et importants ont été détectés sur les groupes de liaison (GL) 4, 1 et 6 chez les deux espèces, confirmant le fort niveau de synténie au sein des Prunus. Les QTL pour les caractères de qualité de floraison étaient moins significatifs et stables, néanmoins, des QTL prometteurs ont été mis en évidence sur les GL1 et 5, uniquement sur l'abricotier. Des gènes-candidats (GC) impliqués dans la phénologie de la floraison ont été identifiés chez le cerisier et seront bientôt validés dans les deux espèces. Les modèles phénologiques classiques, utilisés pour prédire les dates de floraison, ont été optimisés sur abricotier et des analyses similaires sont en cours chez le cerisier. Enfin, les données sur les QTL et les GC mises en évidence sont en cours d'incorporation dans les programmes de sélection assistée par marqueurs (SAM).

Mots-clés : Cerisier, abricotier, changement climatique, adaptation, idéotypes, SAM

Abstract

In the context of temperature increase due to climate change, a study was conducted on adaptation of sweet cherry (*Prunus avium*) and apricot (*Prunus armeniaca*) to these modifications, with the help of the Ministry of Agriculture. A QTL search was undertaken by dealing with traits related to flowering phenology: bloom dates were decomposed into chilling and heat requirements and the quality of flowering was assessed by quantifying floral necrosis or abnormalities. For the bloom date and its components, stable and important QTL were detected on linkage groups (LG) 4, 1 and 6 on both species, which confirmed the high level of synteny within the *Prunus* genus. QTL for flowering quality were less significant and stable; nevertheless, promising QTL were highlighted on LG1 and 5, only for apricot. Candidate-genes (CG) involved in the flowering phenology were identified on sweet cherry and will soon be validated in both species. Classical phenology models, used for the prediction of bloom dates, were optimised on apricot and similar analyses are on-going on sweet cherry. Finally, data on QTL and CG are now being incorporated into the marker-assisted selection programmes.

Keywords: Sweet cherry, apricot, climate change, adaptation, ideotype, MAS

Introduction

Le réchauffement climatique est susceptible d'avoir un impact défavorable sur les différentes phases du cycle annuel d'un arbre fruitier et notamment sur la floraison, étape clé dans la production de fruits. En effet, une hausse des températures notamment en hiver peut provoquer des avancées significatives de la phénologie florale, avec des risques accrus de dégâts par le gel printanier et de désynchronisations des floraisons (pollinisation). En outre, des températures automnales et hivernales excessivement élevées au cours de la dormance peuvent entraîner une mauvaise satisfaction des besoins en froid chez les arbres fruitiers. Ceci se traduit généralement par de fortes chutes de productivité, pouvant allant jusqu'à 30%, comme cela a été le cas en 2007 sur le cerisier dans le Sud-est de la France. Ces pertes à la récolte peuvent être aussi associées à des chutes de bourgeons ou des chutes de fleurs chez les deux espèces (avortements floraux). L'abricotier est très sensible à ces avortements, qui sont particulièrement exacerbés au sein des fonds génétiques actuellement mobilisés pour introgresser la résistance à la sharka (provoquée par le PPV ou 'plum pox virus'). Le cerisier et l'abricotier sont deux espèces où cohabitent des variétés autofertiles et des variétés autoincompatibles, avec une biologie de reproduction similaire, fondée sur un système d'auto-incompatibilité gamétophytique. Même si des variétés commerciales auto-fertiles sont disponibles, une grande majorité de producteurs français plantent encore les variétés les plus attractives au plan commercial sans se préoccuper de leur régime de reproduction, et sont obligés de choisir les pollinisateurs les mieux adaptés pour les variétés auto-stériles. Or, la modification des conditions climatiques hivernales devrait affecter la couverture des besoins en froid et en chaleur des variétés et donc augmenter les risques de non concordances de floraison entre les variétés cultivées et les variétés pollinisatrices.

Dans ce contexte, il est impératif d'orienter la recherche en création variétale vers de nouvelles variétés présentant une forte capacité d'adaptation et/ou de résilience à ces changements climatiques. L'objectif de ce projet était donc de contribuer à la création de nouveaux idéotypes d'abricotier et de cerisier, tout en posant les bases pour l'utilisation de stratégies de sélection assistée par marqueurs (SAM) chez ces deux espèces. Il vise tout particulièrement la maitrise génétique des caractères liés à la période et à la qualité de la floraison (avortements floraux, équilibre besoin en froid/besoin en chaleur, autofertilité, pistils doubles).

