



HAL
open science

Analyse bas et haut-débit de la réponse au déficit hydrique d'une collection de diversité de pommiers.

Théo Pinguet-Poquet

► **To cite this version:**

Théo Pinguet-Poquet. Analyse bas et haut-débit de la réponse au déficit hydrique d'une collection de diversité de pommiers.. Sciences du Vivant [q-bio]. 2018. hal-02787760

HAL Id: hal-02787760

<https://hal.inrae.fr/hal-02787760v1>

Submitted on 5 Jun 2020

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.

2017-2018

MASTER FAGE

Biologie et Ecologie pour la Forêt, l'Agronomie et l'Environnement

Spécialité - BIA

Analyse bas et haut-débit de la réponse au déficit hydrique d'une collection de diversité de pommiers.



Théo Pinguet-Poquet

Mémoire de stage, soutenu à Nancy le 04/09/2018

Tuteurs : Aude Coupel-Ledru, post-doctorante, Magalie Delalande, ingénieure de recherche, Jean-Luc Regnard, professeur.

Enseignants référents : Alain Hehn, professeur & Andréina Nuitkaens, ATER

Structure d'accueil : équipe AFEF, UMR AGAP, Avenue Agropolis, Montferrier-sur-Lez, 34980

Table des matières

Remerciements	0
Glossaire des abréviations.....	0
1 Contexte de l'étude	1
1.1 Le changement climatique menace l'agriculture à toutes les échelles.....	1
1.2 La pomme et le pommier, une culture arboricole importante en France et en Europe.....	2
1.3 La diversité des réponses des plantes au déficit hydrique.....	2
1.3.1 Trois grands types de stratégies.....	2
1.3.2 Le contrôle stomatique de la perte en eau, un exemple de stratégie d'évitement.....	3
1.4 Le développement du phénotypage haut-débit est poussé par le génotypage haut-débit.....	3
1.5 Un contexte scientifique propice.....	4
1.6 Développer la compréhension de l'adaptation au déficit hydrique et son évaluation.....	4
2 Matériel et méthodes.....	5
2.1 La collection de Mauguio, une parcelle adaptée à l'analyse de la diversité allélique.....	5
2.1.1 Généralité.....	5
2.1.2 Présentation du matériel végétal.....	5
2.1.3 Suivi environnemental de la collection.....	5
2.1.4 Itinéraire de culture & plan d'expérience.....	6
2.1.5 Protocole de l'établissement du déficit hydrique.....	7
2.2 Phénotypage au champ.....	7
2.2.1 Mesures écophysiologiques à bas-débit – caractérisation fine de la réponse d'un panel réduit.....	7
2.2.2 Phénotypage haut-débit – caractérisation de la diversité allélique des réponses au déficit hydrique.....	10
2.3 Analyses statistiques.....	11
2.3.1 Graphiques d'analyse préliminaire.....	11
2.3.2 Modèles linéaires mixtes, calculs d'héritabilité et de moyennes génotypiques.....	11
3 Résultats.....	12
3.1 Déroulement de l'établissement du déficit hydrique.....	12
3.2 Analyse fine de la réponse écophysiologique d'un panel de 8 génotypes.....	13
3.2.1 Description globale.....	13
3.2.2 Etude de la variabilité génotypique des réponses.....	14
3.3 Caractérisation de la variabilité de la réponse de l'activité photosynthétique au déficit hydrique sur un panel de 200 génotypes.....	18
3.3.1 Calibration de l'IPL à partir des données bas-débit.....	18
3.3.2 Mesures à haut-débit de l'IPL sur la collection.....	19
3.3.3 Etude des modèles linéaires et héritabilité.....	20
3.3.4 Corrélation entre bas et haut-débit - IPL, BLUP & Assimilation nette.....	21
4 Discussion.....	22
4.1 Caractérisation des stratégies de réponse au déficit hydrique.....	22
4.1.1 Isohydrie et anisohydrie au sein des génotypes.....	22
4.1.2 Charge en fruit et vigueur.....	22
4.2 Commentaire sur l'approche haut-débit.....	23
4.2.1 Prépondérance du niveau d'activité des photosystèmes sur l'ouverture des stomates.....	23
4.2.2 De l'héritabilité de la photosynthèse estimée.....	23
4.3 Limites de ces expérimentations.....	23
4.3.1 De la difficulté d'établir des niveaux de stress comparables au champ.....	23
4.3.2 Effet temporel, opérateur et outil.....	24
Conclusion :	24
Packages R utilisés.....	24
Références bibliographiques.....	24
Annexe 1. Suivi météorologique de 2018.....	i
Annexe 2. Plan détaillé de la collection.....	ii
Annexe 3. Tableau des coefficients utilisés dans la relation d'allométrie utilisée pour calculer la surface foliaire.....	iii

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes 3 encadrants au sein de l'équipe AFEF, Aude Coupel-Ledru, Magalie Delalande et Jean-Luc Regnard pour leur suivi et leur aide tout au long de ce stage. Je remercie particulièrement Jean-Luc pour toutes les ressources bibliographiques et les connaissances en écophysiologie qu'il m'a transmis. Leur appui à tous lors de la rédaction m'a été très précieux.

Je remercie également Evelyne Costes et toute l'équipe de AFEF pour leur accueil chaleureux. Je souhaite notamment remercier Sébastien Martinez et Sylvie Bluy pour leur soutien technique et Benoit Pallas pour ses conseils en statistiques. Je remercie également les autres stagiaires, CDD et doctorants, notamment Maël Marcellin, Cyril Truc et Farès Belhassine pour m'avoir aidé lors de mes expériences.

Un grand merci à Katia Bonne de l'entreprise LICOR pour avoir prêté à l'équipe AFEF pendant tout l'été un LICOR 6800 sans lequel nous n'aurions pas pu réaliser cette campagne de mesure. Je remercie également l'UMR PIAF pour nous avoir prêté un appareil LICOR 6400, et l'équipe PAM de l'UMR AGAP pour le prêt de pomètre quand celui de l'équipe AFEF a connu des dysfonctionnements.

Merci encore à Alexis Bédiée de l'UMR LEPSE pour m'avoir formé à l'utilisation du matériel du laboratoire d'imagerie du LEPSE.

Merci enfin à l'association Graine d'AGAP et à tous ses membres réunissant les non-permanent de la Très Grande Unité AGAP pour m'avoir permis de m'intégrer encore plus vite dans l'unité et à Montpellier.

Glossaire des abréviations

WS	Water Stressed
WW	Well-Watered
G	Génotype
S	Scénario
D	Date
WUE _i	Effizienz de l'utilisation de l'eau intrinsèque (« <i>intrisec Water Use Efficiency</i> »)
PAR	Rayonnement Photosynthétiquement actif (« <i>Photosynthetically Active Radiation</i> »)
PPFD	Densité de flux de photon photosynthétique (« <i>Photosynthetic Photon Flux Density</i> »)
ANOVA	Analyse de Variance
DS	Densité stomatique
Ψ_B	Potentiel hydrique de base
Ψ_{MF}	Potentiel hydrique de feuille transpirante mesuré à midi
Ψ_{MT}	Potentiel hydrique de tige mesuré à midi
SLA	Surface foliaire Spécifique (« <i>Specific Leaf Area</i> »)
IPCC	Intergovernmental Panel for Climate Change
A _n	Assimilation nette de CO ₂
A _e	Assimilation nette estimée de CO ₂
E	Transpiration
g _{sw}	Conductance stomatique pour l'eau
VPD _a	Demande évaporative atmosphérique (« <i>atmospheric Vapour Pressure Deficit</i> »)

1 Contexte de l'étude

1.1 Le changement climatique menace l'agriculture à toutes les échelles.

Tous les scénarios de changement climatiques actuels s'accordent à dire qu'à l'échelle globale, les températures vont augmenter tandis que les précipitations vont se déséquilibrer (IPCC, 2014).

La zone méditerranéenne est l'un des principaux points chauds du changement climatique (Giorgi, 2006). Les conclusions de la majorité des scénarios de l'IPCC convergent pour dire que la fréquence et l'abondance des précipitations vont diminuer, particulièrement au cours de la saison chaude, jusqu'à une réduction de plus de 30% des valeurs moyennes entre la période 2071-2100 et 1961-1990 (Giorgi, Lionello, 2008). Dans le même temps, les températures sont amenées à augmenter, surtout en été où une augmentation de 4°C ou plus est attendue (Giorgi, Lionello, 2008). De plus, ces scénarios prévoient une aggravation de la variabilité interannuelle, menant ainsi à une augmentation de la fréquence des épisodes de canicules et de sécheresse.

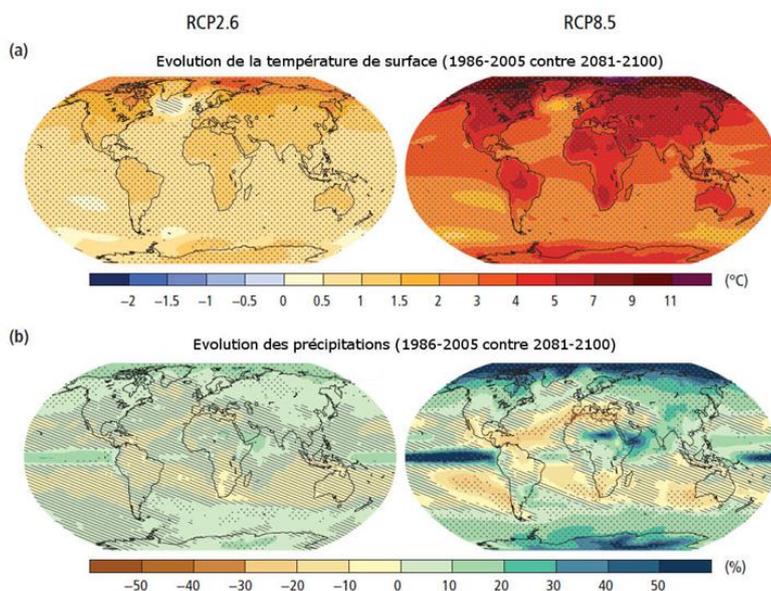


Figure 1. Changements moyens des précipitations et des températures, respectivement en % et en °C, entre une moyenne calculée par une projection multi-modèles pour les années 2081-2100 et les valeurs moyennes sur la période 1986-2005 selon les scénarios RCP2.6 (gauche) et RCP8.5 (droite). Les zones pointillées montrent les régions où le changement projeté est grand par rapport à la variabilité interne naturelle (selon 90% des modèles) et les zones hachurées révèlent les régions où le changement projeté est inférieur à l'écart-type de la variabilité naturelle interne (IPCC 2014).

La diminution des précipitations printanières et estivales est particulièrement préoccupante puisque le réservoir superficiel du sol reconstitué en hiver est sollicité par la transpiration des plantes. Le déficit pluviométrique estival place potentiellement les cultures en situation de sécheresse édaphique, et celle-ci doit alors être compensée par l'irrigation afin d'éviter des pertes de rendements. (Amigues et al., 2006).

Cette augmentation de la température et la diminution des pluies risque d'impacter négativement la production arboricole française puisque celle-ci est en partie localisée dans l'arc méditerranéen. Bien que le pommier ne soit pas la culture qui a le plus migré vers le sud de la France, sa production risque d'être handicapée par l'augmentation du risque de sécheresse. En effet, de nombreux phénomènes biologiques seront bouleversés. Entre autres effets attendus, la levée de dormance des arbres fruitiers risque d'être perturbée, amenant ainsi de grands glissements de la phénologie florale au printemps. Après nouaison, la phase de multiplication cellulaire des fruits risque ainsi d'être raccourcie tandis que la phase de remplissage et grossissement pourra pâtir d'un déficit de photoassimilation, sous déficit hydrique estival.

1.2 La pomme et le pommier, une culture arboricole importante en France et en Europe.

La pomme compte parmi les fruits de zone tempérée les plus produits et consommés en Europe. Au niveau mondial, la production est en augmentation. Elle s'est accrue d'environ 50% en 10 ans avec une production en 2014 s'élevant à 83 millions de tonnes. La surface de verger en production a diminué dans le même temps, passant de 6 à 5 millions d'hectares, du fait de la progression générale des rendements. La France, à la 10^e place au niveau mondial en termes de production, participe à hauteur de 1,5 millions de tonnes de pommes en 2014. Elle est le 6^e exportateur mondial après la Chine, l'Italie, la Pologne, les USA et le Chili. (FranceAgriMer, 2016)

La France se distingue par la technicité de ses producteurs de pommes, et par la maîtrise de la qualité des fruits, notamment du fait de la présence de variétés protégées et développées en « club » telles que Pink Lady® (variété Cripps Pink) et par sa forte part de verger conduite en production intégrée. Du fait de facteurs socio-économiques, la production et les surfaces de vergers sont en recul en France depuis environ 5 ans.

Sur le plan technique, la production de la pomme est particulièrement sensible à 4 facteurs pédoclimatiques : la qualité des sols, la durée d'ensoleillement, la fréquence des gelées et la disponibilité en eau. Par ailleurs, les variétés les plus commercialisées sont particulièrement sensibles aux pressions de pathogènes tels que la tavelure du pommier (*Venturia inaequalis*), le feu bactérien (*Erwinia amylovora*) et la prolifération du pommier (*Candidatus phytoplasma mali*). A titre d'exemple, les variétés Golden, Gala et leurs mutants, tous particulièrement sensible à ces pathogènes représentent 49% de la production française.

La sensibilité de la pomme aux pathogènes a orienté les efforts de l'amélioration variétale publique vers la résistance aux maladies. Diverses variétés résistantes à la tavelure (Ariane, Story® Inored) sont activement implantées. La qualité des fruits et certaines composantes de l'architecture des pommiers sont également prises en compte. En revanche, contrairement aux cultures annuelles, aucun trait de tolérance au stress abiotiques n'a été réellement retenu dans les programmes de sélection. La prise en compte des performances écophysiologicals semble pourtant aujourd'hui nécessaire afin de développer des idéotypes mieux adaptés aux futurs contextes climatiques régionaux.

1.3 La diversité des réponses des plantes au déficit hydrique.

1.3.1 Trois grands types de stratégies.

Face au déficit hydrique, les plantes sont capables de développer une très grande variété d'adaptations à toutes les échelles. Ces adaptations peuvent autant être fonctionnelles que structurelles. Elles sont communément séparées en 3 catégories : échappement, évitement et tolérance (Ludlow, Muchow, 1990).

Les adaptations d'échappement, dites aussi d'esquive (« *escape* » en anglais) correspondent aux adaptations évitant à la plante d'avoir à faire face au stress hydrique. Certaines plantes annuelles peuvent ainsi réaliser tout leur cycle de graine à graine hors de la période pendant laquelle le déficit a lieu. Ce type de stratégies peut également exister, mais plus rarement, chez les plantes pérennes. Ainsi, le Néflier du japon *Eriobotrya japonica* ou le Cerisier *Prunus avium* esquivent le stress hydrique estival en réalisant leur cycle de reproducteur de fleur à fruit respectivement d'automne à mai et de mars à juin.

Les adaptations d'évitement (« *avoidance* » en anglais) permettent à la plante de limiter les effets d'un déficit auquel elle est exposée. Augmenter la profondeur d'enracinement est un exemple d'adaptation d'évitement. Des adaptations racinaires sont l'apanage de la sélection du porte-greffe. Réduire la transpiration pour éviter la perte en eau est un autre exemple d'adaptation d'évitement (principalement exprimée au niveau du greffon.)

Enfin, les adaptations de tolérance permettent de faire face aux conséquences d'un stress installé. Ainsi, certaines plantes augmentent la concentration cellulaire en solutés (hexoses, sorbitol, glycine, bétaïne, ...) pour éviter la plasmolyse face à un fort appel transpiratoire (Turner, 2018).

1.3.2 Le contrôle stomatique de la perte en eau, un exemple de stratégie d'évitement.

La limitation de la perte en eau par transpiration est entre autres contrôlée par le degré d'ouverture des stomates. Deux grands comportements types sont alors distingués (Tardieu, Simonneau, 1998) : isohydrique et anisohydrique.

Les plantes à comportement isohydrique comme le maïs ou le peuplier, ferment leurs stomates en situation de déficit hydrique. La transpiration est ainsi limitée et un potentiel hydrique faiblement négatif est maintenu. L'isohydrie permet de limiter les pertes en eau mais elle peut aussi amener à une carence carbonée et une diminution de la production.

Les plantes à comportement anisohydrique, comme le tournesol, gardent leurs stomates ouverts en condition de déficit hydrique. Elles continuent ainsi à assurer un certain niveau de photosynthèse mais la dessiccation des tissus et la tension de l'eau dans le système vasculaire peuvent alors aboutir à des phénomènes de cavitation (par embolie des vaisseaux du xylème ou à la nécrose d'organes).

Ces comportements contrastés ont d'abord été décrits entre espèces, et plus récemment identifiés au sein même d'une même espèce, entre génotypes. Ainsi, il a été montré l'existence d'un continuum de comportements depuis des variétés isohydriques jusqu'à des variétés plutôt anisohydriques chez la vigne (Schultz 2003 ; Coupel-Ledru *et al.* 2014) et le pommier (Massonnet *et al.*, 2007).

Des études récentes suggèrent que les comportements contrastés de maintien du potentiel hydrique entre espèces ou génotypes résulteraient non pas exclusivement de différences de fermeture stomatique, mais plutôt d'une interaction entre maintien de la conductance hydraulique et réponse des stomates (Pantin *et al.* 2013 ; Coupel-Ledru *et al.* 2014).

Dans le cadre de l'amélioration des plantes, aucune des deux stratégies n'est à privilégier d'emblée. Chacune d'elle est pertinente dans des situations différentes (Tardieu, 2012). Quelle que soit le comportement du génotype, la présence de puits de carbone comme les fruits en développement accentue le comportement anisohydrique des plantes par effet d'appel de carbone, tandis qu'à l'inverse, la plante revient à une certaine économie d'eau après la récolte des fruits (Pretorius, Wand, 2003).

La position du pommier sur ce spectre de réponse n'est pas triviale, notamment au regard de sa diversité génétique (Bassett, 2013). Ainsi il apparaît que les bases écophysologiques et le déterminisme génétique de ce phénomène n'ont pas été suffisamment examinés. L'étude d'un grand nombre de variétés dans des conditions équivalentes est donc nécessaire afin d'aborder cette question.

