



HAL
open science

Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison Le réseau agroclimatique de l'INRA et la base associée de données

Inaki Garcia de Cortazar Atauri, Patrick Bertuzzi, Lucia Andreini, François
Madon, Jean Marc Audergon

► To cite this version:

Inaki Garcia de Cortazar Atauri, Patrick Bertuzzi, Lucia Andreini, François Madon, Jean Marc Audergon. Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison Le réseau agroclimatique de l'INRA et la base associée de données. [Contrat] 2013. hal-02809978

HAL Id: hal-02809978

<https://hal.inrae.fr/hal-02809978>

Submitted on 6 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.

Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques :
estimation des risques génétiques et géographiques liés aux
avortements floraux et à l'époque de floraison Le réseau
agroclimatique de l'INRA et la base associée de données

Iñaki Garcia de Cortazar-Atauri *
Patrick Bertuzzi*
Lucia Andreini*
François Madon*
Jean Marc Audergon**

* INRA, US1116 Agroclim, département Environnement et Agronomie, centre PACA, site Avignon.

** INRA UR UR1052 GAFL Génétique et Amélioration des Fruits et Légumes, département Biologie et Amélioration des Plantes, centre PACA, site Avignon.



Février 2013

Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Le projet « Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison » (référence contrat C01-2009-abricotier) a été menée par CEP INNOVATION S.A.R.L., l'UR 1052 Génétique et Amélioration de Fruits et Légumes, et l'Unité de Service AGROCLIM.

Contexte de l'étude

Les dernières années ont été caractérisées par une fréquence anormalement importante d'évènements climatiques extrêmes (records de températures, alternance de pluviométrie, gels tardifs...) dont les conséquences ont lourdement altéré les productions agricoles. Parmi les productions extrêmement sensibilisées figurent les espèces fruitières en raison de leur pérennité. L'abricotier, en raison de sa grande dépendance aux conditions pédoclimatiques locales est une espèce modèle d'intérêt, malheureusement caractérisée par des fluctuations interannuelles de production de près de 50% tant à l'échelle nationale qu'internationale avec des disparités encore plus grandes pour les exploitations concernées. Or le réchauffement climatique, affectant les températures printanières, accroît de manière sensible l'occurrence des évènements d'irrégularité de production et les modèles de prédiction à long terme confirment ces tendances (Zinoni et al., 2005, Legave et al., 2006, Legave et Clauzel, 2006).

De manière à anticiper sur ces évènements, et proposer des solutions à moyen terme (choix de géniteurs, choix de variétés, condition de culture en verger, localisation des vergers...), il a été proposé de mettre en relation les compétences de partenaires en modélisation climatique, en génétique et en sélection variétale dans un cadre pluridisciplinaire afin d'estimer des risques génétiques et géographiques pour les caractères de régularité de floraison et de nécroses florales. Le choix de ces deux cibles tient à l'état actuel des possibilités de caractérisations (phénotypage et génotypage) des matériels et à l'existence de bases de données climatiques qui rendent possible une analyse de risques.

Objectifs de l'étude

Plusieurs sujets ont été traités au cours du projet :

1. la modélisation de la dormance et de la floraison à l'échelle de l'espèce et décliné par la suite au niveau de la variété et des groupes de précocités ;
2. une première étude prospective de l'évolution de la date de dormance et de floraison en différents sites de France en utilisant les modèles calibrés dans la première section ;
3. une étude prospective sur le déterminisme des nécroses à partir d'une analyse de la bibliographie et des données existantes ;
4. la caractérisation génétique des différents facteurs étudiés (variabilité de la dormance, variabilité de la floraison et de la sensibilité aux nécroses) chez différentes populations biparentales d'abricotier.