1. Etude des déterminants génétiques et moléculaires de la floraison

De façon à étudier l'impact du changement climatique sur les caractères de phénologie chez les arbres fruitiers, il faut tout d'abord connaître les déterminants génétiques de ces caractères. Nous nous sommes intéressés d'un côté à la date de floraison, en la décomposant en besoins en froid (nécessaires à la levée de l'endo-dormance) et en besoins en chaleur (nécessaires à la levée de l'éco-dormance), et de l'autre aux caractères liés à la qualité de la floraison : taux de fleurs avortées et anomalies florales.

La décomposition de la date de floraison en besoins en froid et en chaleur n'a été réalisée dans un premier temps que sur le cerisier. Sur cette espèce, nous disposons de deux familles de cartographie génétique issues des croisements entre les variétés 'Regina' et 'Lapins' (RxL) et 'Regina' et 'Garnet' (RxG). Seule la famille RxG a été phénotypée pendant trois ans pour le caractère date de levée de l'endo-dormance, ce qui permet de calculer à l'aide de modèles spécifiques, les besoins en froid et en chaleur pour chaque génotype. La date de levée de l'endo-dormance est estimée par l'observation de l'évolution phénologique des bourgeons floraux après un test de forçage. Pendant la période décembre-février, des échantillons de rameaux ont été prélevés une fois par semaine puis placés en chambre climatique en conditions contrôlées (23ºC, 16h lumière). Une semaine plus tard, l'évolution phénologique d'un ensemble de bourgeons floraux est notée. Lorsque plus de 50% des bourgeons a atteint un stade précis, on considère que les besoins de froid ont été satisfaits, ce qui permet d'estimer une date de levée de l'endo-dormance. Par la suite, à l'aide des données de température, le modèle

dynamique développé par Fishman et al. (1987) a été employé pour estimer les besoins en froid en 'chill portions' (CP) ou 'portions de froid' pour chaque génotype. Enfin, le modèle de Richardson et al. (1974), qui considère des 'growing degree hours' (GDH), a été utilisé pour l'estimation des besoins en chaleur pour la levée de l'éco-dormance.

Une synthèse des résultats de l'analyse de QTL ('Quantitative Trait Loci'), à l'aide du logiciel MultiQTL, pour les caractères 'date de floraison', 'besoins en froid' et 'besoins en chaleur', pour les familles RxL et RxG, est présentée sur la Figure 1 (Castède et al., 2014). Seule l'analyse réalisée en combinant les données acquises pendant plusieurs campagnes (analyse multi-années) est présentée. Globalement les trois caractères présentent un déterminisme génétique complexe puisque des QTL sont identifiés sur tous les groupes de liaison (GL). On observe aussi une plus grande précision, qui se traduit par des intervalles de confiance plus réduits, dans la détection de QTL pour le caractère date de floraison que dans celle pour les caractères besoins en froid et en chaleur. De façon non surprenante, les QTL pour les caractères besoins en froid et en chaleur co-localisent souvent avec les QTL pour la date de floraison. Dans les fonds génétiques étudiés, les QTL les plus prometteurs se situent sur le GL4. En effet, il s'agit des QTL qui ont été détectés de la façon la plus stable entre années (résultats non présentés) et qui expliquent le plus grand pourcentage de la variance phénotypique.