1.4 Le développement du phénotypage haut-débit est poussé par le génotypage haut-débit.

Les techniques de séquençage de nouvelle génération permettent d'étudier des génomes complexes, de plus en plus rapidement et à des coûts toujours plus bas (Edwards *et al.*, 2013). Ces techniques, qui viennent de déboucher sur le séquençage du génome du blé (IWGSC *et al.*, 2018), ont déjà été appliquées au génome du pommier (Daccord *et al.*, 2017). Face à ces possibilités, le phénotypage a besoin d'être accéléré (White *et al.*, 2012). L'ensemble des données de masse acquises, et le reséquençage de nombreuses ressources génétiques nécessite une mise en relation avec des données de phénotypage de qualité acquise sur de larges panels génétiques.

Au cours des dernières années, de nombreuses techniques non-invasives se sont développées pour estimer des variables structurelles et fonctionnelles chez les plantes. La fluorimétrie par exemple ouvre la voie d'une évaluation accélérée de la photosynthèse (Baker, 2008), notamment grâce à un proxy de la photosynthèse, l' I_{PL} calculée à partir de données de fluorimétrie et de différence de température entre la feuille et l'atmosphère (Losciale *et al.*, 2015)

Le phénotypage peut être réalisé en serre afin d'évaluer les réponses des plantes dans un contexte d'environnement contrôlé comme au sein de la plateforme PhénoArch (Cabrera-Bosquet *et al.*, 2016) qui a été utilisée par l'équipe AFEF pour évaluer morphologiquement plus de 200 variétés de pommiers cultivés en pots (Lopez *et al.*, 2015).

Cependant, il est également nécessaire de développer des méthodes de phénotypage au champ, si possible à moindre coût (Reynolds et al., 2018) afin d'évaluer les plantes dans un contexte le plus proche possible du contexte de production (Araus, Cairns, 2014).

Ces approches haut-débit peuvent ainsi fournir les données à mettre en relation avec les données de génotypages afin d'élucider les déterminismes génétiques des traits d'intérêt, qui sont souvent à déterminisme quantitatif, et d'évaluer les performances écophysologiques des variétés existantes et à venir (van Eeuwijk et al., 2018).

1.5 Un contexte scientifique propice.

L'équipe AFEF (Architecture et Fonctionnement des Espèces Fruitière) fait partie de la très grande unité de recherche AGAP (Amélioration Génétique et Adaptation des Plantes méditerranéennes et tropicales). Cette UMR rassemble de nombreuses équipes d'agents de l'INRA, du CIRAD et de Montpellier SupAgro travaillant sur différentes espèces selon 3 axes : l'analyse de la diversité génétique issue de l'activité humaine, la compréhension des mécanismes d'adaptation des phénotypes à leur environnement et la création de variétés innovantes par la synthèse de ces connaissances.

L'équipe AFEF s'ancre principalement sur ce second axe appliqué à des espèces pérennes fruitières. Elle travaille principalement sur le pommier et l'olivier. Ses travaux s'orientent sur l'étude de l'adaptation des plantes au changement climatique autour de deux thématiques. Ils abordent d'une part, la réponse phénologique au niveau des dates de floraison (Darbyshire et al., 2017) et d'autre part la réponse fonctionnelle du feuillage avec un focus sur la réponse au stress hydrique.

L'équipe AFEF collabore notamment avec l'Institut de Recherche en Horticulture et Semences (UMR IRHS, Angetrs) pour développer des méthodes de phénotypage au champ, appliqués aux cultures arboricoles.

1.6 Développer la compréhension de l'adaptation au déficit hydrique et son évaluation.

Le stress abiotique est un champ d'investigation de la sélection végétale qui a encore été peu étudié pour les espèces pérennes. Cependant, un changement de paradigme s'est amorcé, il n'est plus question de maximiser les rendements à grand renfort d'intrants, mais de maintenir des rendements élevés, même en conditions sub-optimales. Les contextes locaux sont à prendre en compte afin de limiter la surexploitation des ressources. Une banque d'idéotypes adaptés à la multitude de contextes locaux doit être constituée pour répondre aux enjeux du changement climatique.

En arboriculture, le stress abiotique le plus ressenti est le stress hydrique. En effet, certaines régions de production fruitière sont déjà soumises à des limitations d'eau pour l'irrigation des vergers. Les obstacles à la productivité sont liés à la réponse écophysologique des plantes. Dans ce contexte, l'objet de ce stage a été de faire avancer le front des connaissances sur les réponses écophysologiques des pommiers au manque d'eau afin de pouvoir à terme les intégrer dans la sélection variétale. La phénotypologie doit être adaptée aux espèces pérennes afin de pouvoir évaluer efficacement l'adaptation de ces variétés au changement climatique. Au cours de ce stage, un suivi fin utilisant des méthodes de phénotypage classique a été appliqué en parallèle d'une approche haut-débit pour étudier l'impact d'un déficit hydrique modéré sur le fonctionnement photosynthétique d'une collection de pommier afin de répondre principalement à 2 questions :

- Selon quels mécanismes et avec quelle variabilité un déficit hydrique modéré impacte-t-il des variétés contrastées de pommier ?
- L' I_{PL} , un proxy haut-débit de la photosynthèse peut-il être utilisée pour mesurer rapidement la réponse d'un grand nombre d'arbres au déficit hydrique ?

2 Matériel et méthodes.

Les expériences réalisées au sein de ce stage sont ancrées dans un projet de recherche dénommé ApStress. Ce projet s'est déroulé sur les années 2017 et 2018. J'ai personnellement participé à toutes les expérimentations de 2018 avec l'équipe AFEF. Ce rapport se concentre sur les données de 2018.

2.1 La collection de Mauguio, une parcelle adaptée à l'analyse de la diversité allélique.

2.1.1 Généralité

Au cours de cette étude, toutes les expériences ont été effectuées sur le verger installé au sein de l'unité expérimentale INRA-Diascope située à Mauguio, à une dizaine de kilomètres de Montpellier (coordonnées GPS : 43°36' N 03°58' E). Celui-ci compte environ 1000 pommiers réparti sur 1.2 ha.

Le verger a été installé dans le cadre du dispositif DIAPHEN, c'est à dire une plateforme dédiée au développement du phénotypage haut-débit en plein champ. (DIASCOPE, 2017).

Ce verger est une collection de référence construite selon le principe de « *core-collection* » rassemblant une large diversité allélique (Brown, 1989). Cette collection a été construite à partir de plus de 1000 variétés disponibles dans les collections de l'INRA à partir d'une étude génétique de marqueurs SSR (Lassois et al., 2016). Elle comporte ainsi 242 variétés représentatives de la diversité génétique des pommiers à couteau au niveau national et, dans une moindre mesure de la diversité européenne.

Le sol de la parcelle est de type Neolucisol (RP)/ Luvic Calcisol (WRB), de profondeur moyenne ; il est légèrement basique et ne présente pas d'obstacle à l'établissement des racines. Une caractéristique notable pour l'expérimentation est sa réserve utile de 80 à 100 mm pour 100 cm de profondeur, ce qui semble suffisant en conditions d'irrigation (Coulouma, 2014) mais qui peut laisser place à un déficit hydrique modéré en période estivale si les apports d'eau sont insuffisants.

2.1.2 Présentation du matériel végétal

Pour chacune des variétés étudiées (code et nom vernaculaire présentés en Tableau), il y a 4 répétitions : les 4 individus ont été greffés sur un porte greffe de type M9, (clone PAJAM®2). Parmi ces 242 variétés, 193 d'entre-elles ont déjà été évaluées en plateforme de phénotypage haut-débit sous conditions -contrôlées dans le but d'étudier la variation génétique de traits morphologiques et de la transpiration en condition irriguée (Lopez et al., 2015).

Un suivi écophysiological relativement complet a été effectué sur 8 génotypes sélectionnés pour être représentatifs de la diversité au sein de la collection, notamment en termes de vigueur. Cet ensemble de 8 génotypes sera nommé par la suite « panel 8 ».

Tableau 1. Noms des génotypes du panel 8.

Code du génotype	Nom vernaculaire
X0036	Rose de Benauges
X0337	Cassou
X0972	Golden delicious
X1894	Romarin blanc
X1960	Benoni
X2640	Reine des Reinettes
X4681	Fiesta
X6917	Président Roulin

2.1.3 Suivi environnemental de la collection.

Une station météo du réseau INRA Climatik est située à proximité immédiate de la parcelle (200m), illustrée en *Figure 2*. Celle-ci comporte des pluviomètres, des capteurs de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) et de rayonnement global, un anémomètre, et des capteurs d'humidité et de température de l'air placés en abri ventilé.

Au sein de la parcelle elle-même, les placettes relatives à 14 arbres sont équipées de sondes tensiométriques Watermark®, mesurant le potentiel hydrique du sol à 30 et 60 cm de profondeur, et de sondes capacitatives Sentek® Enviroscan mesurant l'humidité volumique du sol tous les 10 cm jusqu'à 1m de profondeur. Les données de ces capteurs sont transmises via Agribase® par ondes radio au serveur de l'unité Diascope. Elles sont télé-interrogeables, et téléchargeables.



Figure 2. Station météo permanente de DIAPHEN.

L'année climatique 2017 a été très sèche, notamment du fait d'une période printanière marquée par un fort déficit pluviométrique. Tandis que l'année 2018 a été marquée par des températures plus élevées et des orages plus fréquents (mai 2018). Le suivi météorologique sur la période estivale des années 2017 et 2018 est fourni en Annexe 1.

2.1.4 Itinéraire de culture & plan d'expérience.

La parcelle étudiée comprend 10 rangées d'une centaine d'arbres orientées Nord-Ouest Sud-Est (cf. Figure 3). Les rangs sont espacés de 5m tandis que 2m séparent chaque pommier sur le rang. Avec 10m² alloués à chaque arbre, la densité (environ 1000 arbres/ha) est relativement faible par rapport à celle des vergers de production (entre 1500 et 2500 arbres/ha). Le choix de grands écartements est justifié par le souhait de l'équipe d'étudier l'architecture des pommiers et son déterminisme génétique. Ainsi, les arbres ne sont pas taillés, mais néanmoins palissés (poteaux et 3 fils de fer). Par ailleurs, les mesures à haut-débit par T-LIDAR (caractérisation architecturale en 3D) ou l'imagerie aéroportée par drone exigent la capacité de pouvoir « séparer » les arbres assez facilement, par segmentation spatiale, et un espacement assez important est apparu nécessaire.

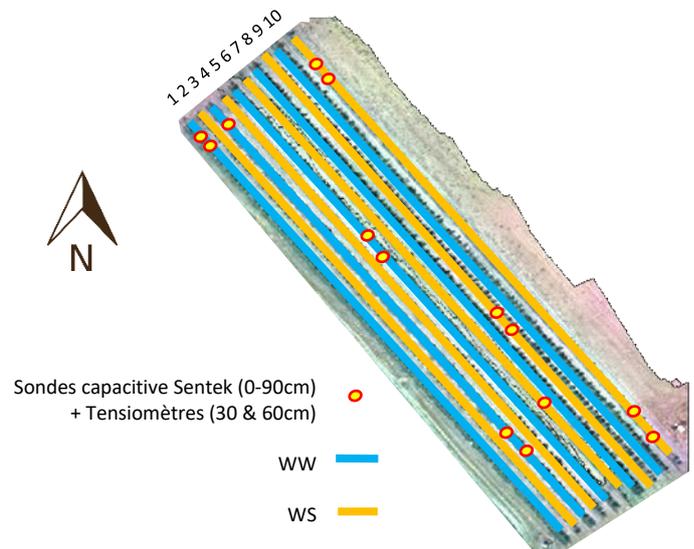


Figure 3. Plan simplifié de la collection.

Chaque rangée est équipée d'un système d'irrigation par micro-asperseurs, capables de délivrer chacun un débit de 20 l/h. Par ailleurs, les pommiers sont fertilisés selon un schéma conventionnel. Leur nombre de fruits est ajusté par éclaircissage en fonction des décisions de l'équipe et des besoins liés aux recherches en cours. Des relevés de phénologie sont effectués au printemps (dates de floraison) et les données de récolte sont enregistrées chaque année (masse et nombre de fruits par arbre).

Les 4 répétitions de chaque génotype ont été plantées par paires d'arbres en vis-à-vis, les paires étant répliquées au hasard dans le dispositif. Une première répétition a été plantée dans les rangées 1 à 4 et la moitié des rangs 5 et 6. La deuxième répétition complète les rangs 5 et 6, et occupe les rangs 7 à 10. Un plan détaillé de la collection est fourni en Annexe 2.

2.1.5 Protocole de l'établissement du déficit hydrique

Lors du projet ApStress, toutes les rangées « paires » du dispositif sont soumises annuellement à un déficit hydrique temporaire. Chaque génotype est donc représenté par deux individus subissant un déficit hydrique estival (arbres notés WS pour « water stressed ») et deux individus en situation de confort hydrique (notés WW pour « well watered »).

Tableau 2. Plan d'irrigation en 2018.

Début du déficit hydrique	23/06/2018
Irrigation WW	2h quotidienne
Irrigation WS	1h 4 jours par semaines
Fin du déficit hydrique	07/08/2018

La mise en déficit hydrique est effectuée de façon progressive dans le but d'instaurer des niveaux de stress contrastés sans menacer la survie des pommiers. Le plan appliqué est décrit en *Tableau*.

2.2 Phénotypage au champ.

2.2.1 Mesures écophysiologicals à bas-débit – caractérisation fine de la réponse d'un panel réduit.

2.2.1.1 Présentation du planning de mesure.

Afin de suivre les effets de l'établissement du déficit hydrique, 5 sessions de mesures ont été réalisées en 2018. Au cours de chacune de ses sessions, des mesures de potentiel hydrique, d'activité photosynthétique et de porométrie ont été réalisées selon le planning décrit dans le *Tableau 3*.

Tableau 3. Planning d'une journée type de mesure bas-débit sur le panel 8.

Horaire	Jour 1			Jour 2
04 : 00	Potentiels de base			
05 : 00				
...				
10 : 00	Mesure de photosynthèse et fluorescence	Mesure de conductance stomatique par Porométrie	Ensachage des feuilles	Mesure de photosynthèse et fluorescence
11 : 00				
12 : 00				
13 : 00	Potentiel de tige et feuille à midi ; prélèvement, mesure et congélation des feuilles			
14 : 00				

Les mesures bas-débit ont été réalisées sur les 4 arbres de chaque génotype du panel 8. Les feuilles mesurées étaient marquées par des étiquettes afin de faire les mesures sur un même ensemble de feuilles au cours d'une session.

5 sessions de mesures ont été réalisées en 2018 : Session 1 : les 15 et 16 juin 2018, Session 2 : les 26 et 27 juin 2018, Session 3 : le 10 juillet 2018, Session 4 : les 24 et 25 juillet 2018, Session 5 : le 31 juillet 2018.

2.2.1.2 Potentiels de base – indicateur de l'état hydrique de la plante.

Les potentiels hydriques des pommiers des arbres du panel 8 ont été mesurés à l'aide d'une chambre à pression (Scholander) montée sur chariot (*cf. Figure 4*). Ce dispositif permet de mesurer le potentiel hydrique d'une feuille en la mettant sous pression dans une enceinte hermétique à l'aide d'azote pressurisé.

Le potentiel hydrique, exprimé en MPa par convention en valeur négative, a été choisi pour cette étude comme marqueur de l'état hydrique de la feuille. Au cours de cette étude, 3 types de potentiels ont été étudiés :

- **Le potentiel de base Ψ_B** : mesuré avant le lever du soleil (entre 4h30 et 6h), il est représentatif du potentiel hydrique de l'arbre entier quand il est à l'équilibre avec le sol. Ψ_B a été mesuré sur 2 feuilles distinctes prises sur des rameaux longs situées le plus proche possible du tronc pour chacun des arbres du panel 8.

- **Le potentiel de feuille transpirante à midi Ψ_{MF}** : mesuré au midi solaire (entre 13h et 15h) sur une feuille ensoleillée, il est représentatif de l'état hydrique de la feuille en activité sous appel transpiratoire de l'atmosphère. Ψ_{MF} a été mesuré sur 3 feuilles distinctes bien exposés choisies sur des rameaux longs pour chacun des arbres du panel 8.
- **Le potentiel de feuille non-transpirante à midi Ψ_{MT}** , aussi appelé **potentiel de tige** : mesuré à midi sur des feuilles préalablement placées quelques heures dans un sachet étanche en plastique aluminisé afin d'annuler la transpiration de celle-ci. Ψ_{MT} a été mesuré sur 3 feuilles distinctes prises sur des rameaux longs pour chacun des arbres du panel 8. Les deux potentiels mesurés à midi l'ont été sur deux feuilles voisines.



Figure 4. Photographie d'une chambre à pression utilisées.

Pour mesurer le nombre de feuilles/arbres désiré dans une fenêtre de temps restreinte, deux chambres à pression ont été utilisées en parallèle pour toutes les mesures de potentiel hydrique, en prenant soin de randomiser l'échantillonnage par chaque opérateur afin d'éviter d'éventuelles confusions d'effets génotype, appareil et opérateur.

2.2.1.3 Mesure de conductance stomatique par porométrie – Degré d'ouverture des stomates.



Figure 5. Poromètre AP4 de Delta T.

La conductance stomatique à l'eau (g_{sw} exprimée en $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) des arbres du panel 8 a été mesurée à l'aide d'un poromètre DeltaT AP4 (cf. Figure 5). Cet outil de mesure estime la conductance stomatique en mesurant la diffusion dynamique de l'eau, c'est-à-dire le taux de variation de pression vapeur).

La g_{sw} était mesurée sur les 3 feuilles matures et bien exposées, éventuellement complétées par des mesures supplémentaires en cas de trop grande variabilité au sein d'un arbre.