Les résultats du rapport sont présentés en différents formats :

- la première partie a fait l'objet d'un article qui a été soumis à la revue de Rang A « Agricultural and Forest Meteorology ». Dans le rapport, nous présentons la version la plus aboutie de l'article à l'annexe 1, sachant que l'article vient d'être accepté après révisions mineures.
- la deuxième partie a fait l'objet d'un rapport de stage. Ce rapport est intégré dans l'annexe 2.
- la troisième partie est déclinée dans le texte.
- la quatrième partie a fait l'objet d'une présentation de synthèse lors du dernier congrès ISHS abricotier à Erevan, elle est reportée en annexe 3. Le rapport synthétise les éléments associés.



I. La modélisation de la dormance et de la floraison à l'échelle de l'espèce

D'une manière générale, la démarche conduite sur cet axe de travail a consisté à :

- ✓ capitaliser un maximum de données d'observation, en France et à l'international, sur les données phénologiques (dormance et floraison),
- ✓ initier les collaborations nécessaires pour construire la plateforme la plus large de modèles phénologiques,
- ✓ conduire les travaux de modélisation pour rechercher et valider le ou les meilleurs modèles candidats.

Modélisation de la dormance :

Un travail très important a été engagé pour modéliser correctement la dormance de l'abricotier à l'échelle de l'espèce. Cette démarche a été engagée pour plusieurs raisons :

- ✓ la plupart des modèles de prévision de la date de floraison nécessite une quantification préalable de la date levée de dormance. Pour les modèles utilisés, la date de levée de dormance, faute de mesures disponibles, est un des paramètres du modèle. Elle est ajustée de manière statistique sans réelles signification par rapport au processus biophysique mis en jeu. Néanmoins, les modèles peuvent donner des très bons résultats pour simuler les dates de floraison. Cependant ils peuvent générer des fortes incertitudes concernant la date de levée de dormance quand ils sont extrapolés dans des conditions climatiques futures, car la modélisation de la dormance n'est pas faite de manière déterministe.
- ✓ l'objectif de modéliser la dormance à l'échelle de l'espèce va nous permettre de caractériser le type de réponse générale de la plante, que l'on pourra adapter par la suite à toutes les variétés de l'espèce. Néanmoins, ce type d'approche est plus complexe et long à mettre en place qu'un test variété par variété. Par contre il a l'avantage de fournir des informations très importantes sur la variabilité du déterminisme de la levée de dormance au sein de l'espèce.

La présente étude constitue donc une première tentative pour formuler et calibrer un modèle phénologique de dormance chez l'abricotier.

Dans ce contexte nous avons compilé la plus importante base de données de dates de dormance d'abricotier (86 données) jamais réalisée. Cette base de données compile des données pour différentes variétés (22) et sur différents sites (France, Italie et Espagne). A partir de ce jeu de données nous avons proposé un protocole pour tester les différents modèles de dormance classiquement utilisés dans la littérature : modèle de *Bidabé* (1965), modèle *Normale* (Chuine et al., 2003), modèle *Smoothed Utah* (Bonhomme et Lacoïnte, 2007).

L'analyse des données a montré qu'il n'est pas envisageable de construire un modèle unique au niveau de l'espèce abricotier en raison de la grande variabilité des dates observées de levée de dormance. Avec la séparation des données en trois groupes de précocité des variétés (« Précoce »,



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

« Intermédiaire », « Tardive »), il devient possible de formaliser et d'ajuster un modèle spécifique et unique pour chacun des groupes de précocité. Le choix du modèle retenu est révélateur de la spécificité de l'action de la température au sein de chaque groupe sur la levée de dormance. De plus, au sein de chaque groupe de précocité, l'ajustement, de manière indépendante, a montré que le modèle choisi au niveau du groupe restait le meilleur modèle au niveau de la variété en améliorant les qualités prédictives du modèle retenu au niveau du groupe.

Les résultats sont détaillés dans l'article « *Dormancy release: development of a phenological process-based model based on biological measurements in the apricot* » écrit par Lucia Andreini et collaborateurs (cf annexe 1).

Modélisation de la floraison.