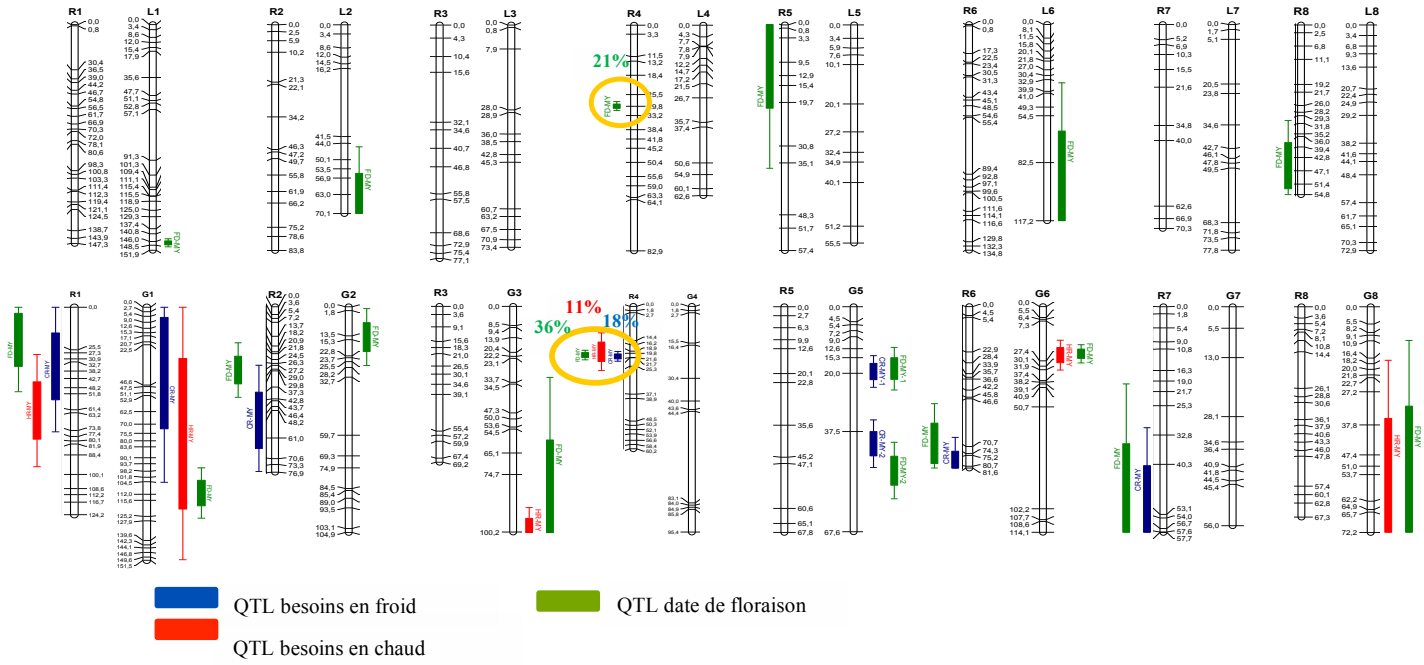

Figure 1. Détection de QTL pour les caractères de phénologie chez le cerisier. Le pourcentage de variance phénotypique expliquée est indiqué pour le QTL à effet le plus fort sur le GL4

Concernant l'abricotier, des données de QTL pour la date de floraison avaient déjà été publiées (Dirlewanger et al., 2012) en travaillant sur une famille de cartographie génétique, issue du croisement entre les variétés 'Goldrich' et 'Moniqui' (GoxMo). Le QTL de date de floraison du GL4 identifié sur cerisier se retrouvait aussi sur une position synténique sur le parent 'Goldrich' d'abricotier. Dans le cadre de ce projet, l'étude de la date de floraison a été poursuivie sur la famille GoxMo et élargie à une autre descendance, issue du croisement entre les variétés 'Polonais' et 'Stark Early Orange' (PoxSt). Sur cette famille, les QTL les plus importants se situent par ordre décroissant sur les GL 1, 6 et 7 (Tableau 1). Sur abricotier, des mesures pour l'estimation de la date de levée de l'endo-dormance n'ont pas encore été initiées. En effet, les tests de forçage étant très chronophages et destructifs en matériel végétal, de nouvelles techniques de phénotypage haut débit, telles que les approches NIRS, sont en cours d'étude.

Goldrich	Date de floraison						
Chromosome	2006	2007	2009	2010	2011	2012	2014
GL1			5,7				
			17				
GL4	2,5	3,4	6,4	2,5		2,5	2,5
			4,9		3		

Polonais	Date de floraison						
Chromosome	1997	1998	1999	2000	2013	2014	2015
GL1			3,3				
		3,4					
GL2	3,3						
GL4			3,2	3,1			
GL6	4,8		11,5	8,3			

Moniqui	Date de floraison						
Chromosome	2006	2007	2009	2010	2011	2012	2014
GL6		3,2		3		3,6	

SEO	Date de floraison						
Chromosome	1997	1998	1999	2000	2013	2014	2015
GL1						4	
	3	4,2	2,9	7			
	3						3,3
							3,9
GL6						3,6	
				2,6			
GL7		4,1		3,5			

Tableau 1. Synthèse des QTL pour la date de floraison sur deux descendances d'abricotier : Goldrich x Moniqui (GoxMo) et Polonais x SEO (PoxSt). Seuls les groupes de liaison (GL) sur lesquels des QTL ont été détectés sont présentés. Les valeurs de LOD ('logarithm of the odds ratio') sont présentées. Pour certains GL, les QTL sont détectés sur des régions différentes et dans certains cas deux QTL sont détectés pour un même GL (ex GL1 pour date de floraison chez Goldrich en 2009).