2.2.1.4 Mesure directe et par fluorimétrie de l'intensité de l'activité photosynthétique.

La mesure des échanges gazeux photosynthétique a été réalisée à l'aide d'appareils LICOR® 6800 et 6400. (cf. Figure 6). Ces appareils permettent de déterminer l'Assimilation nette ce CO_2 (A_n en $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), la transpiration (E en $mol \ H_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), g_{sw} (par une méthode plus indirecte que la porométrie en $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) d'une feuille par la mesure de différentes températures et de la teneur en vapeur d'eau et CO_2 atmosphérique. A partir de A_n et de g_{sw} , une valeur intrinsèque de l'efficacité de l'utilisation de l'eau à l'échelle de la feuille (« *intrinsic Water Use Efficiency* » ou WUE_i exprimée en $mmol \ CO_2 \cdot mol^{-1} \ H_2O$) peut être calculée selon la formule suivante (Boese et al., 2017) :

$$WUE_i = \frac{A_n}{g_{sw}}$$

Les mesures ont été réalisées sous concentration en CO_2 atmosphérique de référence fixée à 400 ppm, un flux d'air de $300 \mu mol \cdot s^{-1}$, une lumière axénique fixée à $1500 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ avec $186 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ de bleu (soit 10% de l'intensité maximale), $1296 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ de rouge (8%) et $22 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ d'infra-rouge proche (60%). Elles ont été limitées sur une période de moins de deux heures à partir de 10h. L'activité photosynthétique



Figure 6. LICOR 6800 (à gauche) et LICOR 6400 (à droite).

évoluant rapidement au cours de la journée, les mesures ont dû être réparties sur deux journées équivalentes quand un second appareil LICOR n'était pas disponible (c'est-à-dire pour toutes les sessions sauf la seconde).

Pour chaque mesure, la valeur n'était enregistrée qu'après que la mesure remplisse deux critères de stabilité sur les 20 dernières secondes : une pente de la concentration atmosphérique en CO₂ inférieur à 0.5 μmol mol⁻¹. s⁻¹ et inférieure à 0.1 mmol mol⁻¹. s⁻¹ pour l'eau. En pratique, la stabilité était obtenue en 3 à 5 minutes en moyenne, soit 12 à 20 feuilles à l'heure.

2.2.1.5 *Mesure de la surface foliaire spécifique.*

Chaque feuille prélevée pour les potentiels hydrique mesurés à midi a été conservée dans l'azote liquide après avoir mesuré la longueur et largeur du limbe. La masse sèche de ces feuilles a ainsi pu être pesée.

La surface foliaire de ces feuilles a pu être déterminée à partir de la longueur et largeur en déterminant la relation d'allométrie liant la longueur, largeur et la surface totale réelle du limbe. Pour étalonner cette relation les données collectées par l'équipe en 2017 ont été utilisées. Une vingtaine de feuilles avait été prélevées pour chaque arbre du panel 8 (soit 80 feuilles par génotype) placées à plat sur une feuille blanche. Ces feuilles ont été scannées afin de calculer la longueur, la largeur et la surface du limbe à l'aide du logiciel ImageJ. A partir de ces données, les coefficients (*cf. Annexe 1*) liant la longueur et largeur à la surface ont été déterminés selon le modèle suivant : $Surface = A \times Longueur \times Largeur + B$

Ce modèle a permis ainsi le calcul de la surface foliaire spécifique (SLA) exprimé en m².kg⁻¹ selon la formule suivante :

$$SLA = \frac{Masse\ foliaire\ sèche}{Surface\ foliaire}$$

2.2.1.6 *Mesure de la densité stomatique.*

Des empreintes foliaires pour tous les arbres du panel 8 ont été réalisées sur 2 jours, le 2 et 5 juillet 2018.

Ces empreintes ont été réalisées en appliquant du vernis incolore sur la face inférieure de 3 feuilles par arbre. L'empreinte était alors prélevée à l'aide de ruban adhésif transparent et placée sur une lame. Les trichomes de la zone étaient retirés au préalable.

3 zones sur chaque lame ont alors été observée sous microscope trinoculaire. Les stomates ont été comptés sous ImageJ grâce au package μManager (micro-manager.org). Ce nombre de stomates comptés divisé par la surface visible sur l'image donne accès à la densité stomatique (DS) exprimée en mm⁻². Un exemple d'image obtenue est illustré en *Figure 7*.

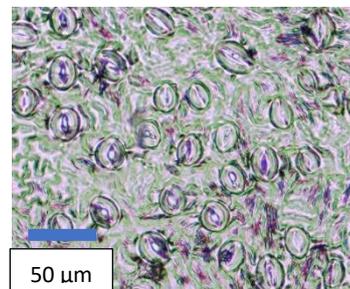


Figure 7. Détail de photographie d'empreinte foliaire réalisée.

2.2.2 Phénotypage haut-débit – caractérisation de la diversité allélique des réponses au déficit hydrique.

2.2.2.1 Estimation de la photosynthèse par fluorimétrie.

Comme expliqué précédemment, le LICOR 6800 est équipé d'une enceinte éclairée par LED. Ces LED peuvent soit éclairer la feuille avec une intensité proche des conditions naturelles (réglage à $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) soit générer un flash lumineux saturant ($10\,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) provoquant une émission de fluorescence par la feuille. Ces données fluorimétriques permettent de calculer un estimateur de photosynthèse, l' I_{PL} qui a été construit pour lui être positivement corrélé par une pente proche de 1 (Losciale et al., 2015). L' I_{PL} intègre deux composantes pour estimer la photosynthèse : l'activité photosynthétique des photosystèmes II et la conductance stomatique.

L'activité photosynthétique est estimée par P_{K_O/K_C} . Cet estimateur se repose sur fait que la photosynthèse nette est corrélée au flux d'électron dans le PSII (J_{PSII}), la constante de Michaelis-Menten pour la photorespiration (K_O) et celle pour la carboxylation de la RuBisCo (K_C). Elle est corrélée positivement aux deux premiers paramètres et négativement au dernier. P_{K_O/K_C} est alors défini comme suit

$$P_{K_O/K_C} = J_{PSII} \left(\frac{K_O}{K_C} \right)$$

Chacun des termes est calculé selon les équations suivantes :

$$K_i = \exp \left(c_{K_i} - \frac{\Delta H_{a_{K_i}}}{R T_K} \right) \quad J_{PSII} = \Phi_{PSII} \times PPF D \times \alpha \times 0.5 \quad \Phi_{PSII} = 1 - \frac{F_s}{F'_m}$$

K_i : La constante de Michaelis considérée (K_O ou K_C).

$\Delta H_{a_{K_i}}$: l'énergie d'activation de la réaction considérée.

T_k : la température de la feuille exprimée en Kelvin.

R : la constante des gaz parfaits.

F'_m : la fluorescence maximale pour une feuille adaptée à la lumière.

F_s : la fluorescence à l'état stationnaire.

Φ_{PSII} : rendement quantique du Photosystème II.

Les coefficients utilisés sont déterminés en suivant la méthode de Losciale *et al.* (2015) tandis que F_s et F'_m sont mesurés par le LICOR 6800.

La conductance stomatique est prise en compte via la différence de température entre la feuille et l'air (ΔT). La fermeture des stomates, caractérisée par une augmentation de ΔT , réduit l'assimilation nette. On a ainsi une corrélation négative entre l'assimilation nette et ΔT . L' I_{PL} est alors défini ainsi :

$$I_{PL} = a \cdot P_{K_O/K_C} - b \cdot \Delta T$$

Les mesures haut-débit de l' I_{PL} ont été réalisées sur 200 génotypes. Afin de faire pouvoir réaliser les mesures sur 2 jours sur un intervalle de temps suffisamment réduit, pour 150 génotypes, un seul arbre WS et un seul arbre WW faisant partie de la même répétition ont été mesurés (1 feuille par arbre). Tandis que pour 50 génotypes, une feuille des deux arbres WS et des deux WW ont été mesurés. Pour chaque arbre, la mesure n'a été effectuée qu'une seule fois à un débit moyen d'environ une mesure par minute, soit un débit de mesure 3 à 5 fois plus important que la mesure conventionnelle.

Les coefficients a et b sont déterminés à partir des données issues des mesures bas-débit : tous les points de mesures des échanges gazeux sont couplés à un flash après stabilisation des mesures A_n et g_{sw} pour mesurer la fluorescence de la feuille. Un modèle linéaire liant P_{K_O/K_C} et ΔT sans ordonnées à l'origine est alors établi. Pour ce modèle, deux tiers des données (sélectionnée aléatoirement dans toute la gamme des valeurs) ont été utilisées pour établir le modèle, le dernier tiers a été utilisé pour sa validation. Les coefficients a et b sont alors extraits du modèle puis utilisés pour calculer l' I_{PL} . De plus, un facteur correctif c , la pente du modèle linéaire de l' A_n en fonction de l' I_{PL} , est extrait afin d'obtenir une valeur de photosynthèse estimée, A_e telle que $A_e = c \times I_{PL}$.

2.3 Analyses statistiques.

Les analyses statistiques ont été réalisées sur le logiciel R (version 3.4.4, liste des packages utilisés disponible à la fin du rapport). Pour chacune des variables mesurées, une première analyse de variance (ANOVA) a été effectuée pour tester l'effet du scénario d'irrigation, des différents génotypes et l'interaction entre les deux après avoir vérifié les hypothèses de normalité et d'homoscédasticité.

2.3.1 Graphiques d'analyse préliminaire.

Toutes les variables écophysiological bas-débit ont été représentées par des graphiques en boîtes à moustache (aussi appelés « *boxplots* ») regroupés par date et génotypes et scénario. Un exemple légendé est présenté en *Figure 8*.

Un même code couleur a été respecté sur tous les boxplots : une couleur de remplissage par génotype étudié, un contour rouge pour les données issues des arbres WS et bleu pour les WW. Sur ces boxplots, les points de mesures individuels ont été représenté superposés aux boxplots : les points gris correspondent aux mesures effectuées sur les individus de la répétition 1 et les points noirs correspondent à celles effectuées sur les individus de la répétition 2.

Sur ces graphiques ont été ajoutés les résultats des tests de Tukey et de Student. Les tests de Tukey ont été réalisés sur l'ensemble des individus WS (en rouge) et des WW (en bleu) afin de déterminer les groupes statistiquement différents.

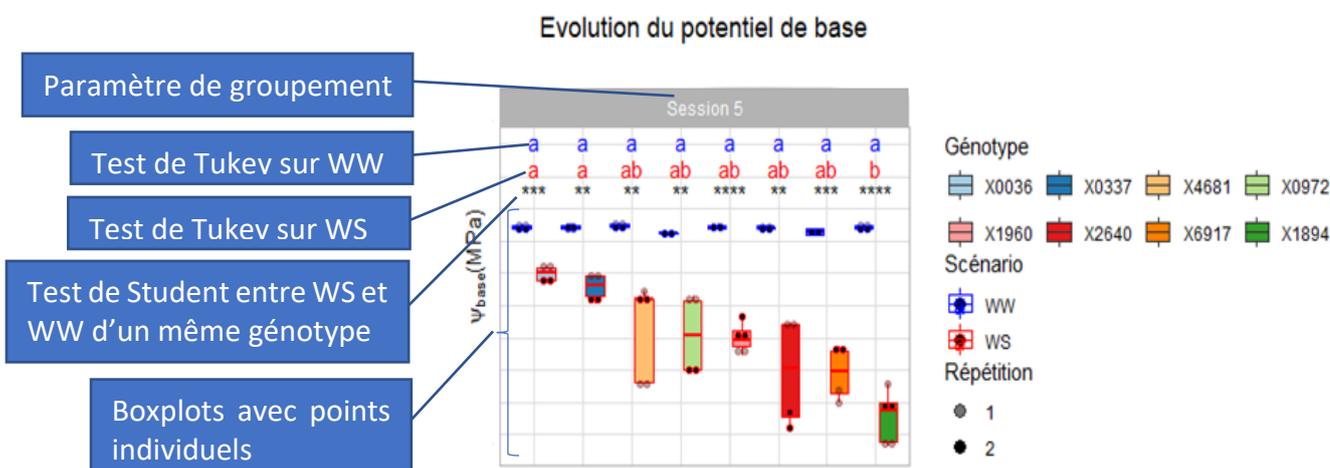


Figure 8. Illustration d'un boxplot type.

Les tests de Student comparent pour chaque génotype les deux modalités d'irrigation de façon unilatérale (sauf exception précisée dans la légende). Ils sont représentés sur les boxplots par leur niveaux de significativité : « n.s. » pour non significatif = $p\text{-value} > 0.1$; « . » = $0.05 < p\text{-value} < 0.1$; « * » = $0.01 < p\text{-value} < 0.05$; « ** » = $0.001 < p\text{-value} < 0.01$; « *** » = $0.0001 < p\text{-value} < 0.001$; « **** » = $p\text{-value} < 0.0001$.

2.3.2 Modèles linéaires mixtes, calculs d'héritabilité et de moyennes génotypiques.

Pour les données haut-débit, où suffisamment de génotypes ont été phénotypés, des modèles linéaires mixtes ont été utilisés à l'aide des fonctions du package lme4 (Bates, 2010).

$$Y_{ij} = \beta_{0i} + \beta_{1i}C_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

i : le génotype.

j : le traitement.

Y : la variable de réponse.

C : le contraste pour la variable traitement.

ε_{ij} : l'erreur résiduelle pour le génotype i et le traitement j .

β_{0i} : l'intercept du génotype.

β_{1i} : l'effet du traitement (WS vs WW) pour le génotype i .

L'intercept β_{0i} et la pente β_{1i} peuvent tous les deux être décomposé de la façon suivante :

$$\beta_{0i} = \alpha_0 + \mu_{0i}$$

α_0 : la valeur moyenne pour cet intercept.

μ_{0i} : la différence normalisée à la prédiction pour chaque génotype, c'est à dire l'ajustement à la moyenne aussi appelé BLUPS (best linear unbiased prediction).

$$Y_{ij} = \underbrace{\alpha_0 + \alpha_{1i}C_{ij}}_{\text{Effets fixes}} + \underbrace{\mu_{0i} + \mu_{1i}C_{ij} + \varepsilon_{ij}}_{\text{Effets aléatoires}}$$

Les effets fixes sont associés à des niveaux d'un facteur qui peuvent être reproduits, tandis que les effets aléatoires ont des niveaux échantillonnés aléatoirement à partir d'une population plus importante. (Muller, 2016) Ici, l'effet du génotype est considéré comme un effet aléatoire. Ainsi, avec les BLUPS, les moyennes associées à l'effet du génotype seul pourront être déterminées.

Plusieurs modèles mixtes ont été testés pour différents paramètres haut-débit. Afin de choisir le modèle le plus adapté, le Critère d'information Bayésien (BIC) (Akaike, 1998) permet de mesurer et de comparer la qualité des différents modèles entre eux en pénalisant les modèles pour la taille de l'échantillon et le nombre de paramètres. Le modèle mixte minimisant le BIC est retenu.

Les modèles linéaires mixtes nous permettent également d'extraire la variance associée à l'effet génotypique à partir de laquelle l'héritabilité (H^2) et l'héritabilité de l'interaction génotype-traitement (H^2_{inter}) peuvent être calculées selon les formules suivantes :

$$H^2 = \frac{V_G}{V_G + \frac{V_R}{n_G}} \quad H^2_{inter} = \frac{V_G}{V_G + \frac{V_{G \times S}}{n_S} + \frac{V_R}{n_G + n_S}}$$

V_G : la variance génotypique.

V_R : la variance résiduelle.

$V_{G \times S}$: la variance de l'interaction génotype-Scenario.

$n_{g/s}$: le nombre de répétitions par génotype/scénario.

3 Résultats.

3.1 Déroulement de l'établissement du déficit hydrique.

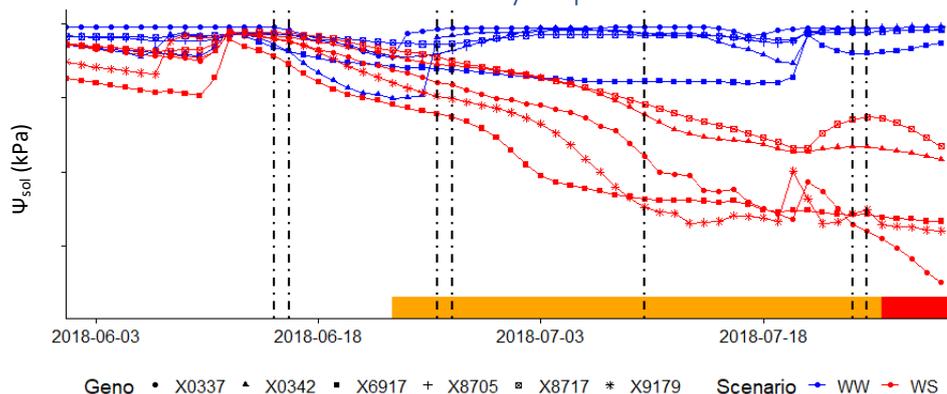


Figure 9. Etablissement du déficit hydrique au cours de la saison de mesures 2018 - Evolution du potentiel hydrique à 60 cm. Les rectangles présentent les périodes d'établissement du déficit hydrique : en orange, réduction de l'irrigation à 4h d'irrigation par semaine, en rouge, arrêt complet de l'irrigation. Les différents jours de mesure sont repéré par les traits pointillés, pour rappel : Session 1 - les 15 et 16 juin 2018, Session 2 - les 26 et 27 juin 2018, Session 3 - le 10 juillet 2018, Session 4 - les 24 et 25 juillet 2018, Session 5 - le 31 juillet 2018.

La chute du potentiel hydrique de sol, traduisant la mise en déficit des arbres, s'est effectuée de façon très hétérogène en fonction des génotypes (cf. Figure 9). X6917 et X0337, deux des génotypes suivis les plus vigoureux, étaient toujours les premiers à descendre en potentiels hydrique du sol en 2018, comme en 2017 (résultats non présentés)

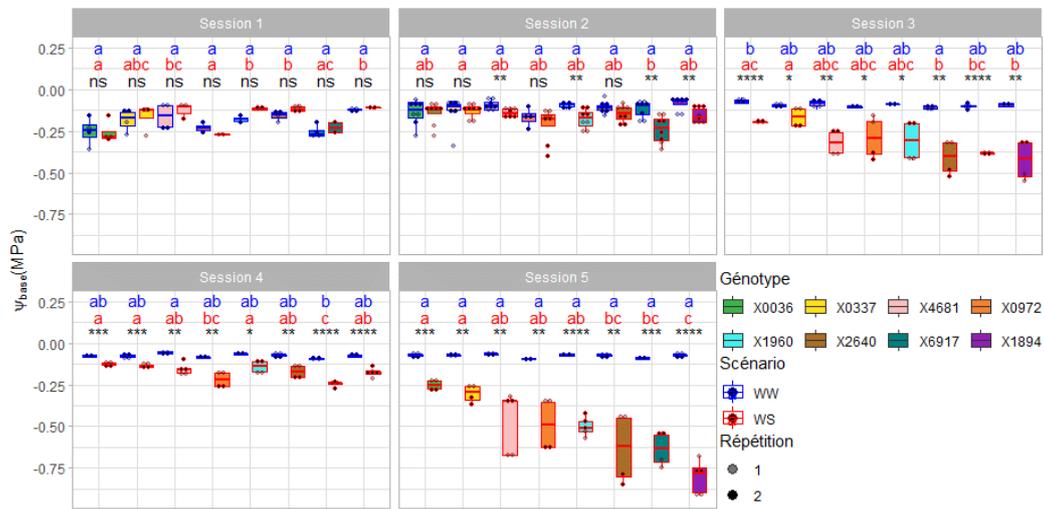


Figure 10. Evolution du potentiel de base du panel 8 au cours de la saison 2018. pour rappel : Session 1 - les 15 et 16 juin 2018, Session 2 - les 26 et 27 juin 2018, Session 3 - le 10 juillet 2018, Session 4 - les 24 et 25 juillet 2018, Session 5 - le 31 juillet 2018.