Concernant la floraison, un travail prospectif a commencé avec le même objectif de calibrer le meilleur modèle au niveau de l'espèce afin de le décliner par la suite pour un grand nombre de variétés. Pour ceci nous avons élaboré puis utilisé une base de données très importante concernant les données de floraison de plus de 300 variétés sur plusieurs sites (en France mais aussi à l'étranger). Ce travail va permettre d'obtenir plusieurs types d'information :

- ✓ un modèle complet de phénologie pour l'espèce abricotier permettant de simuler de manière robuste la date de sortie de la dormance et de la floraison.
- ✓ Ce modèle pourra être calibré pour les différentes variétés de l'étude, afin d'évaluer leur capacité d'adaptation dans différentes conditions climatiques
- ✓ Une quantification de la variabilité intra-spécifique de la date de sortie de dormance et de floraison. Cette information pourra être utilisée par la suite pour évaluer la pertinence de certains idéotypes face aux nouvelles conditions climatiques.

Ce type de travail a déjà été réalisé avec succès pour d'autres espèces (i.e. pour la vigne Parker et al., 2011) et avec des bases de données semblables à celle que nous mettons en place.

Les premières analyses ont permis de comparer plusieurs modèles (linéaire, sigmoïde, Chuine, Wang and Engel) (Chuine et al., 2013). Les premiers résultats montrent que les résultats obtenus avec chaque modèle sont très semblables et qu'ils pourraient être très bien adaptés pour ce type de modélisation (figures 1 et 2). Toutefois, nous avons encore besoin d'approfondir nos analyses avant de proposer le modèle définitif sur la base de la variance expliquée. A cet effet nous avons lancé cette année un stage dans le cadre du projet PERPHECLIM¹ du Méta-programme INRA-ACCAF (Adaptation au Changement Climatique de l'Agriculture et la Forêt).

¹ Le projet PERPHECLIM vise à mettre en place l'infrastructure nécessaire à l'observation, l'archivage des données et la modélisation de la phénologie des différentes espèces pérennes d'intérêt pour l'Inra (espèces forestières, espèces fruitières et vigne). Cette infrastructure commune aux différentes filières, permettra de partager les connaissances, la gestion des données et les outils génériques de modélisation. Ce projet est financé dans le cadre du Méta-programme ACCAF (Adaptation aux changements climatiques de l'agriculture et des forêts). Le projet est animé par P Bertuzzi, JM Audergon et I Garcia de Cortazar



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Figure 1. Résultats de la calibration de quatre modèles de température (GDD, Sigmoid, Chuine et Wang and Engel) pour simuler la phase Dormance – Floraison de l'abricotier. Dans ces ajustements nous avons utilisé toutes les données disponibles dans la base de données.