Le caractère 'anomalies florales' a été quant à lui étudié de façon plus précise sur abricotier. La qualité de la floraison peut être altérée chez cette espèce par la présence de bourgeons nécrosés qui chutent au moment de (ou avant) la floraison, ou par la présence d'anomalies, comme le développement incomplet de certaines pièces florales. La méthodologie de phénotypage est 'relativement simple' mais assez chronophage : pendant la période de floraison, un échantillon important de fleurs est récolté pour chaque génotype considéré. Les fleurs sont stockées dans des boîtes et dans un endroit frais de façon à pouvoir réaliser les comptages de fleurs avortées postérieurement. Avant le début du projet, des données existaient sur une des descendances étudiées, qui avaient permis d'initier des analyses de détection de QTL. Ces premiers résultats ont été complétés par de nouvelles campagnes de phénotypage menées sur trois descendances et une partie de la collection de ressources génétiques. Ces travaux ont permis de confirmer l'influence des conditions climatiques annuelles sur l'expression des anomalies. En effet, leurs taux semblent plus forts lors des hivers doux (surtout fin d'hiver) comme en 2014. Une seconde observation intéressante réside dans le fait que le caractère est porté par des génotypes bien identifiés dans la collection et que la transmission du caractère s'effectue de manière dominante ce qui a pu être étudié dans une famille hybride entre une variété sans problèmes, 'Polonais', et une variété caractérisée par la présence d'anomalies, 'Stark Early Orange'. Les observations effectuées montrent aussi que les variétés sensibles sont issues de fonds génétiques caractérisés par des 'besoins en froid' importants sans qu'une liaison directe existe entre les deux caractères dans la mesure où il existe des variétés à 'besoins en froid' forts comme « Bergeron » qui ne sont pas du tout sensibles aux anomalies. Enfin, le phénotypage de cette descendance (PoxSt) a permis une recherche de QTLs focalisés sur le caractère 'intensité de nécroses' car certains individus présentaient des taux de nécroses trop importants pour appréhender d'éventuelles anomalies. Des QTL à effet faible, mais stables, ont été observés sur les GL1 de 'SEO' et GL5 de 'Polonais' et des QTL plus instables ont été mis en évidence sur les tous les autres GL, montrant la nature complexe et polygénique de ces caractères (Tableau 2).

Polonais	2001		2002		2013		2014		2015	
Chromosome	N	A	N	A	N	A	N	A	N	A
GL1								3,2		
							2,5			
GL4					2,7					
GL5			3,5							
					2,7					
	3,9	2,7								
GL6					2,3					
	4,6									
GL7			3,5							
GL8						3				

SEO	2001		2002		2013		2014		2015	
Chromosome	N	A	N	A	N	A	N	A	N	A
GL1	3,9	3,2								
			3,1	3			5,2			
GL2	5	2,8								
GL3			2,7							
			3,3							
							3,1			
GL4			4,2							
GL6					3,1					
GL7		3,9								

Tableau 2. Synthèse des QTL pour les caractères de nécroses de bourgeons (N) et anomalies florales (A) sur la descendance d'abricotier 'Polonais' x 'SEO' (PoxSt). Seuls les groupes de liaison (GL) sur lesquels des QTL ont été détectés sont présentés. Les valeurs de LOD ('logarithm of the odds ratio') sont présentées. Pour certains GL, les QTL sont détectés sur des régions différentes.

En complément de la détection de QTL pour les caractères de phénologie de la floraison, une recherche de gènes-candidats (GC) co-localisant avec les principaux QTL détectés a été entreprise (Castède et al., 2015). A partir des connaissances existantes chez des espèces modèles telles qu'*Arabidopsis thaliana* ou, au sein des pérennes, le peuplier ou le pêcher, un ensemble de GC fonctionnels a été sélectionné. Sur les cartes génétiques des familles RxL et RxG, 39 GC ont été cartographiés après identification d'au moins un polymorphisme de type SNP sur un des parents et 28 autres l'ont été *in silico* en se basant sur la séquence du génome du pêcher, avec lequel le cerisier présente une forte synténie. De nombreux GC co-localisaient avec les QTL détectés pour les caractères de floraison, notamment avec le QTL du GL4 (Figure 2).