L'établissement du stress en 2018 a été interrompu le 20 juillet par un orage qui a apporté suffisamment d'eau pour relever les arbres à un niveau de stress équivalent à celui observé lors de la session 2 comme le montre la Figure 10. Pour la majorité des génotypes, le déficit hydrique lors de la session 4 a été moins important que celui de la session 3. Une 5^e session a dû être organisée pour atteindre les objectifs de déficit hydrique.

Par ailleurs, le classement des niveaux de stress constaté sur les 2 sessions où celui-ci a été le plus marqué (session 3 et 5) sont très conservés. L'hypothèse est ainsi faite que le classement des niveaux de stress de la dernière session est représentatif du classement à chaque session de mesure. Sur ce boxplot et tous les suivants, les génotypes ont été classés selon l'ordre décroissant des médianes des potentiels de base des WS lors de la dernière session de 2018.

3.2 Analyse fine de la réponse écophysio logique d'un panel de 8 génotypes.

3.2.1 Description globale.

Tableau 4. Bilan des analyses de variance de types 1 effectuées sur l'ensemble des données de l'année 2018.

« n.s. » : $p\text{-value} > 0.1$, « . » : $0.05 < p\text{-value} < 0.1$, « * » : $0.01 < p\text{-value} < 0.05$, « ** » : $0.001 < p\text{-value} < 0.01$, « *** » : $0 < p\text{-value} < 0.001$

G : effet du génotype, S : effet du scénario, D : effet de la date ; la notation « X : Y » représente l'effet de l'interaction entre X et Y.

Toutes les variables sont présentées dans les unités ou elles ont été introduites dans la partie matériel et méthode.

	Session 1 (15 et 16 juin 2018)		Session 5 (31 juillet 2018)		G	S	D	G:S	G:D	S:D	G:S:D
	$\bar{X}_{WW} \pm \sigma$	$\bar{X}_{WS} \pm \sigma$	$\bar{X}_{WW} \pm \sigma$	$\bar{X}_{WS} \pm \sigma$							
Ψ_b	-0.188 ± 0.059	-0.173 ± 0.067	-0.075 ± 0.013	-0.50 ± 0.22	***	***	***	***	***	***	***
Ψ_{MF}	-1.29 ± 0.32	-1.44 ± 0.22	-1.45 ± 0.30	-2.08 ± 0.22	***	***	***	***	***	***	***
Ψ_{MT}	-0.91 ± 0.21	-1.03 ± 0.20	-1.01 ± 0.16	-1.9 ± 0.30	***	***	***	***	***	***	.
g_{swp}	260 ± 110	222 ± 63	440 ± 200	130 ± 120	***	***	***	***	***	***	**
A_n	18.7 ± 6.4	19.6 ± 4.67	17.2 ± 5.8	7.6 ± 4.9	***	***	***	***	***	***	n.s.
E	5.9 ± 2.5	5.6 ± 1.7	6.3 ± 2.2	2.51 ± 1.7	***	***	***	***	***	***	n.s.
WUE_i	58 ± 24	64 ± 21	57 ± 20	102 ± 22.3	***	***	***	***	n.s.	***	n.s.
SLA	11.1 ± 2.4	10.3 ± 1.6	8.5 ± 2.6	8.5 ± 2.18	***	**	***	***	**	n.s.	n.s.
DS	440 ± 76	433 ± 74			***	n.s.		*			

Le Tableau 4 ci-dessus révèle que toutes les variables mesurées sont marquées de façon significative par un effet du génotype (G), du scénario d'irrigation (S), de la date de la mesure (D) ainsi que par un effet d'interaction entre génotype et scénario, de même que scénario et date. Les effets simples ne peuvent donc pas être étudiés seuls et l'impact du scénario et de la date doivent être étudié pour chaque génotype individuellement. C'est pourquoi, dans la suite de ce rapport, les données seront représentées regroupées par génotypes, la couleur attribuée à chaque génotype étant utilisée comme couleur de fond des graphiques.

3.2.2 Etude de la variabilité génotypique des réponses.

3.2.2.1 Analyse des potentiels hydriques – intensité du stress ressenti.

Sur la *Figure 10*, pour chaque génotype, un décrochement entre le potentiel de base des WW et WS est significativement constaté dès la 2^e session de mesure pour 3 génotypes (X4681, X6917 et X1894) et à partir de la 3^e session de mesure pour 3 autres génotypes (X0036, X0337, et X2640) et se maintient ainsi jusqu'à la dernière session.

A l'exception de la première session, les points de mesure des WW ne se distinguent pas statistiquement tout au long de la saison de mesure. Les WW sont donc bien de bons témoins du point de vue du potentiel hydrique du sol pour tous les génotypes étudiés, non soumis au stress hydrique.

Deux génotypes posent problème, du moins d'un point de vue statistique : X0972 et X1960. Ces deux génotypes n'ont qu'une répétition pour l'un des deux scénarios. Les tests de Student perdent ainsi en puissance et n'arrivent à distinguer les deux scénarios pour aucune date. Ce problème est récurrent pour différentes variables et limite l'exploitation des analyses statistiques pour ces deux génotypes.

La *Figure 11* représentant les potentiels de feuille mesurés à midi révèle que le classement des niveaux de déficit hydrique se répercute sur les potentiels foliaires. En effet, le classement est très conservé pour les trois potentiels hydriques mesurés. La distribution de potentiels de tige (non présentée) est très semblable à celle des potentiels de feuille.

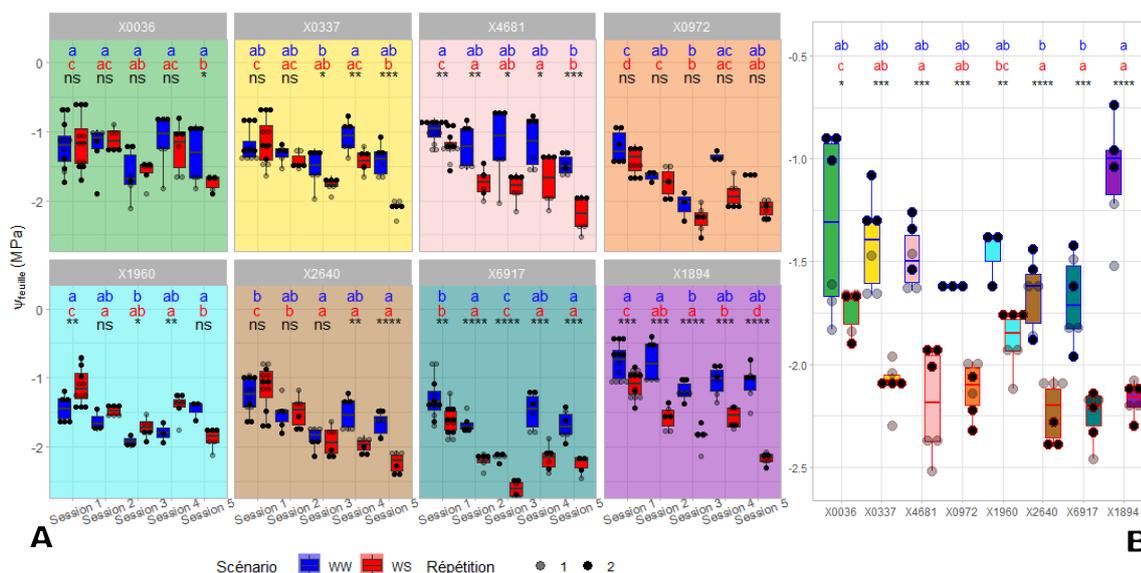


Figure 11. Ψ_{MF} au cours de la saison 2018 représenté regroupé par génotype (A) et sur la session 5 (B).

3.2.2.2 Analyse des variables structurelles – une diversité génétique avec une faible réponse au stress.

Bien qu'un effet génotypique ait été identifié au sein du *Tableau 4*, les DS des différents génotypes ne se distinguent que peu statistiquement (graphique non présenté) : seulement 2 groupes distingués pour les WS et 3 groupes mais avec beaucoup de recoupement pour les WW. Il est intéressant de noter que le génotype X0337, qui fait partie des arbres les moins stressés, présente une différence significative au niveau de la DS, celle-ci étant inférieure chez les WS et WW.

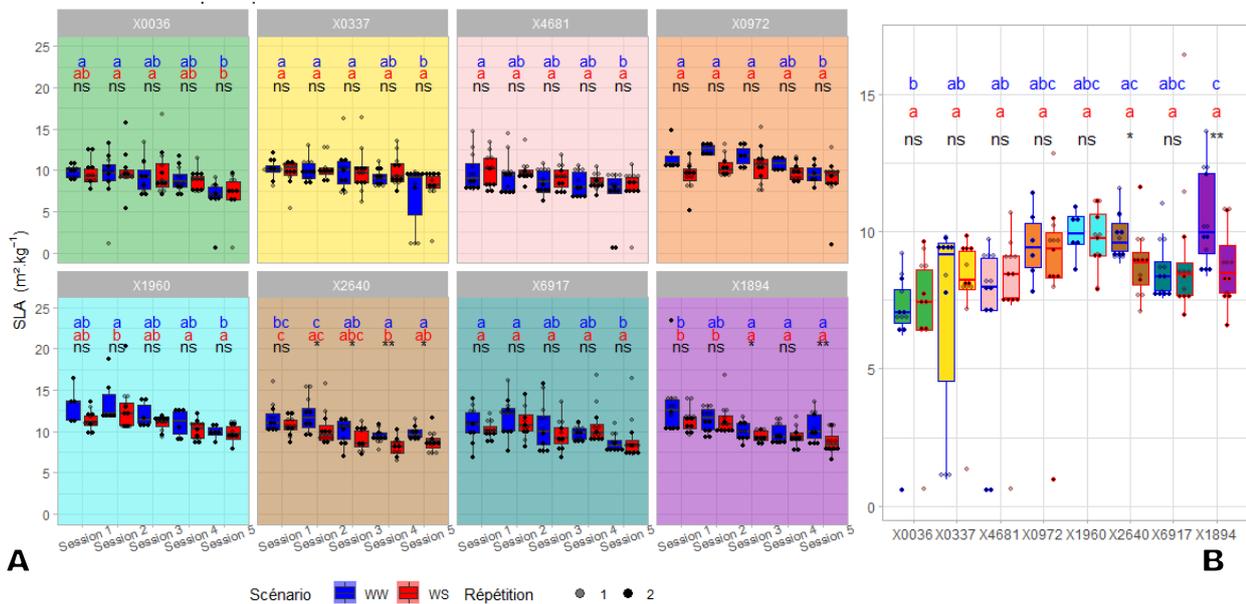


Figure 12. Surface foliaire spécifique au cours de la saison 2018 représentée regroupée par génotype (A) et sur la session 5 (B).

La variable SLA des différents génotypes ne varie pas significativement pour la majorité des génotypes tout au long de l'expérience (cf. Figure 12). Une tendance globale à la diminution, autant pour les WW et les WS est visible mais faiblement significative. Seuls 2 génotypes parmi les plus stressés présentent une différence de SLA entre les WW et WS : les génotypes X2640 et X1894, celui-ci étant plus bas pour les WS.

Par ailleurs, la comparaison des SLA de la session 5 révèle qu'alors que les niveaux de SLA des WW prennent une gamme de valeurs assez importante distinguées en 3 groupes par le test de Tukey, les valeurs de SLA des WS sont statistiquement similaires.

3.2.2.3 Analyse des variables fonctionnelles – variabilité de la réponse aux niveaux de stress.

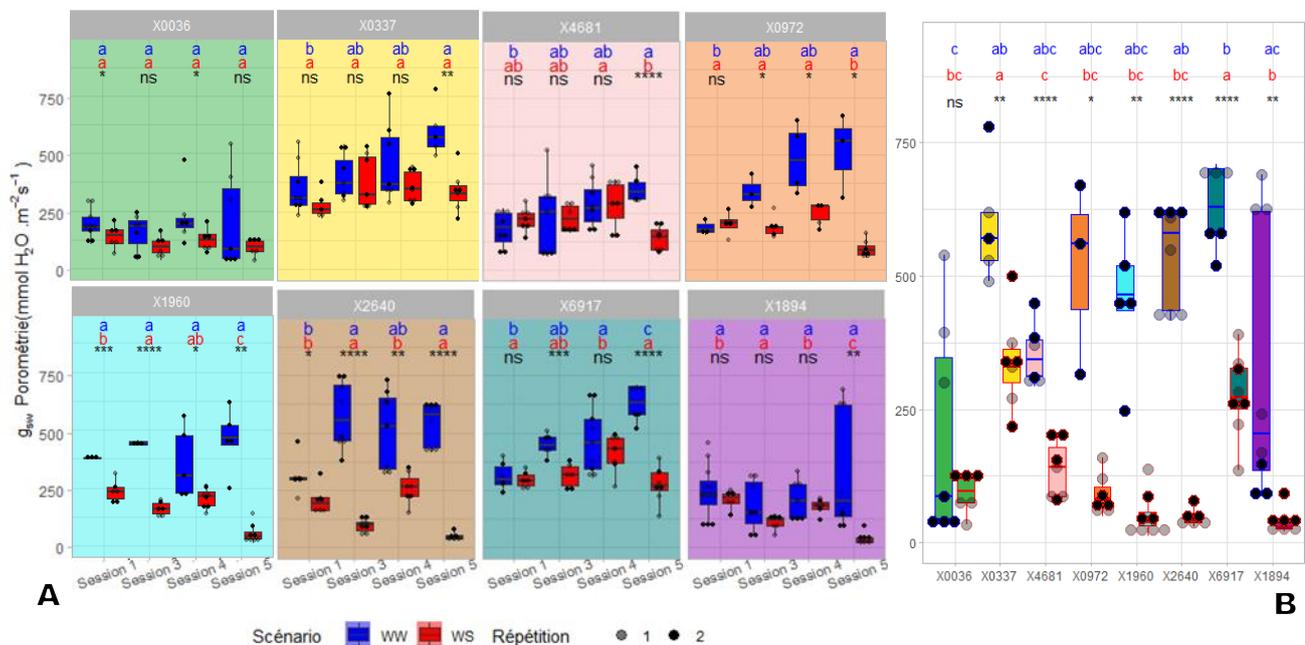


Figure 13. Conductance stomatique au cours de la saison 2018 représentée regroupée par génotype (A) et sur la session 5 (B).

Pour ce qui concerne les dynamiques de g_{sw} au niveau de déficit maximal (cf. Figure 13.A et B), le génotype X0036 présente une conductance stomatique médiane faible tout au long de la saison et est le seul génotype dont les conductances stomatiques ne sont jamais significativement différentes entre WS et WW.

A l'exception des génotypes X0036, X0337 et X6917, tous les WS présentent des valeurs de g_{sw} très faibles et non significativement distinctes. Pour les individus WS, X6917 et X0337 présentent quant à eux des valeurs de g_{sw} plus élevées et statistiquement distinctes des WS des autres génotypes. Ils présentent une différence de g_{sw} entre individus irrigués et non irrigués faibles par rapport aux autres génotypes. Seul X4681 présente une différences de g_{sw} entre individus irrigués et non irrigués de la même ampleur mais la g_{sw} de l'individu irrigué est inférieure à celles des génotypes X6917 et X0337.

Au niveau de la dynamique de g_{sw} tout au long de la saison, la tendance globale est à l'augmentation de la g_{sw} des WW et la diminution de la g_{sw} des individus WS. Seul X0036 contredit clairement cette tendance en maintenant le même niveau de g_{sw} faible tout au long de la saison.

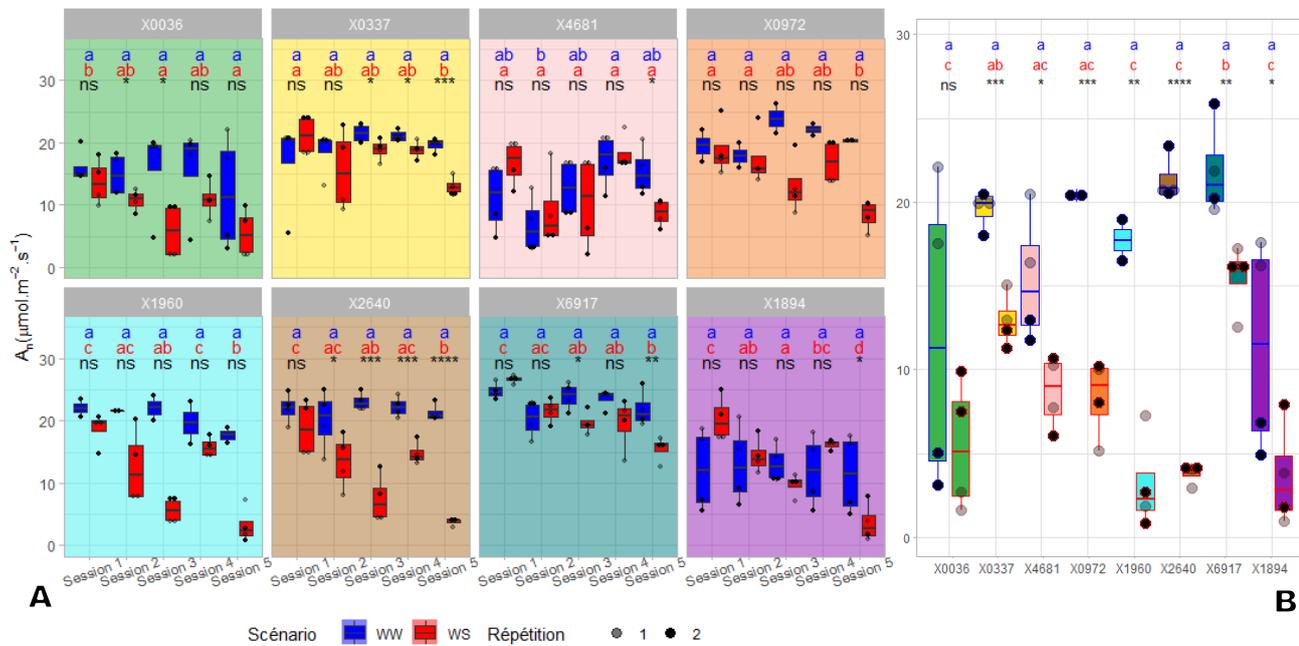


Figure 14. Assimilation nette au cours de la saison 2018 représentée regroupée par génotype (A) et sur la session 5 (B).