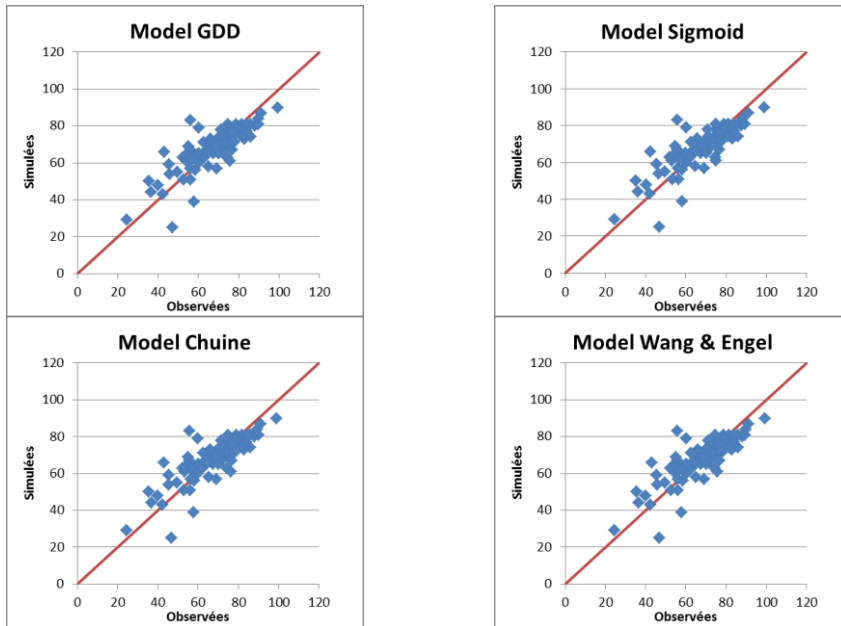
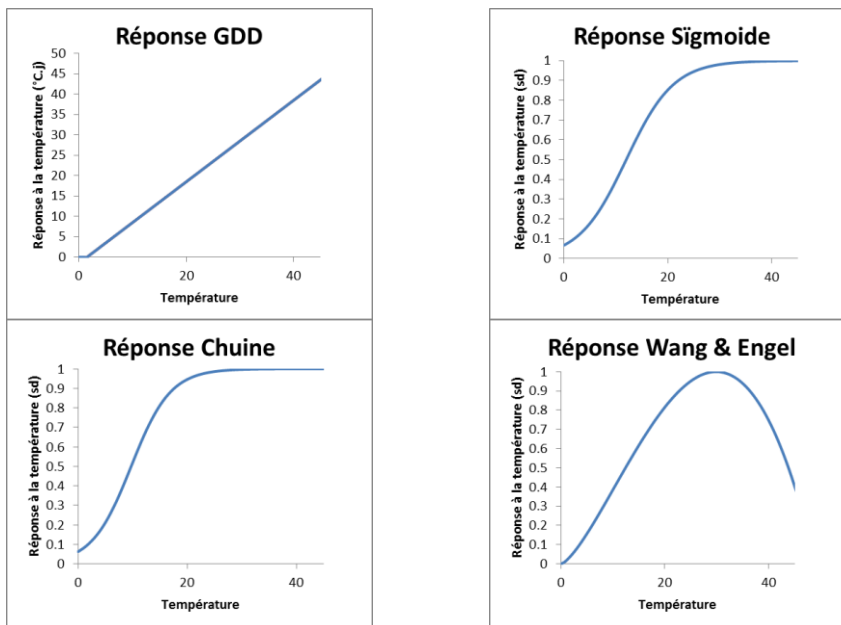


Figure 2. Courbe de réponse à la température moyenne attendue avec chacun des modèles.



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

II. Etude prospective de l'évolution de la date de dormance et de floraison face au changement climatique.

Sur la base des modèles préalablement développés, nous avons réalisé une première étude prospective de l'évolution de la date de floraison et de dormance de plusieurs variétés d'abricotier. Pour cela nous avons testé plusieurs scénarios que nous avons calibrés à partir des données de floraison de ces variétés.

Pour faire cela, nous avons choisi de regrouper les variétés en 3 classes selon leur précocité floraison.

Niveau de précocité	Précoces	Moyennes	Tardives
Cultivars de référence	Beliana	Rouge de Roussillon	Bergeron

Deux modèles ont été utilisés pour chacune des variétés :

- un modèle qui calcule la date de floraison et de dormance mais qui a été calibré à partir des données de floraison (appelé Best model par la suite).
- le modèle qui a été calibré sur la base des données de dormance (utilisé dans le travail d'Andreini et al., 2013) pour chacun des 3 groupes de précocité.

Ensuite nous avons réalisé des simulations sur plusieurs sites du bassin méditerranéen : Perpignan, Montpellier, Nîmes, Avignon, Valence, Lyon et Gap. Les données climatiques utilisés sont issues du projet DRIAS². Pour faire les simulations nous avons utilisé les données de température minimale, moyenne et maximale des scénarios A2 et A1B pour chacun des sites. Par ailleurs, nous avons introduit les données observés que l'on avait dans la base de données de ces variétés afin de mettre en perspective l'évolution future des dates de floraison par rapport à leurs valeurs actuelles (figures 3, 4 et 5)