Aujourd'hui certains des GC les plus prometteurs sont en phase de validation par des études d'expression (qRT-PCR). Leur polymorphisme sera aussi étudié au sein d'une collection de ressources génétiques INRA constituée de 150 variétés de cerisier, qui a été récemment génotypée avec une puce de 6000 SNP et pour laquelle nous disposons de plusieurs années de données pour le caractère date de floraison. La structure de cette collection, ainsi que l'étendue du déséquilibre de liaison, ont été récemment étudiés (Campoy et el., sous presse). Enfin, cette étude de validation sera aussi élargie à l'abricotier. En effet, sur cette espèce un projet de reséquençage a permis de générer près de 200 000 SNP polymorphes. Une collection de 76 accessions représentant la diversité génétique de l'espèce a été utilisée pour cette étude et les études d'association entre les SNP et le caractère date de floraison sont en cours. Une recherche ciblée de polymorphismes SNP sera menée sur les gènes de l'abricotier homologues des GC cerisier potentiellement impliqués dans la variation des caractères de phénologie.

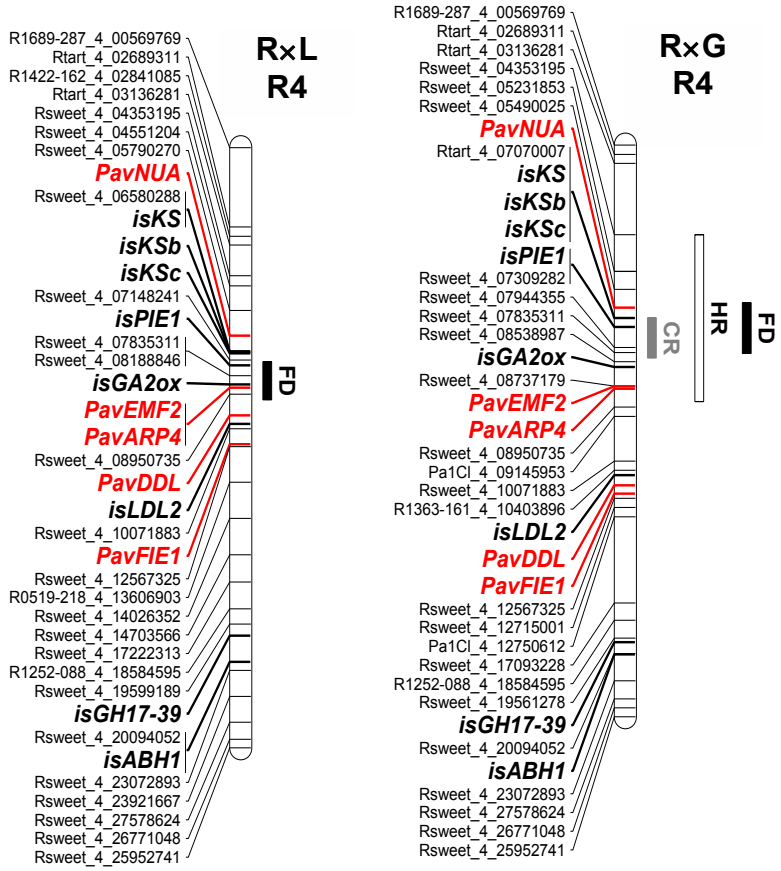

Figure 2. Co-localisation de gènes candidats (cartographiés génétiquement – en rouge, ou *in silico* – en noir et gras) et de QTL pour les caractères de phénologie (FD : 'flowering date' ou date de floraison ; CR : 'chilling requirements' ou besoins en froid ; HD : 'heat requirements' ou besoins en chaud) sur le GL4 chez le cerisier. A gauche, GL4 du parent 'Regina' sur la famille RxL et à droite, GL4 du parent 'Regina' sur la famille RxG.

2. Intégration des données génétiques pour élaborer des idéotypes adaptés à une régularité de production

Deux objectifs principaux étaient poursuivis dans ce deuxième volet : l'estimation de l'évolution des dates de floraison en relation avec les risques de gel et de désynchronisation des floraisons et la construction d'idéotypes résilients.