Les Figure 14.A et B révèlent que pour presque tous les génotypes, à l'exception de X0036 que le scénario a un effet négatif significatif sur la moyenne de l' A_n . Par ailleurs, les niveaux d' A_n des WS sont tous faibles et statistiquement équivalents. Seuls les génotypes X0337 et X6917 se distinguent des autres génotypes en condition WS avec des valeurs plus élevées.

Au niveau des valeurs des WW, elles sont non seulement toutes équivalentes statistiquement entre-elles (cf. Figure 14.B) mais aussi équivalentes tout au long de la saison pour chaque génotype (cf. Figure 14.A). La tendance globale des WS est à la baisse tout au long de la saison avec un décrochage de l' A_n amorcé à la 2^e session pour certains génotypes et marqué dès la 3^e session.

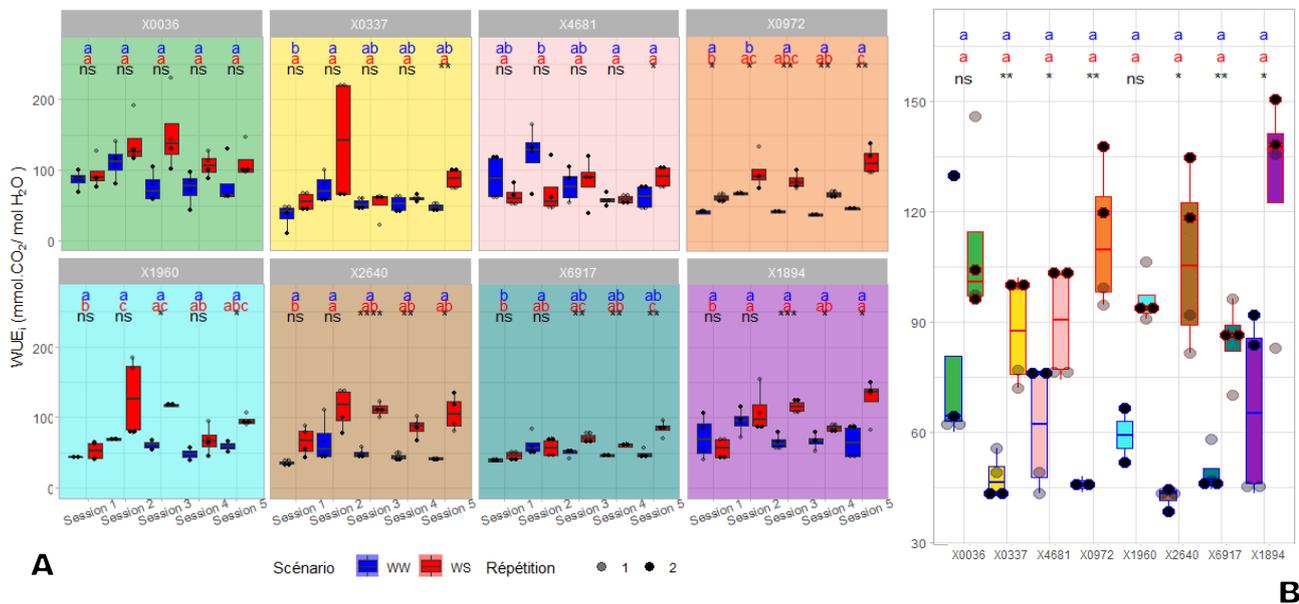


Figure 15. Efficacité de l'utilisation de l'eau intrinsèque au cours de la saison 2018 représentée regroupée par génotype (A) et sur la session 5 (B).

La Figure 15.B illustre principalement la variabilité des mesures d' A_n et particulièrement de g_{sw} réalisée par le LICOR 6800. En effet, statistiquement, aucune valeur de WUE_i ne se distingue des autres pour les WW ou WS. Cependant, un effet significatif du scénario est constaté pour presque tous les génotypes à l'exception de X0036 et X1960. Cette absence de significativité de l'effet semble plus dû à des outliers faussant les valeurs de la moyenne ou un nombre trop petit de répétition.

La Figure 15.A montre une tendance globale à maintenir la WUE_i tout au long de la saison pour les WW pour tous les génotypes. En ce qui concerne les WS, 5 génotypes (X0972, X1960, X2640, X6917 et X1894, les 5 plus stressés) montrent une distinction des WUE_i à partir de la 3^e session, voire même la première pour X0972.

3.2.2.4 Corrélations entre les différentes variables écophysologiques.

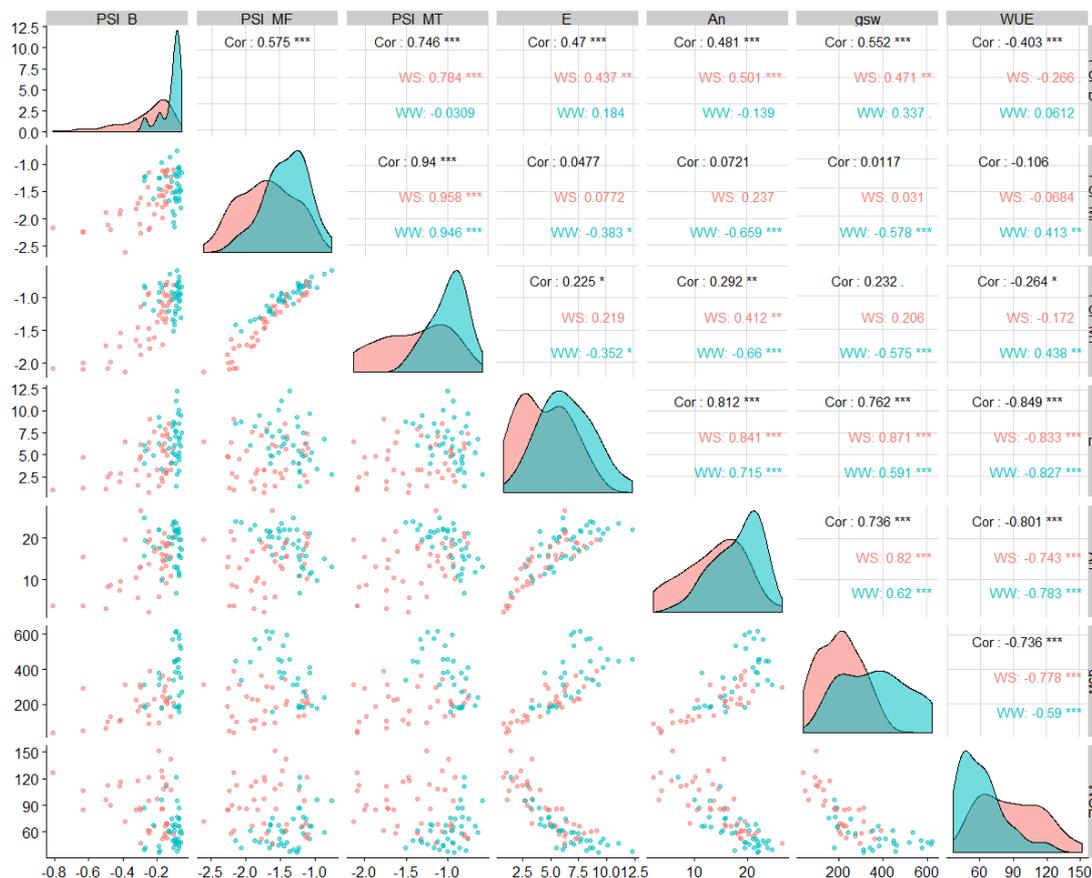


Figure 16. Matrice des corrélations deux à deux entre les variables écophysologiques.

La Figure 16 permet de vérifier que Ψ_{MF} et Ψ_{MT} sont effectivement très semblables puisqu'ils sont corrélés à $R^2 = 0.88$. Ψ_B est corrélé de façon significative avec la totalité des variables étudiées à un niveau de $R^2 > 0.16$. g_{sw} quant à elle est fortement corrélée aux variables d'activité photosynthétiques : E, A_n et WUE_i à $R^2 > 0.54$, encore plus sur le sous-ensemble des WS.

3.3 Caractérisation de la variabilité de la réponse de l'activité photosynthétique au déficit hydrique sur un panel de 200 génotypes.

3.3.1 Calibration de l'IPL à partir des données bas-débit.

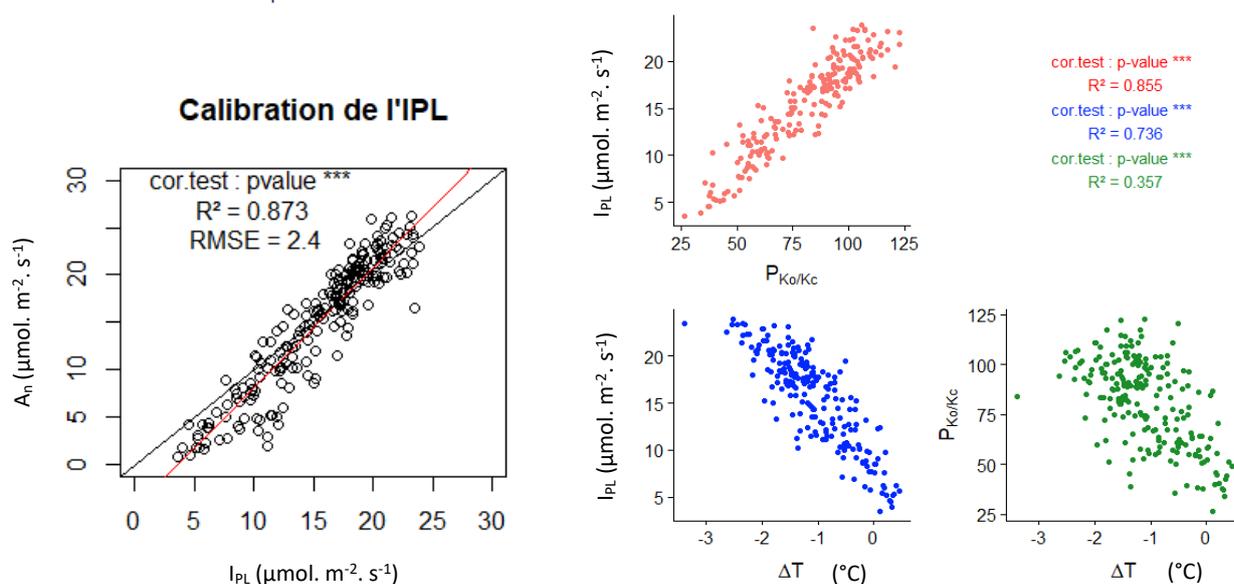


Figure 17. Résultats de la calibration de l'IPL. N= 212 issues de 3 sessions distinctes (2^e, 3^e et 4^e)

Figure 18. Corrélations deux à deux entre I_{PL} , P_{K_o/K_c} et ΔT . N= 212 issues de 3 sessions distinctes (2^e, 3^e et 4^e)

Le graphique de la *Figure 17* représente les résultats de la calibration de l'I_{PL} avec les données des sessions de mesures 2 à 5. La calibration aboutit à un indice I_{PL} fortement corrélé à l'A_n avec un R² de 0.873, une pente égale à 1.266 assez proche de 1. Le modèle linéaire duquel on extrait les coefficients a et b, celui liant P_{K_O/K_C} et ΔT présente quant à lui un R² de 0.972.

L'I_{PL}, comme le montre la *Figure 18* est plus fortement corrélé à P_{K_O/K_C} qu'à ΔT (R² = 0.855 contre R² = 0.736), les deux variables étant elles-mêmes faiblement corrélées à R²=0.357.

3.3.2 Mesures à haut-débit de l'IPL sur la collection.

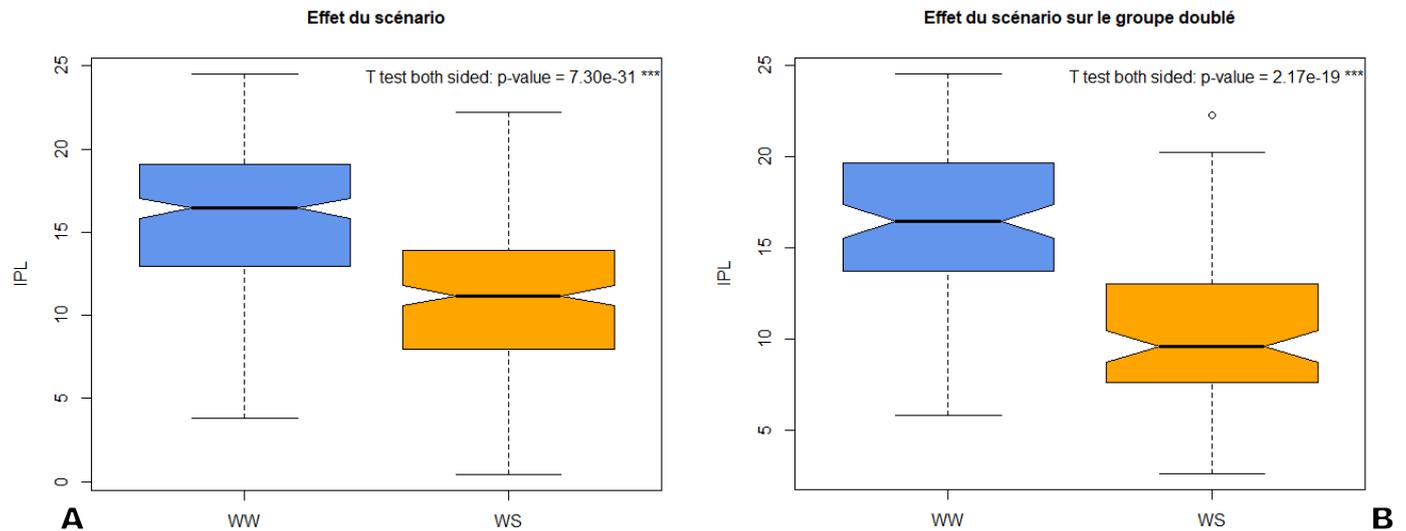


Figure 19. Boxplot de l'effet scénario sur l'ensemble des arbres mesurés N= 251 (A) et sur l'ensemble des 50 géotypes mesurés sur les 2 répétitions N= 99 (B).

Les mesures haut débit de l'I_{PL} ont permis de mettre en évidence un effet du scénario hydrique comme le montre la *Figure 19*. En conditions WW, l'I_{PL} est en moyenne de 15.8, et on constate une réduction moyenne de 30% en conditions WS. Cet effet est plus net pour les 50 géotypes mesurés sur les 2 répétition (cf. *Figure 19.B*).

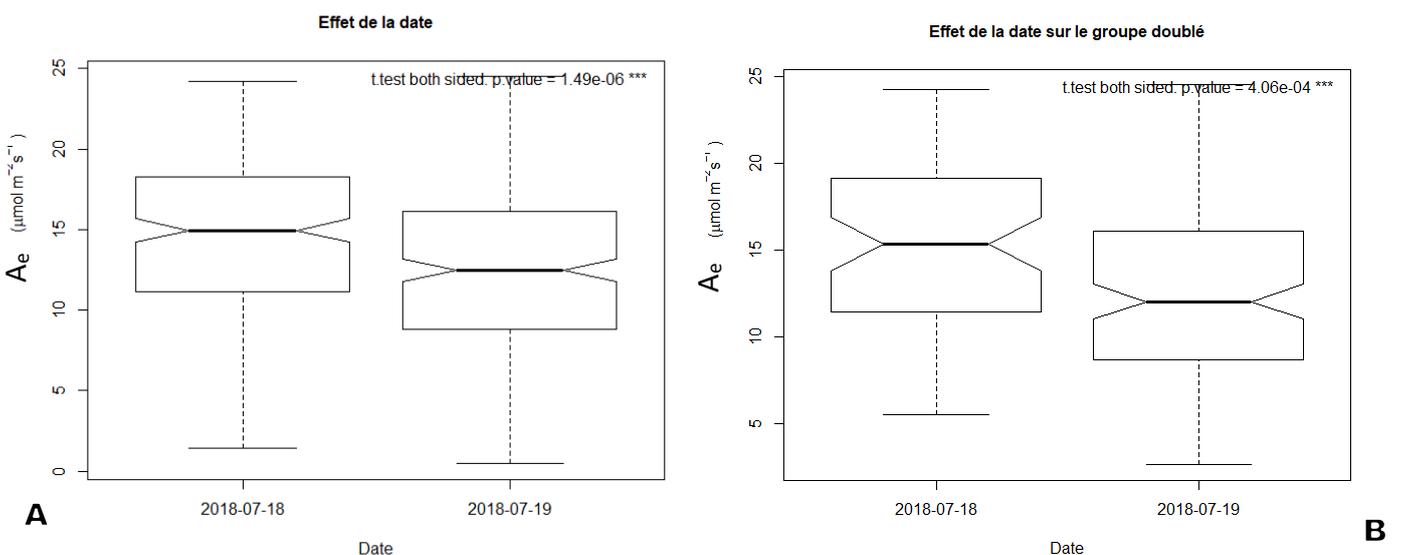


Figure 20. Boxplot de l'effet date sur l'ensemble des arbres mesurés N= 251 (A) et sur l'ensemble des 50 géotypes mesurés sur les 2 répétition N= 99 (B).

La Figure 20 met en évidence que les deux journées ont été suffisamment différentes pour que celle-ci ait un effet sur la moyenne des A_e . Ce facteur sera pris en compte dans les modèles linéaires mixtes.