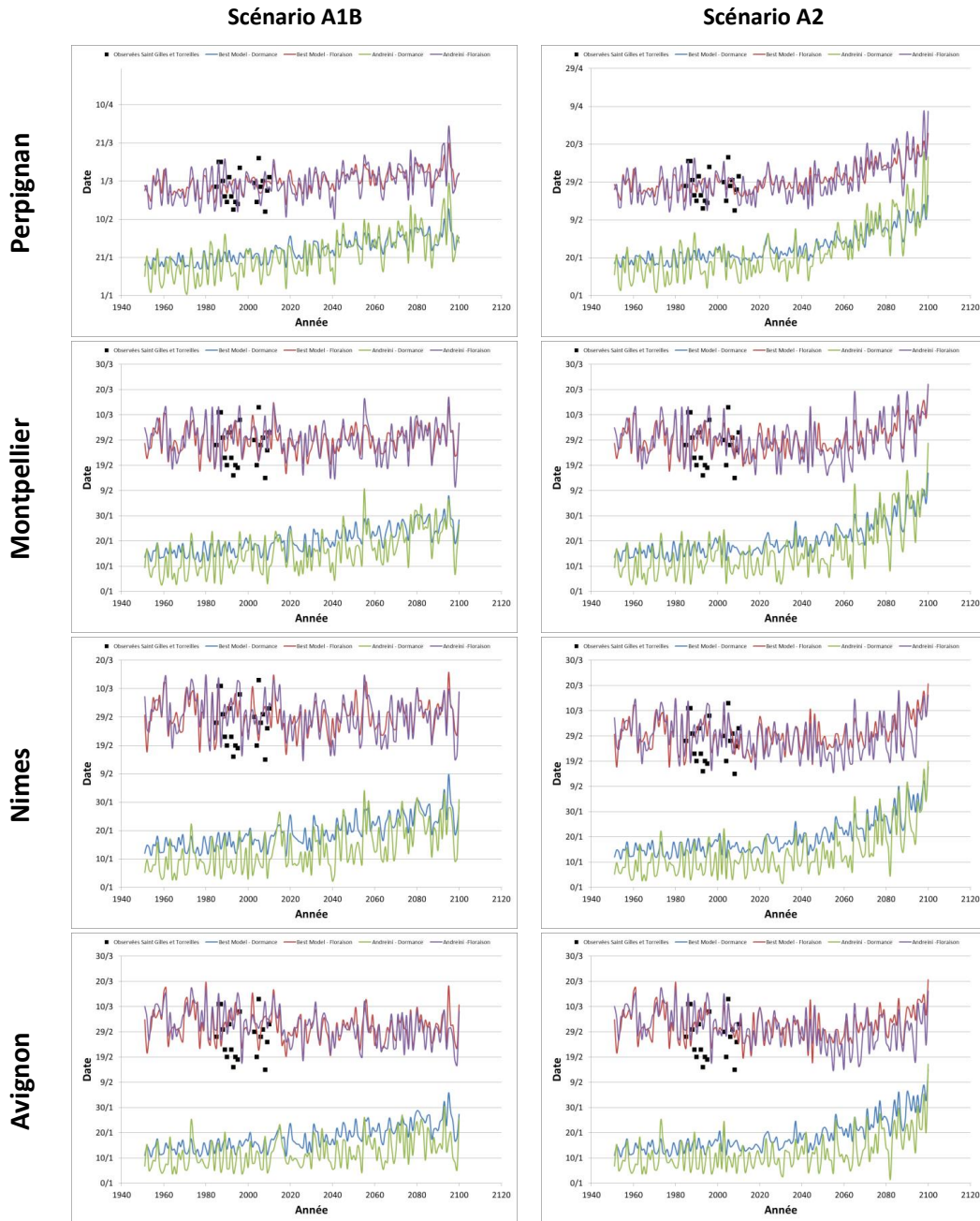
Nous montrons par la suite les résultats obtenus pour chacune de variétés avec les différents modèles dans les différents sites.