Le premier objectif demande la mise en place d'approches de modélisation. Sur abricotier, un important travail de collecte de données de dates de floraison et de dates de levée de dormance a été entrepris sur un ensemble commun de variétés par plusieurs partenaires européens, notamment des collègues français, italiens et espagnols (Andreini et al., 2012). Il a permis d'améliorer les modèles actuels de prédiction de la date de floraison en fonction des conditions climatiques en regroupant les variétés en fonction de leur précocité (Figure 3). Les modèles ont ainsi été recalibrés pour chaque groupe de précocité, permettant un gain de précision dans la prédiction.

Ce travail a également été initié sur cerisier, à partir d'un effort très important de collecte de données de dates de floraison pour différentes variétés de cerisier doux. Un choix a été réalisé parmi les variétés les plus communément plantées au niveau national mais également à l'échelle européenne, avec notamment la variété de référence 'Burlat'. Le projet a bénéficié des données contenues sur la base de données Koala gérée par le Ctifl. A titre d'exemple, pour la variété Burlat, plus de 700 données ont été enregistrées sur une période de plus de 30 ans et sur des sites couvrant l'ensemble des zones de production françaises de cerisier. Des analyses statistiques utilisant la régression PLS (adaptées de Luedeling *et al.*, 2013) ont permis d'identifier les périodes de l'année aux cours desquelles les températures ont un effet significatif sur la date de floraison. De façon plus approfondie, une classification hiérarchique a conduit à la caractérisation des profils de température pour les années à floraison précoce ou tardive. De plus, le grand nombre de données collectées a favorisé un regroupement des variétés en fonction de leur précocité de floraison afin d'optimiser des modèles de

prédiction de la date de floraison plus adaptés pour les différentes variétés de cerisier. Ce travail représente une première étape vers l'intégration de données génétiques dans les modèles prédictifs.

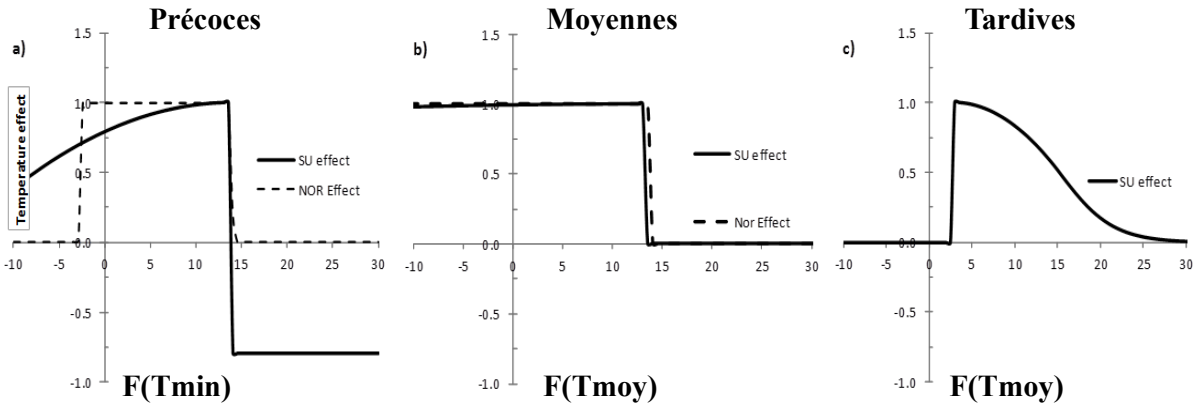

Figure 3. Comparaison de trois modèles de dormance en fonction du groupe de précocité pour l'abricotier. Les variétés précoces sont pilotées par la température minimale (T° min) et les variétés moyennes et tardives par la température moyenne (T° moyenne)

Concernant la construction d'idéotypes résilients, ce travail n'a pas encore été initié mais une réunion de travail a permis dans un premier temps de définir un cadre conceptuel avec les indicateurs pertinents associés. Il a été souligné l'importance, dans le concept d'idéotype, d'inclure, en plus des perspectives 'génétique' et 'culturale', l'approche 'socio-économique'. Par ailleurs, un levier 'environnement' a aussi été proposé, notamment pour tout ce qui est 'déplacement des cultures'. Concernant plus spécifiquement la problématique de la phénologie, il a été clairement explicité qu'il ne faut pas se limiter à la quantification des besoins en froid et besoins en chaleur pour la floraison. Les impacts de la variabilité climatique sont bien plus complexes, avec des aspects de qualité du froid (ou de la chaleur), stades de développement des bourgeons ou de la fleur particulièrement sensibles... Il apparaît qu'un travail méthodologique important reste à réaliser pour bien caractériser la variabilité génétique de nos matériels pour ce qui est de la sensibilité aux impacts climatiques.