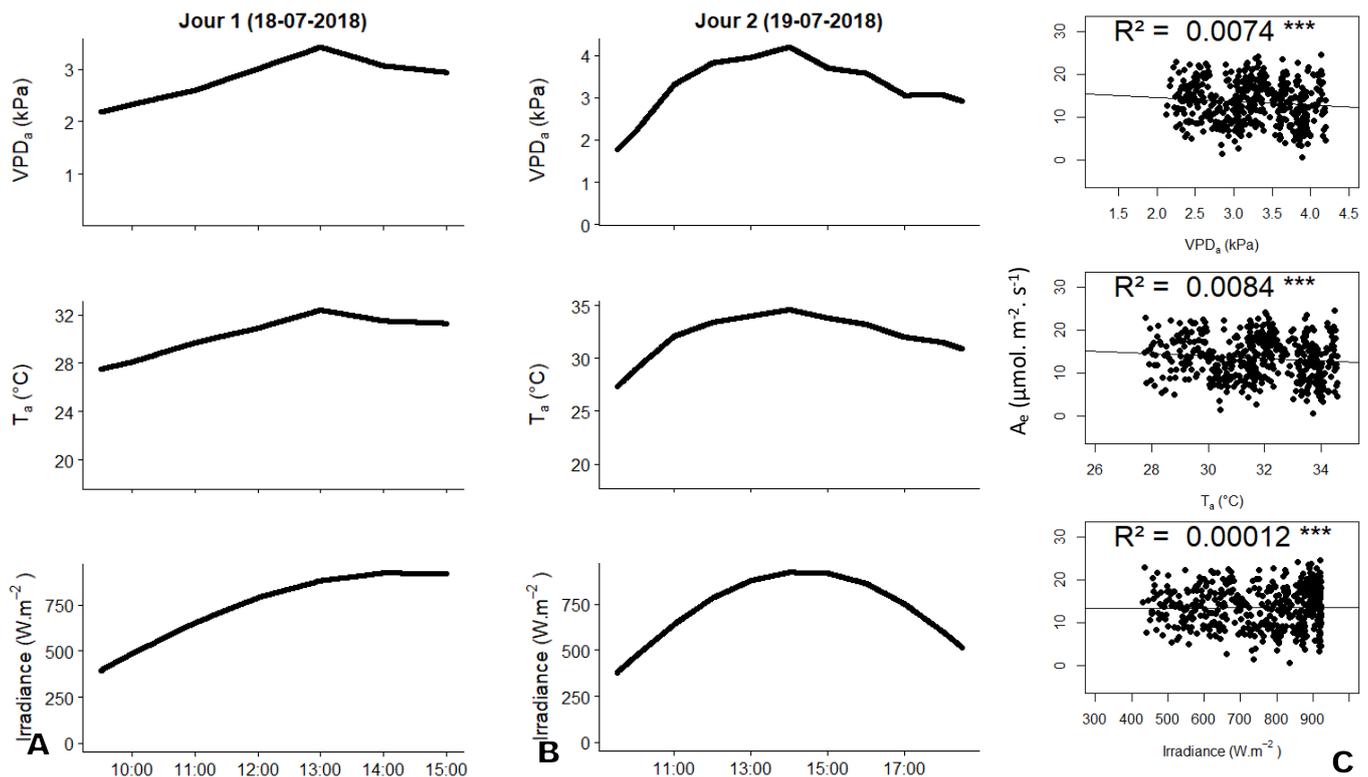


Figure 21. Impact des conditions climatiques sur la session de mesure d'IPL. Les Données climatiques du jour 1 (A) et du jour 2 (B) de la session de mesure IPL. Corrélation des données climatiques avec les valeurs de photosynthèse estimée sur les deux jours de mesures (C)

Des imprévus au cours de la première et seconde session de mesure ont allongé la longueur de la seconde session. Au lieu de commencer à 10h pour finir à 15h comme escompté, celle-ci a dû se prolonger jusqu'à 18h. Il est alors impossible de considérer que les conditions climatiques ont été semblable tout au long des deux sessions de mesures. Comme les Figure 21.A et B le montre, les valeurs de VPD atmosphérique, d'Irradiance et de Température atmosphérique ont évolué tout au long de la journée. Cependant, les valeurs de photosynthèse estimées à partir de l'IPL ne sont pas corrélée à ces valeurs climatiques comme le montrent les graphiques de la figure Figure 21.C, le R^2 de la photosynthèse estimée avec les variables climatiques est inférieur à 0.009.

3.3.3 Etude des modèles linéaires et héritabilité

A partir des données issues des mesures d'IPL, différents effets ont été testés par modèle linéaire mixte. Le principal objectif de cette approche est de tester l'effet génotype comme effet aléatoire afin de déterminer l'héritabilité au sens large H^2 . Par ailleurs, l'interaction de l'effet génotype et scénario a également été testée en tant qu'effet aléatoire. Les effets fixes suivant ont été testés : scénario, date et VPD_a . Chacun des modèles testés correspond à une combinaison différente d'effets testés. Le Tableau 5 présente les résultats de cette approche. Le modèle minimisant le BIC est le modèle intégrant un effet aléatoire du génotype et les effets fixes scénario et date. Ce modèle est associé à une héritabilité élevée de l'ordre de 0.48.

Tableau 5. Résultats complets des modèles linéaires mixtes sur le sous-ensemble contenant toutes des données des géotypes mesurés sur les 2 répétitions.

V_G la variance génotypique, $V_{G \times S}$ la variabilité de l'interaction entre géotype et environnement, V_R la variance résiduelle, H^2 l'héritabilité au sens large, H^2_i l'héritabilité de l'interaction entre géotype et environnement.

ID	Modèle	V_G	$V_{G \times S}$	V_R	BIC	H^2	H^2_i
1	$A_e \sim (1 G)$	2,30E-02		24,8	1207	3,7E-03	
2	$A_e \sim (1 G) + S$	3,08		13,4	1122	0,48	
3	$A_e \sim (1 G) + D$	1,82E-01		23,1	1197	3,0E-02	
4	$A_e \sim (1 G) + VPD_a$	9,92E-17		24,8	1210	1,6E-17	
5	$A_e \sim (1 G) + S + D$	2,98		12,8	1117	0,48	
6	$A_e \sim (1 G) + S + VPD_a$	2,98		13,3	1124	0,47	
7	$A_e \sim (1 G) + D + VPD_a$	5,50E-01		22,4	1197	8,9E-02	
8	$A_e \sim (1 G) + S + D + VPD_a$	3,00		12,9	1120	0,48	
9	$A_e \sim (1 G) + S + (1 S:G)$	2,84	7,43E-01	12,9	1127	0,47	0,588
10	$A_e \sim (1 G) + S + (1 S:G) + VPD_a$	2,54	1,36	12,4	1128	0,45	0,532
11	$A_e \sim (1 G) + S + (1 S:G) + VPD_a + D$	2,67	9,80E-01	12,2	1125	0,47	0,570

Tableau 6. Résultats des modèles linéaires mixtes appliqués à différents sous-ensembles de données.

All200 correspond au sous-ensemble contenant tous les arbres mesurés. All50 correspond à l'ensemble des géotypes mesurés sur les 2 répétitions. WW50 correspond aux individus WW des géotypes mesurés sur les deux répétitions. WS50 idem pour les WS.

ID	Modèle	V_G	V_R	BIC	H^2
All200	$A_e \sim (1 G) + S + D$	1,92	15,6	2877	0,20
All50	$A_e \sim (1 G) + S + D$	2,98	12,8	1117	0,48
WW50	$A_e \sim (1 G)$	3,0	14	573	0,30
WS50	$A_e \sim (1 G) + D + VPD_a$	6,9	7,4	543	0,65

Le Tableau 6 montre que la considération d'un plus grand nombre de géotypes sans répéter les points de mesure ne permet pas d'obtenir une meilleure héritabilité. Par ailleurs, l'héritabilité associée au sous-ensemble WW50 est plus faible que celle associée à WS50 mais aussi all50. La meilleure héritabilité et variabilité génétique est obtenue pour WS50 avec un modèle intégrant un effet géotype aléatoire et un effet fixe date et VPD_a .

3.3.4 Corrélation entre bas et haut-débit - IPL, BLUP & Assimilation nette

A partir des BLUPS extraits du modèle linéaire mixte, des moyennes génotypiques corrigées de l'effet résiduel et des autres effets fixes peuvent être calculées. Celles-ci ont été tracées en fonction des moyennes calculées à partir des A_n mesurée pour chaque géotype (cf. Figure 22).

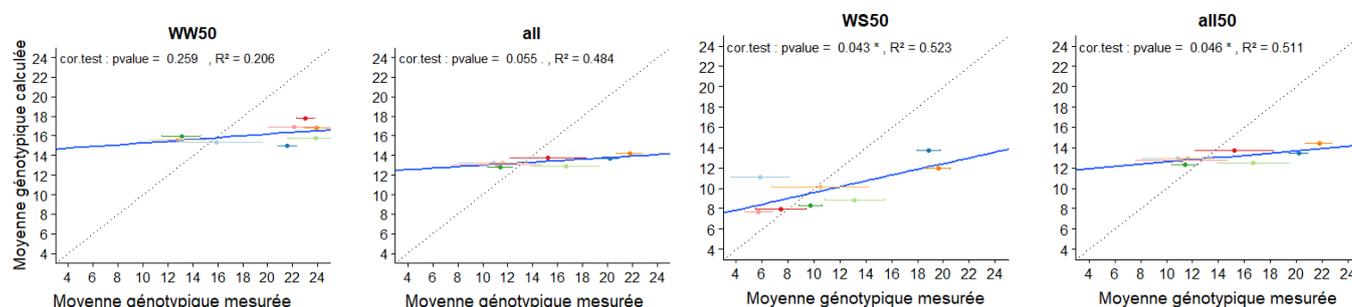


Figure 22. Corrélation des moyennes génotypiques de photosynthèse calculées à l'aide du modèle linéaire mixte et des valeurs mesurées pour la session 3 de la saison 2018, c'est-à-dire la session de mesure à bas-débit la plus proche des dates de mesure de l'I_{PL}. Les barres d'erreurs verticales correspondent aux erreurs types associées à chaque moyenne génotypique mesurée.

En trait bleu plein est tracée la régression linéaire des deux types moyennes génotypiques. En trait pointillé est représentée la bissectrice de pente égale à 1 et d'ordonnée à l'origine nulle.

Pour chaque graphique, les moyennes dites « mesurées » ont été calculées sur le sous-ensemble de mesures pertinent : pour les deux graphiques all et all50, les moyennes ont été calculées à partir de tous les points de mesure de la session 3 (la session la plus proche). Tandis que pour les graphiques WS50 et WW50, les moyennes ont été calculées respectivement à partir des valeurs des WS et WW.

Les moyennes génotypiques, calculées à partir des 4 sous-ensembles, sont beaucoup moins dispersées que les moyennes mesurées, comme en témoigne la régression linéaire plus horizontale que la bissectrice des axes. La corrélation est significative statistiquement pour 2 des graphiques de la *Figure 22*, le WS50 et all50, les deux sous-ensembles de données à partir desquels les meilleures héritabilités ont été estimées.

4 Discussion

4.1 Caractérisation des stratégies de réponse au déficit hydrique.

4.1.1 Isohydrie et anisohydrie au sein des génotypes.

En regardant plus globalement les g_{sw} des 8 génotypes, différentes stratégies se distinguent. La majorité des génotypes, en réponse au déficit hydrique ferment leurs stomates jusqu'à atteindre un palier du niveau de fermeture proche de zéro. C'est le cas des génotypes X0972, X1960, X2640 et X1894. Cette stratégie permet aux arbres d'augmenter l'efficacité de l'utilisation de l'eau, puisque, comme nous le montre la *Figure 16*, la WUE et la g_{sw} sont corrélées négativement. Cependant, la WUE_i est également corrélée négativement à l'A_n. En limitant les pertes en eau en réaction au déficit hydrique, ces génotypes réduisent leur activité photosynthétique. Ils présentent ainsi une tendance **isohydrique**.

Les génotypes X0337 et X6917, à l'inverse montrent moins de contrôle stomatique. Leurs stomates restent ouverts à un niveau assez important, ce qui leur permet de maintenir un niveau de photosynthèse plus élevé que les autres génotypes. Ils présentent ainsi une tendance **anisohydrique**.

X4681 et X0036 présente un comportement plus difficile à interpréter. Leur niveau de conductance stomatique est très faible tout au long de la saison et peu de différence entre les WS et WW (à l'exception de la session 5 pour X4681). La WUE_i et l'A_n de ses deux génotypes ne varient pas de façon significative pour les deux génotypes au long de la saison et entre les WW et WS (encore une fois à l'exception de la session 5 pour X4681). Ils sont tous les deux parmi les génotypes les moins impactés par le déficit hydrique. Cette fermeture des stomates avant même que le déficit hydrique édaphique ne s'instaure a peut-être pu limiter son établissement.

La fermeture des stomates est une stratégie particulièrement intéressante pour limiter les effets du déficit hydrique puisque pour une valeur donnée de g_{sw} la conductance stomatique pour le CO₂ (g_{sc}) est supérieure. Ainsi, les pertes en eau sont plus rapidement limitées que l'A_n (Pellegrino et al., 2006).

4.1.2 Charge en fruit et vigueur.

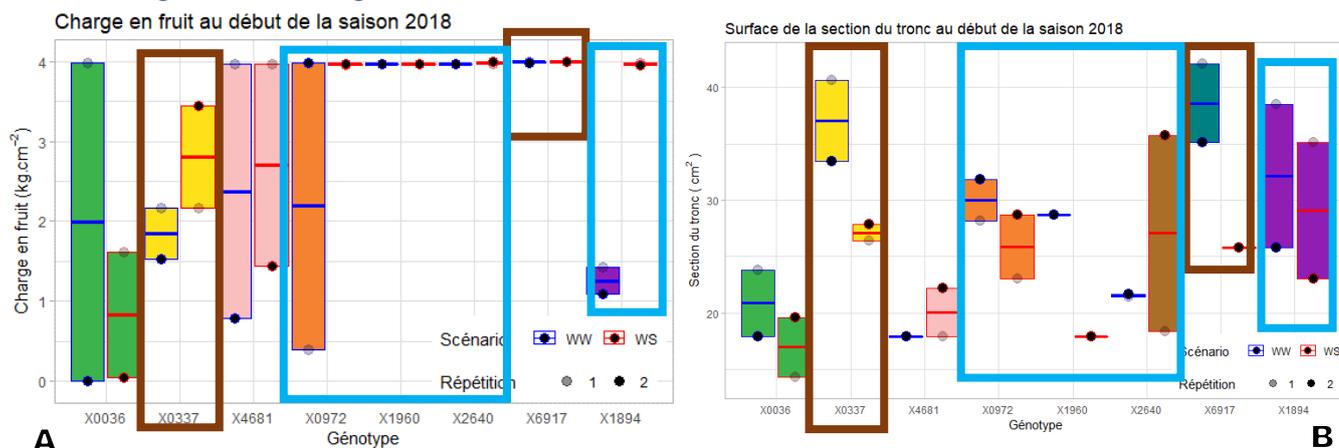


Figure 23. Charge en fruits (A) et surface de section de tronc (B) de chacun des génotypes étudiés au début de la saison 2018. Les rectangles brun foncé marquent les génotypes identifiés comme isohydriques. Les rectangles bleu clair marquent les génotypes identifiés comme anisohydriques.

Une tendance est particulièrement marquante lorsqu'on regarde les charges en fruit au début de la saison 2018 (cf. *Figure 23.A*), tous les WS des arbres auquel une tendance isohydrique a été attribuée

(identifiés en *Figure 23* par des rectangles bruns) étaient au niveau visé de charge en fruit. Ils ont ainsi présenté ce comportement bien qu'ils aient porté des fruits. Quant aux deux génotypes auxquels ont été attribués une tendance anisohydrique (identifiés en *Figure 23* par des rectangles bruns), X6917 était également aux objectifs de charge en fruit, mais pas ni les WS ni les WW de X0337. Cet élément tend à confirmer que le comportement anisohydrique de X0337 peut être attribué à un effet génotypique et pas à un effet puit de carbone. Il aurait sans doute pu être renforcé par une charge en fruits normale.

Ensuite, la *Figure 23.B* donne une explication assez simple au faible niveau de stress hydrique, marqué par un Ψ_B peu négatif, du génotype X0036. En effet, les surfaces de la section des troncs de différents individus sont parmi les plus faibles des génotypes comparés. L'hypothèse peut être posée que ces arbres ont ainsi bien moins prélevé d'eau dans le sol que les autres génotypes, d'autant plus que ce génotype garde visiblement ses stomates à un niveau d'ouverture faible.

4.2 Commentaire sur l'approche haut-débit.

4.2.1 Prépondérance du niveau d'activité des photosystèmes sur l'ouverture des stomates.

Les corrélations de l' I_{PL} avec ses deux composantes P_{K_O/K_C} et ΔT présentés en *Figure 18* ont tendance à montrer que P_{K_O/K_C} , c'est-à-dire le fonctionnement des photosystèmes II tient un rôle plus important dans l' A_n que l'ouverture des stomates (Ni, Pallardy, 1992). Ceci a tendance à confirmer ce qui a été affirmé plus tôt : la fermeture des stomates impacte de moindre façon les échanges gazeux photosynthétique de par le fait que la g_{sc} est toujours supérieure à la g_{sw} et que d'autres facteurs de limitation de la photosynthèse peuvent intervenir.

4.2.2 De l'héritabilité de la photosynthèse estimée.

Les valeurs d'héritabilité obtenues en *Tableau 6* révèlent que l'héritabilité de l' A_e est plus importante pour des arbres soumis à un stress hydrique (WS entre la session 2 et 3) que pour des arbres en conditions irriguées (WW). Ceci tendrait à signifier qu'alors que les génotypes de pommiers ont tendance à se comporter de façon similaire en condition optimale, les génotypes répondent de façon variée à un déficit hydrique modérés. L' I_{PL} semble ainsi être un bon indicateur de la réponse des arbres au déficit hydrique.

Par ailleurs, le fait que des valeurs d'héritabilité si élevées aient pu être obtenues malgré l'étalement de la session de mesure, et en intégrant le VPD_a , dans le modèle est très encourageant pour son utilisation au champ. En effet, au-delà de sa rapidité (la mesure est 3 à 5 fois plus rapide à réaliser que la mesure d' A_n usuelle), la possibilité d'étaler les mesures sur toute la journée confère véritablement à ce proxy la possibilité d'être intégré à une approche complète haut débit.

Cependant, pour une analyse complète, l' I_{PL} seul ne peut pas suffire. Le niveau de stress étant difficilement contrôlable au champ, celui-ci pourrait être corrélé à une autre caractéristique de l'arbre comme sa vigueur (comme observé sur *Figure 23* pour X0036). Une telle étude devrait ainsi intégrer des indices de végétation comme le NDVI, acquis par imagerie de télédétection (Berni et al., 2009) pour être complète et permettre l'identification d'idéotypes intéressants.

4.3 Limites de ces expérimentations.

4.3.1 De la difficulté d'établir des niveaux de stress comparables au champ.

L'une des principales limites de cette étude est la diversité des niveaux de déficits hydriques de sol et donc de stress hydriques atteints au cours de l'expérimentation. Celle-ci peut-être un atout pour explorer la diversité des mécanismes de la réponse au déficit hydrique et établir des corrélations entre les différentes variables écophysiological (comme cela a été présenté en *Figure 16*). Néanmoins, elle rend très ardue la comparaison des génotypes à des niveaux de stress équivalents. Une solution partielle aurait pu être de comparer les génotypes non pas au sein d'une session mais à des valeurs de Ψ_B équivalent. Cependant,

l'irrégularité des données climatiques d'une session à l'autre aurait alors posé problème, et limite la pertinence de ce regard sur les données

4.3.2 Effet temporel., opérateur et outil.

Une source d'inquiétude quant à la répétabilité des mesures a résulté de la durée nécessaire à la récolte de certaines d'entre-elles. Cependant, des tests de corrélations (non présentés) entre les valeurs mesurées et l'heure d'acquisition de ses données n'ont montré aucune corrélation entre les deux.

Une seconde source de défaut de répétabilité a été l'utilisation de différents outils de mesure pour l'acquisition de données et l'implication de différents opérateurs. Des tests de Student réalisés pour chaque variable mesurée par différents utilisateurs ont révélé une différence significative entre les opérateurs pour les Ψ_B pour la majorité des sessions et les potentiels hydriques mesurés à midi pour la première session (non représenté). A l'inverse, les valeurs relevées par les deux LICOR lors de la session 2 ne se distinguent pas de façon significative. Cependant, le plan d'acquisition de données a été conçu pour éviter de recouper un éventuel effet opérateur avec un effet répétition.

Conclusion :

Les réponses du pommier ont été caractérisées et le glissement des méthodes de phénotypage fonctionnel vers le haut-débit pour évaluer étendue de la diversité génétique a été amorcé. Les caractères étudiés se sont révélés hautement héritables. Un passage à la sélection semble ainsi envisageable à terme et dans l'optique de créer nouvelles variétés prêtes à faire face au changement climatique, ou au minimum pour évaluer les variétés existantes.

Cette étude a permis de caractériser trois types de stratégies au sein de la collection : 4 génotypes à tendance isohydrique fermant leurs stomates en réponse au déficit hydrique modéré, 2 génotypes à tendances anisohydrique privilégiant le maintien d'une activité photosynthétique forte (dont un pour lequel cette tendance est visible malgré une charge en fruits réduite) et 2 génotypes présentant un niveau d'ouverture des stomates limité avant même que le déficit soit installé.

La capacité de l' I_{PL} à s'inscrire dans une démarche de phénotypage haut-débit à aussi été confirmé par une haute héritabilité des valeurs de photosynthèse estimée en état de déficit hydrique modéré. Ces valeurs sont d'autant plus encourageantes qu'elles ont été obtenues dans un contexte climatique variable.

Combinée avec les indices de végétations étudiés en ce moment même par l'équipe AFEF, une caractérisation de l'ensemble de la core-collection de Mauguio sera bientôt réalisée. Ces données pourront alors être intégrées au sein d'une analyse de génétique d'association afin de déterminer les régions du génome impliquées dans les mécanismes de réponses étudiés.

Packages R utilisés. ggplot2, GGally, cowplot, sclaes, ggrepel, ggpmisc, ggdag ,readr, readxl et xlsx , hms, stringr, forcats, plyr et dplyr. lmer, car, gtools, multcompView, Metrics et sciplo

Références bibliographiques.

AKAIKE, Hirotugu, 1998. Information Theory and an Extension of the Maximum Likelihood Principle. In : *Selected Papers of Hirotugu Akaike* [en ligne]. S.l. : Springer, New York, NY. Springer Series in Statistics. p. 199-213. [Consulté le 17 août 2018]. ISBN 978-1-4612-7248-9. Disponible à l'adresse : https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-1694-0_15.

AMIGUES, J.P., DEBAEKE, P., ITIER, B., LEMAIRE, G., SEGUIN, B., TARDIEU, Francois et THOMAS, A., 2006. *Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport*, INRA. S.l. INRA.

ARAUS, José Luis et CAIRNS, Jill E., 2014. Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier. In : *Trends in Plant Science*. janvier 2014. Vol. 19, n° 1, p. 52-61. DOI 10.1016/j.tplants.2013.09.008.

BAKER, Neil R., 2008. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. In : *Annual Review of Plant Biology*. juin 2008. Vol. 59, n° 1, p. 89-113. DOI 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759.

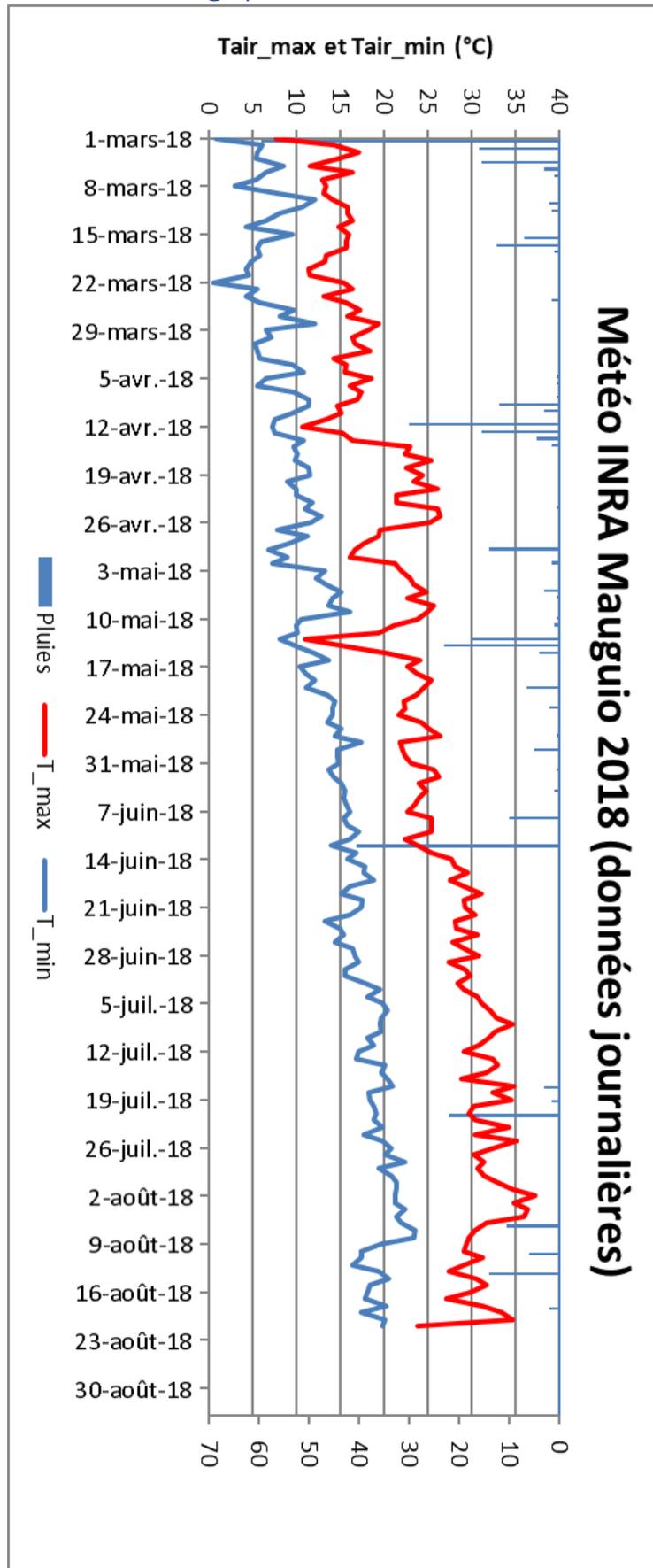
BASSETT, Carole L., 2013. Water Use and Drought Response in Cultivated and Wild Apples. In : VAHDATI, Kourosh (éd.), *Abiotic Stress - Plant Responses and Applications in Agriculture* [en ligne]. S.l. : InTech. [Consulté le 29 juin 2018]. ISBN 978-953-51-1024-8. Disponible à l'adresse : <http://www.intechopen.com/books/abiotic-stress-plant-responses-and-applications-in-agriculture/water-use-and-drought-response-in-cultivated-and-wild-apples>.

BATES, Douglas M., 2010. lme4: Mixed-effects modeling with R. In : . 25 juin 2010. p. 145.

- BERNI, J., ZARCO-TEJADA, P.J., SUAREZ, L. et FERRERES, E., 2009. Thermal and Narrowband Multispectral Remote Sensing for Vegetation Monitoring From an Unmanned Aerial Vehicle. In : *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*. mars 2009. Vol. 47, n° 3, p. 722-738. DOI 10.1109/TGRS.2008.2010457.
- BOESE, Sven, JUNG, Martin, CARVALHAIS, Nuno et REICHSTEIN, Markus, 2017. The importance of radiation for semiempirical water-use efficiency models. In : *Biogeosciences*. 22 juin 2017. Vol. 14, n° 12, p. 3015-3026. DOI 10.5194/bg-14-3015-2017.
- BROWN, A. H. D., 1989. Core collections: a practical approach to genetic resources management. In : *Genome*. 15 janvier 1989. Vol. 31, n° 2, p. 818-824. DOI 10.1139/g89-144.
- CABRERA-BOSQUET, Llorenç, FOURNIER, Christian, BRICHET, Nicolas, WELCKER, Claude, SUARD, Benoît et TARDIEU, François, 2016. High-throughput estimation of incident light, light interception and radiation-use efficiency of thousands of plants in a phenotyping platform. In : *New Phytologist*. octobre 2016. Vol. 212, n° 1, p. 269-281. DOI 10.1111/nph.14027.
- COULOUMA, Guillaume, 2014. *Rapport expertise définitif parcelle « Pommiers »*. Rapport d'expertise. S.I. LISAH (Laboratoire d'Etude des Interactions entre Sol-Agrosystème-Hydrosystème).
- COUPEL-LEDRU, Aude, LEBON, Éric, CHRISTOPHE, Angélique, DOLIGEZ, Agnès, CABRERA-BOSQUET, Llorenç, PÉCHIER, Philippe, HAMARD, Philippe, THIS, Patrice et SIMONNEAU, Thierry, 2014. Genetic variation in a grapevine progeny (*Vitis vinifera* L. cvs Grenache×Syrah) reveals inconsistencies between maintenance of daytime leaf water potential and response of transpiration rate under drought. In : *Journal of Experimental Botany*. novembre 2014. Vol. 65, n° 21, p. 6205-6218. DOI 10.1093/jxb/eru228.
- DACCORD, Nicolas, CELTON, Jean-Marc, LINSMITH, Gareth, BECKER, Claude, CHOISNE, Nathalie, SCHIJLEN, Elio, VAN DE GEEST, Henri, BIANCO, Luca, MICHELETTI, Diego, VELASCO, Riccardo, DI PIERRO, Erica Adele, GOUZY, Jérôme, REES, D Jasper G, GUÉRIF, Philippe, MURANTY, Hélène, DUREL, Charles-Eric, LAURENS, François, LESPINASSE, Yves, GAILLARD, Sylvain, AUBOURG, Sébastien, QUESNEVILLE, Hadi, WEIGEL, Detlef, VAN DE WEG, Eric, TROGGIO, Michela et BUCHER, Etienne, 2017. High-quality de novo assembly of the apple genome and methylome dynamics of early fruit development. In : *Nature Genetics*. 5 juin 2017. Vol. 49, n° 7, p. 1099-1106. DOI 10.1038/ng.3886.
- DARBYSHIRE, Rebecca, FARRERA, Isabelle, MARTINEZ-LÜSCHER, Johann, LEITE, Gabriel Berenhauer, MATHIEU, Vincent, EL YAACOUBI, Adnane et LEGAVE, Jean-Michel, 2017. A global evaluation of apple flowering phenology models for climate adaptation. In : *Agricultural and Forest Meteorology*. juin 2017. Vol. 240-241, p. 67-77. DOI 10.1016/j.agrformet.2017.03.021.
- DIASCOPE, 2017. Unité Expérimentale DIASCOPE - Diaphen. In : [en ligne]. 2 octobre 2017. [Consulté le 14 août 2018]. Disponible à l'adresse : <https://www6.montpellier.inra.fr/diascope/DIASCOPE/Diaphen>.
- EDWARDS, David, BATLEY, Jacqueline et SNOWDON, Rod J., 2013. Accessing complex crop genomes with next-generation sequencing. In : *Theoretical and Applied Genetics*. janvier 2013. Vol. 126, n° 1, p. 1-11. DOI 10.1007/s00122-012-1964-x.
- FRANCEAGRIMER, Eric, 2016. *Facteurs de compétitivité sur le marché international des fruits et légumes. Le marché mondial de la pomme*. S.I.
- GIORGI, F., 2006. Climate change hot-spots. In : *Geophysical Research Letters* [en ligne]. 2006. Vol. 33, n° 8. [Consulté le 8 août 2018]. DOI 10.1029/2006GL025734. Disponible à l'adresse : <http://doi.wiley.com/10.1029/2006GL025734>.
- GIORGI, Filippo et LIONELLO, Piero, 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. In : *Global and Planetary Change*. septembre 2008. Vol. 63, n° 2-3, p. 90-104. DOI 10.1016/j.gloplacha.2007.09.005.
- IPCC, 2014. *Climate Change 2014 Synthesis Report Summary for Policymakers*. S.I. Intergovernmental Panel on Climate Change.
- IWGSC, The International Wheat Genome Sequencing, 2018. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. In : *Science*. 17 août 2018. Vol. 361, n° 6403, p. eaar7191. DOI 10.1126/science.aar7191.
- LASSOIS, Ludivine, DENANCÉ, Caroline, RAVON, Elisa, GUYADER, Arnaud, GUISNEL, Rémi, HIBRAND-SAINT-OYANT, Laurence, PONCET, Charles, LASSERRE-ZUBER, Pauline, FEUGÉY, Laurence et DUREL, Charles-Eric, 2016. Genetic Diversity, Population Structure, Parentage Analysis, and Construction of Core Collections in the French Apple Germplasm Based on SSR Markers. In : *Plant Molecular Biology Reporter*. août 2016. Vol. 34, n° 4, p. 827-844. DOI 10.1007/s11105-015-0966-7.
- LOPEZ, Gerardo, PALLAS, Benoît, MARTINEZ, Sébastien, LAURI, Pierre-Éric, REGNARD, Jean-Luc, DUREL, Charles-Éric et COSTES, Evelyne, 2015. Genetic Variation of Morphological Traits and Transpiration in an Apple Core Collection under Well-Watered Conditions: Towards the Identification of Morphotypes with High Water Use Efficiency. In : HAN, Yuepeng (éd.), *PLOS ONE*. 30 décembre 2015. Vol. 10, n° 12, p. e0145540. DOI 10.1371/journal.pone.0145540.
- LOSCIALE, Pasquale, MANFRINI, Luigi, MORANDI, Brunella, PIERPAOLI, Emanuele, ZIBORDI, Marco, STELLACCI, Anna Maria, SALVATI, Luca et CORELLI GRAPPADELLI, Luca, 2015. A multivariate approach for assessing leaf photo-assimilation performance using the I_{PL} index. In : *Physiologia Plantarum*. août 2015. Vol. 154, n° 4, p. 609-620. DOI 10.1111/pp1.12328.
- LUDLOW, M.M. et MUCHOW, R.C., 1990. A Critical Evaluation of Traits for Improving Crop Yields in Water-Limited Environments. In : *Advances in Agronomy*. 1 janvier 1990. Vol. 43, p. 107-153. DOI 10.1016/S0065-2113(08)60477-0.
- MASSONNET, C., COSTES, E., RAMBAL, S., DREYER, E. et REGNARD, J. L., 2007. Stomatal Regulation of Photosynthesis in Apple Leaves: Evidence for Different Water-use Strategies between Two Cultivars. In : *Annals of Botany*. 19 septembre 2007. Vol. 100, n° 6, p. 1347-1356. DOI 10.1093/aob/mcm222.
- MULLER, Dominique, 2016. Modèles à effets mixtes (sous R). In : [en ligne]. S.I. 2016. [Consulté le 17 août 2018]. Disponible à l'adresse : http://webcom.upmf-grenoble.fr/LIP/Perso/DMuller/M2R/R_et_Mixed/diapos/ModelesMixtes2016.pdf.
- NI, B.-R. et PALLARDY, S. G., 1992. Stomatal and Nonstomatal Limitations to Net Photosynthesis in Seedlings of Woody Angiosperms. In : *PLANT PHYSIOLOGY*. 1 août 1992. Vol. 99, n° 4, p. 1502-1508. DOI 10.1104/pp.99.4.1502.
- PANTIN, Florent, MONNET, Fabien, JANNAUD, Dorothee, COSTA, Joaquim Miguel, RENAUD, Jeanne, MULLER, Bertrand, SIMONNEAU, Thierry et GENTY, Bernard, 2013. The dual effect of abscisic acid on stomata. In : *New Phytologist*. janvier 2013. Vol. 197, n° 1, p. 65-72. DOI 10.1111/nph.12013.
- PELLEGRINO, A., GOZÉ, E., LEBON, E. et WERY, J., 2006. A model-based diagnosis tool to evaluate the water stress experienced by grapevine in field sites. In : *European Journal of Agronomy*. 1 juillet 2006. Vol. 25, n° 1, p. 49-59. DOI 10.1016/j.eja.2006.03.003.
- PRETORIUS, Jeremia J.B. et WAND, Stephanie J.E., 2003. Late-season stomatal sensitivity to microclimate is influenced by sink strength and soil moisture stress in 'Braestar' apple trees in South Africa. In : *Scientia Horticulturae*. avril 2003. Vol. 98, n° 2, p. 157-171. DOI 10.1016/S0304-4238(02)00209-1.
- REYNOLDS, Daniel, BARET, Frederic, WELCKER, Claude, BOSTROM, Aaron, BALL, Joshua, CELLINI, Francesco, LORENCE, Argelia, CHAWADE, Aakash, KHAFIF, Mehdi, NOSHITA, Koji, MUELLER-LINOW, Mark, ZHOU, Ji et TARDIEU, François, 2018. What is cost-efficient phenotyping? Optimizing costs for different scenarios. In : *Plant Science* [en ligne]. juillet 2018. [Consulté le 7 août 2018]. DOI 10.1016/j.plantsci.2018.06.015. Disponible à l'adresse : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0168945217311482>.
- SCHULTZ, H. R., 2003. Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. In : *Plant, Cell and Environment*. août 2003. Vol. 26, n° 8, p. 1393-1405. DOI 10.1046/j.1365-3040.2003.01064.x.
- TARDIEU, F., 2012. Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. In : *Journal of Experimental Botany*. 1 janvier 2012. Vol. 63, n° 1, p. 25-31. DOI 10.1093/jxb/err269.
- TARDIEU, François et SIMONNEAU, Thierry, 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. In : *Journal of Experimental Botany*. 1 mars 1998. Vol. 49, n° 90001, p. 419-432. DOI 10.1093/jexbot/49.suppl_1.419.
- TURNER, Neil C., 2018. Turgor maintenance by osmotic adjustment: 40 years of progress. In : *Journal of Experimental Botany*. 6 juin 2018. Vol. 69, n° 13, p. 3223-3233. DOI 10.1093/jxb/ery181.
- VAN EEUWIJK, Fred, BUSTOS-KORTS, Daniela, MILLET, Emilie J., BOER, Martin, KRUIJER, Willem, THOMPSON, Addie, MALOSETTI, Marcos, IWATA, Hiroyoshi, QUIROZ, Roberto, KUPPE, Christian, MULLER, Onno, BLAZAKIS, Konstantinos N., YU, Kang, TARDIEU, Francois et CHAPMAN, Scott, 2018. Modelling strategies for assessing and increasing the effectiveness of new phenotyping techniques in plant breeding. In : *Plant Science* [en ligne]. juin 2018. [Consulté le 22 août 2018]. DOI 10.1016/j.plantsci.2018.06.018. Disponible à l'adresse : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0168945217311548>.
- WHITE, Jeffrey W., ANDRADE-SANCHEZ, Pedro, GORE, Michael A., BRONSON, Kevin F., COFFELT, Terry A., CONLEY, Matthew M., FELDMANN, Kenneth A., FRENCH, Andrew N., HEUN, John T., HUNSAKER, Douglas J., JENKS, Matthew A., KIMBALL, Bruce A., ROTH, Robert L., STRAND, Robert J., THORP, Kelly R., WALL, Gerard W. et WANG, Guangyao, 2012. Field-based phenomics for plant genetics research. In : *Field Crops Research*. juillet 2012. Vol. 133, p. 101-112. DOI 10.1016/j.fcr.2012.04.003.