3. Intégration des données dans une approche 'sélection assistée par marqueurs' (SAM) multi-caractères

A l'INRA, les approches de SAM ont été initiées sur abricotier pour les caractères 'autofertilité' et 'résistance à la sharka' et pour le caractère 'poids du fruit' sur le cerisier. Concernant le caractère 'date de floraison', des QTL à effet fort et présentant de faibles intervalles de confiance ont été détectés sur les deux espèces et pourront bientôt être intégrés dans les stratégies de SAM. Pour les caractères liés aux nécroses ou anomalies florales chez l'abricotier, il faudra avoir validé les QTL les plus prometteurs, tel que le QTL sur le GL1, avant de pouvoir les intégrer dans la SAM.

Enfin, l'approche de SAM multi-caractère sera bientôt validée chez le cerisier sur une grande descendance issue du croisement entre les variétés 'Regina' et 'Garnet'. Une population de plus de 1500 hybrides a en effet été plantée pendant l'hiver 2012. L'objectif est de combiner dans une même stratégie de SAM des caractères liés à la phénologie et à la régularité de production (dates de floraison et de maturité, besoins en froid et en chaleur) et de qualité du fruit (poids et fermeté du fruit). Une fois cette stratégie validée sur cette descendance, elle sera élargie et généralisée à d'autres fonds génétiques.

Conclusions et perspectives

Les informations acquises sur le déterminisme génétique et moléculaire d'un certain nombre de caractères liés à la phénologie de floraison chez le cerisier et l'abricotier seront bientôt intégrées dans les schémas de sélection assistée par marqueurs. Les modèles combinant données climatiques et phénologiques sont en phase d'optimisation sur les deux espèces. L'intégration à moyen terme d'informations génétiques et/ou moléculaires dans ces modèles permettra d'avancer dans la conception d'idéotypes résilients. Il reste à élargir la réflexion sur la qualité de la floraison à d'autres caractères en dehors du taux de fleurs avortées. Il faudra encore approfondir les connaissances sur l'ensemble de facteurs climatiques, physiologiques et génétiques influençant la régularité de production sur ces deux espèces fruitières.

Références bibliographiques

Andreini L., García de Cortázar-Atauri I., Chuine I, Viti R., Bartolini S., Ruiz D., Campoy J.A., Legave J.M., Audergon J.M., Bertuzzi P. 2014. Understanding dormancy release in apricot flower buds (*Prunus armeniaca* L.) using several process-based phenological models. Agricultural and Forest Meteorology 184, 210-219

Castède S., Campoy J.A., Quero-García J., Le Dantec L., Lafargue M., Barreneche T., Wenden B., Dirlewanger E. 2014. Genetic determinism of phenological traits highly affected by climate change in *Prunus avium*: flowering date dissected into chilling and heat requirements. New Phytologist 202, 703-715.

Castède S., Campoy J.A., Le Dantec L., Quero-García J., Barreneche T., Wenden B., Dirlewanger E. 2015. Mapping of Candidate Genes Involved in Bud Dormancy and Flowering Time in Sweet Cherry (*Prunus avium*). PlosOne; DOI: 10.1371/journal.pone.0143250/

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., 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, 280–292.

Fishman S., Erez A., Couvillon G.A. 1987. The temperature-dependence of dormancy breaking in plants – mathematical-analysis of a 2-step model involving a cooperative transition. Journal of Theoretical Biology 124, 473–483.

Luedeling E., Kunz A., Blanke M.M. 2013. Identification of chilling and heat requirements of cherry trees – a statistical approach. International Journal of Biometeorology 57, 679-689. DOI 10.1007/s00484-012-0594-y.

Richardson E.A., Seeley Schuyler D., Walker David R. 1974. A model for estimating the completion of rest for "Redhaven" and "Elberta" peach trees. HortScience 1, 331–332.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)

https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)