Annexes

Annexe 1. Suivi météorologique de 2018.



Annexe 2. Plan détaillé de la collection.

borne irrigation											Nord			
											Sud			
ww		ws	ww		ws	ww		ws	ww		ws			
délai des poteaux !														
1		2	3		4	5		6	7		8	9		10
1	X0036	X0036	X6468	X6468	X8743	X8743	X1556	X1556	X8939	X8939	X8939	X8939	X8939	1
2	X0048	X0048	X6471	X6471	X8746	X8746	X8398	X8398	X8386	X8386	X8386	X8386	X8386	2
3	X0156	X0156	X6518	X6518	X8749	X8749	X1180	X1180	X9391	X9391	X9391	X9391	X9391	3
4	X0337	X0337	X6905	X6905	X8750	X8750	X8415	X8415	X1225	X1225	X1225	X1225	X1225	4
5	X0342	X0342	X6917	X6917	X8751	X8751	X1344	X1344	X8220	X8220	X8220	X8220	X8220	5
6	X0344	X0344	X6918	X6918	X8933	X8933	X2361	X2361	X8751	X8751	X8751	X8751	X8751	6
7	X0352	X0352	X6920	X6920	X8934	X8934	X0972	X0972	X6917	X6917	X6917	X6917	X6917	7
8	X0380	X0380	X7195	X7195	X8937	X8937	X1314	X1314	X8215	X8215	X8215	X8215	X8215	8
9	X0395	X0395	X7197	X7197	X8939	X8939	X8404	X8404	X8740	X8740	X8740	X8740	X8740	9
10	Golden01	X0404	X7199	X7199	X8972	X8972	X4442	X4442	X8411	X8411	X8411	X8411	X8411	10
11	X0421	X0421	X7200	X7200	X9080	X9080	X9256	X9256	X1239	X1239	Golden11	X1239	X1239	11
12	X0468	X0468	X7203	X7203	X9090	X9090	X0700	X0700	X1071	X1071	X1071	X1071	X1071	12
13	X0522	X0522	X7204	X7204	X9115	X9115	X9153	X9153	X4681	X4681	X4681	X4681	X4681	13
14	X0585	X0585	X7358	X7358	X9118	X9118	X4915	X4915	X0036	X0036	X0036	X0036	X0036	14
15	X0591	X005HD	X7759	X7759	X9122	X9122	X8933	X8933	X1307	X1307	X1307	X1307	X1307	15
16	X0599	X0599	X8199	X8199	X9124	X9124	X2104	X2104	X8200	X8200	X8200	X8200	X8200	16
17	X001HD	X0600	X8200	X8200	X9128	X9128	X4004	X4004	X1077	X1077	X1077	X1077	X1077	17
18	X0640	X0640	X8201	X8201	X9130	X9130	X8972	X8972	X8743	X8743	X8743	X8743	X8743	18
19	X0666	X0666	X8202	X8202	X9148	X9148	X1076	X1076	X8937	X8937	X8937	X8937	X8937	19
20	X0667	X0667	X8203	X8203	X9151	X9151	X2318	X2318	X2949	X2949	X2949	X2949	X2949	20
21	X0695	X0695	X8209	X8209	X9152	X9152	X1705	X1705	X8396	X8396	X8396	X8396	X8396	21
22	X0700	X0700	X8211	X8211	X9153	X9153	X8227	X8227	X0968	X0968	X0968	X0968	X0968	22
23	X0710	X0710	X8212	X8212	X9166	X9166	X1212	X1212	X8692	X8692	X8692	X8692	X8692	23
24	X0778	X0778	X8214	X8214	X9171	X9171	X8713	X8713	X0421	X0421	X0421	X0421	X0421	24
25	X0849	X0849	X8215	X8215	X9176	X9176	X2316	X2316	X8706	X8706	X8706	X8706	X8706	25
26	X0942	X0942	X8218	X8218	X9177	X9177	X2320	X2320	X2428	X2428	X2428	X2428	X2428	26
27	X0960	X0960	X8220	X8220	X9179	X9179	X2302	X2302	X8247	X8247	X8247	X8247	X8247	27
28	X0968	X0968	X8222	X8222	X9185	X9185	X9252	X9252	X8732	X8732	X8732	X8732	X8732	28
29	X0972	X0972	X8223	X8223	X9186	X9186	X0352	X0352	X1682	X1682	X1682	X1682	X1682	29
30	X1064	X1064	X8224	X8224	X9190	X9190	X8223	X8223	X8405	X8405	X8405	X8405	X8405	30
31	X1071	X1071	X8226	X8226	X9191	X9191	X4898	X4898	X8228	X8228	X8228	X8228	X8228	31
32	X1076	X1076	X009HD	X8227	Golden09	X9202	X1095	X1095	X7203	X7203	X7203	X7203	X7203	32
33	X1077	X1077	X8228	X8228	X9234	X9234	X1363	X1363	X1552	X1552	X1552	X1552	X1552	33
34	X1095	X1095	X8229	X8229	X9246	X9246	X8214	X8214	X9234	X9234	Golden12	X9234	X9234	34
35	X1176	X1176	X8232	X8232	X9250	X9250	X8392	X8392	X0710	X0710	X0710	X0710	X0710	35
36	X1180	X1180	X8233	X8233	X9251	X9251	X8224	X8224	X8407	X8407	X8407	X8407	X8407	36
37	X1186	X1186	X8236	X8236	X9252	X9252	X1227	X1227	X1982	X1982	X1982	X1982	X1982	37
38	X1206	X1206	X8237	X8237	X9256	X9256	X9090	X9090	X8201	X8201	X8201	X8201	X8201	38
39	X1212	X1212	X8238	X8238	X9259	X9259	X9080	X9080	X8199	X8199	Golden13	X8199	X8199	39
40	Golden02	X1225	X8239	X8239	X9267	X9267	X8697	X8697	X8694	X8694	X8694	X8694	X8694	40
41	X002HD	X006HD	X8242	X8242	X9389	X9389	X0404	X0404	X8229	X8229	X8229	X8229	X8229	41
42	X1235	X1235	X8244	X8244	X9391	X9391	X9115	X9115	X8390	X8390	X8390	X8390	X8390	42
43	X003HD	X007HD	X8245	X8245	X9421	X9421	X8238	X8238	X016HD	X016HD	X9436	X9436	X9436	43
44	X1269	X1269	X8246	X8246	X012HD	X9429	X8719	X8719	X9429	X9429	X9429	X9429	X9429	44
45	X1301	X1301	X8247	X8247	X9433	X013HD	X9176	X9176	X0344	X0344	X0344	X0344	X0344	45
46	X1307	X1307	X8249	X8249	X9436	X9436	X8249	X8249	X6905	X6905	X017HD	X017HD	X017HD	46
47	X1314	X1314	X8250	X8250	X9437	X9437	X1846	X1846	X1206	X1206	X1206	X1206	X1206	47
48	X1344	X1344	X8252	X8252	X0898	X0898	X0695	X0695	X9185	X9185	X9185	X9185	X9185	48
49	X1363	Golden05	X8256	X8256	X8934	X8934	X8750	X8750	X9122	X9122	X9122	X9122	X9122	49
50	X1552	Golden06	X8380	X8380	X0942	X0942	X1269	X1269	X9166	X9166	X9166	X9166	X9166	50
51	X1556	X1556	X8381	X8381	X6208	X6208	X8203	X8203	X8232	X8232	X8232	X8232	X8232	51
52	X1560	X1560	X8383	X8383	X1618	X1618	X8717	X8717	X8381	X8381	X8381	X8381	X8381	52
53	X1618	X008HD	X8386	X8386	X9191	X9191	X0599	X0599	X8222	X8222	X8222	X8222	X8222	53
54	X1646	X1646	X8388	X8388	X8749	X8749	X0337	X0337	X7197	X7197	X7197	X7197	X7197	54
55	X1682	X1682	X8389	X8389	X8244	X8244	X0048	X0048	X2998	X2998	X2998	X2998	X2998	55
56	X1705	X1705	X8390	X8390	X8250	X8250	X2327	X2327	X7195	X7195	X7195	X7195	X7195	56
57	X1846	X1846	X8392	X8392	X8738	X8738	X8245	X8245	X4664	X4664	X4664	X4664	X4664	57
58	X1894	X1894	X8396	X8396	X1853	X1853	X7199	X7199	X8211	X8211	X8211	X8211	X8211	58
59	X1853	X1853	X8398	X8398	X6172	X6172	X0380	X0380	X6206	X6206	X6206	X6206	X6206	59
60	X004HD	X1960	X010HD	X8404	X8703	X8703	X8237	X8237	X9246	X9246	X9246	X9246	X9246	60
61	X1982	X1982	X8405	X8405	X9118	X9118	X8226	X8226	X9130	X9130	X9130	X9130	X9130	61
62	X2104	X2104	X8407	X8407	X9389	X9389	X9124	X9124	X8705	X8705	X8705	X8705	X8705	62
63	X2302	X2302	X8409	X8409	X9148	X9148	X8699	X8699	X8383	X8383	X8383	X8383	X8383	63
64	Golden03	X2313	X8411	X8411	X8737	X8737	X6918	X6918	X0395	X0395	X0395	X0395	X0395	64
65	X2316	X2316	X8412	X8412	X9152	X9152	X0522	X0522	X7759	X7759	X7759	X7759	X7759	65
66	X2317	X2317	X8414	X8414	X8691	X8691	X8739	X8739	X2323	X2323	X2323	X2323	X2323	66
67	X2318	X2318	X8415	X8415	X8380	X8380	X0591	X0591	X8723	X8723	Golden14	X8723	X8723	67
68	X2320	X2320	X8416	X8416	X8252	X8252	X8702	X8702	X2313	X2313	X2313	X2313	X2313	68
69	X2323	X2323	X8607	X8607	X9128	X9128	X4874	X4874	X2646	X2646	X2646	X2646	X2646	69
70	X2327	X2327	X8690	X8690	X8693	X8693	X9190	X9190	X8209	X8209	X8209	X8209	X8209	70
71	X2361	X2361	X8691	X8691	X0849	X0849	X014HD	X8202	X8202	X9267	X9267	X9267	X9267	71
72	X2428	X2428	X8692	X8692	X0585	X0585	X8412	X8412	X8236	X8236	X8236	X8236	X8236	72
73	X2430	X2430	X8693	X8693	X2621	X2621	X9437	X9437	X8607	X8607	X8607	X8607	X8607	73
74	X2621	X2621	X8694	X8694	X0898	X0898	X8388	X8388	X6171	X6171	X6171	X6171	X6171	74
75	X2640	X2640	X8697	X8697	X1646	X1646	X8212	X8212	X0666	X0666	X0666	X0666	X0666	75
76	X2646	X2646	X8698	X8698	X8698	X8698	X2953	X2953	X2317	X2317	X2317	X2317	X2317	76
77	X2698	X2698	X8699	X8699	X2783	X2783	X8718	X8718	X0778	X0778	X0778	X0778	X0778	77
78	X2775	X2775	X8702	X8702	X6920	X6920	X8690	X8690	X0667	X0667	X0667	X0667	X0667	78
79	X2783	X2783	X8703	X8703	X0640	X0640	X1176	X1176	X6354	X6354	X6354	X6354	X6354	79
80	X2949	X2949	X8705	X8705	X8218	X8218	X8710	X8710	X8233	X8233	X8233	X8233	X8233	80
81	X2953	X2953	X8706	X8706	X7204	X7204	X0430	X0430	X9177	X9177	X9177	X9177	X9177	81
82	X2998	X2998	X8710	X8710	X8724	X8724	X2640	X2640	X9151	X9151	X9151	X9151	X9151	82
83	X4004	X4004	Golden07	X8713	X0342	X0342	X8256	X8256	X9259	X9259	X9259	X9259	X9259	83
84	X4442	X4442	X8717	X8717	X8735	X8735	X1235	X1235	X6468	X6468	X6468	X6468	X6468	84
85	X4616	X4616	Golden08	X8718	X8734	X8734	X0156	X0156	X1560	X1560	X1560	X1560	X1560	85
86	X4664	X4664	X8719	X8719	X9250	X9250	X2640	X2640	X8242	X8242	X8242	X8242	X8242	86
87	X4681	X4681	X8723	X8723	X8726	X8726	X9186	X9186	X2775	X2775	X2775	X2775	X2775	87
88	X4874	X4874	X8724	X8724	X1960	X1960	X6194	X6194	X6471	X6471	X6471	X6471	X6471	88
89	X4898	X4898	X8726	X8726	X9171	X9171	X6518	X6518	X9179					

Annexe 3. Tableau des coefficients utilisés dans la relation d'allométrie utilisée pour calculer la surface foliaire

Rappel de formule utilisée : $Surface = A \times Longueur \times Largeur + B$

Génotype	B (m ²)	A	R ²	Erreur quadratique moyenne
Tous ensemble	1,81E-05	0,710	0,967	1,72E-04
X0036	-9,34E-06	0,717	0,987	1,08E-04
X0337	3,54E-05	0,706	0,988	1,07E-04
X0342	3,12E-05	0,706	0,973	1,65E-04
X0972	1,97E-05	0,715	0,993	1,11E-04
X1894	1,14E-05	0,709	0,975	1,35E-04
X1960	-5,80E-05	0,733	0,972	1,35E-04
X2640	-6,31E-05	0,736	0,981	1,21E-04
X4681	-6,39E-05	0,726	0,986	9,26E-05
X6917	9,44E-05	0,685	0,985	8,76E-05
X8232	2,15E-05	0,698	0,972	1,26E-04
X8717	6,32E-05	0,691	0,970	1,06E-04
X9234	4,82E-06	0,717	0,981	1,04E-04

Mots clefs.

Déficit hydrique, pommier, collection de diversité, phénotypage haut-débit, écophysiologie.

Résumé.

Une étude fine de l'évolution de variables écophysiologiques en réponse à un déficit hydrique modéré au champ a été réalisée sur un panel de 8 génotypes sélectionnés au sein d'une collection de diversité rassemblant 242 génotypes de pommiers à couteau. Cette étude bas-débit a servi de base pour calibrer une mesure haut débit d'un proxy de l'assimilation nette du CO₂, l'I_{PL}. Une fois calibré et validé, ce proxy a été utilisé sur un ensemble de 200 génotypes différents évaluer la diversité génotypique au sein de cette collection.

Ces travaux ont permis de distinguer 3 différentes stratégies de réponse au déficit hydrique parmi le panel de 8 génotypes. La capacité de l'I_{PL} à s'inscrire dans une démarche de phénotypage à haut débit a par ailleurs été confirmée. Une forte héritabilité de l'assimilation nette du CO₂ sous déficit hydrique modéré a ainsi pu être vérifiée.

Key-words.

Water deficit, apple tree, core-collection, high-throughput phenotyping, ecophysiology.

Abstract

An ecophysiological study of the response of 8 genotypes selected amongst a core-collection of 242 dessert apple tree to a moderate water deficit have been realised. This slow-throughput study has been used to calibrate and validate a high-throughput proxy of CO₂ net assimilation called I_{PL}. Once set, this proxy has been used on 200 different genotypes to test its capacity to assess the diversity amongst the collection.

These experiments allowed to discriminate between 3 different strategies of response to water deficit amongst the 8 genotypes. The I_{PL} capacity to be used for high-throughput phenotyping studies has been confirmed. A high heritability value for CO₂ net assimilation under moderate water deficit has been shown.