² Le service Drias les futurs du climat, issu du projet Drias (Donner accès aux scénarios climatiques Régionalisés français pour l'Impact et l'Adaptation de nos Sociétés et environnement) a été co-financé par le programme Gestion et Impact du Changement Climatique (GICC) du Ministère du Développement Durable (MEDDE), est un des éléments de la stratégie d'adaptation nationale. URL :[<http://www.drias-climat.fr/>]



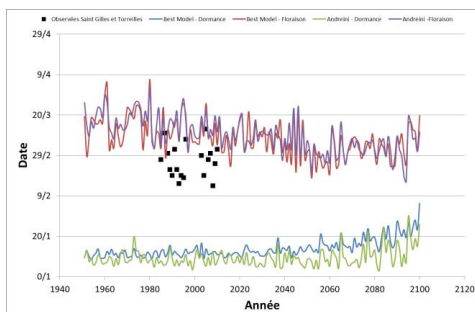
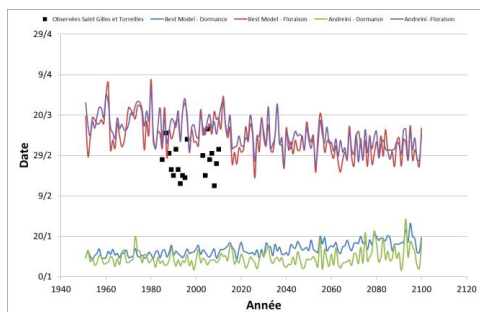
Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Figure 3. Simulation des dates de dormance et de floraison pour la variété **Beliana** à Perpignan, Montpellier, Nîmes, Valence, Lyon et Gap, avec les scénarios climatiques A1B et A2. Les traits vert et violet correspondent aux simulations faites avec le modèle d'Andreini et al. Les traits bleu et Rouge correspondent aux simulations faites avec le Best Model. Les points noirs correspondent aux données observées de floraison de la variété Beliana à Saint Gilles et Torreilles.

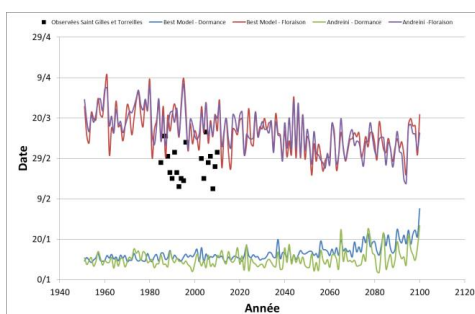
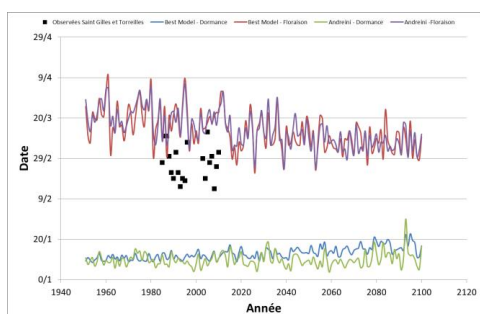


Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

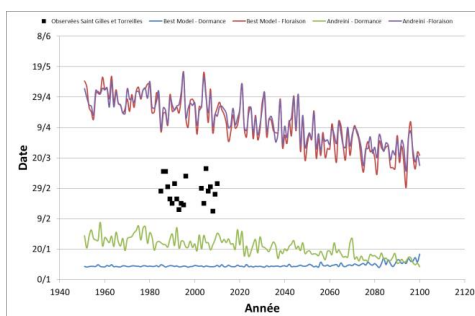
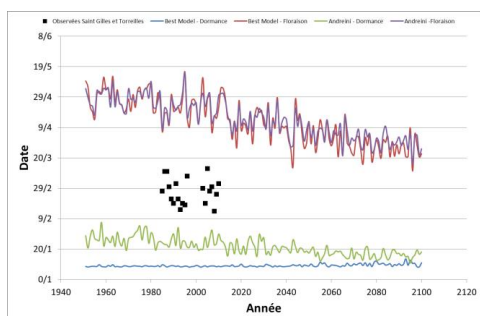
Valence



Lyon

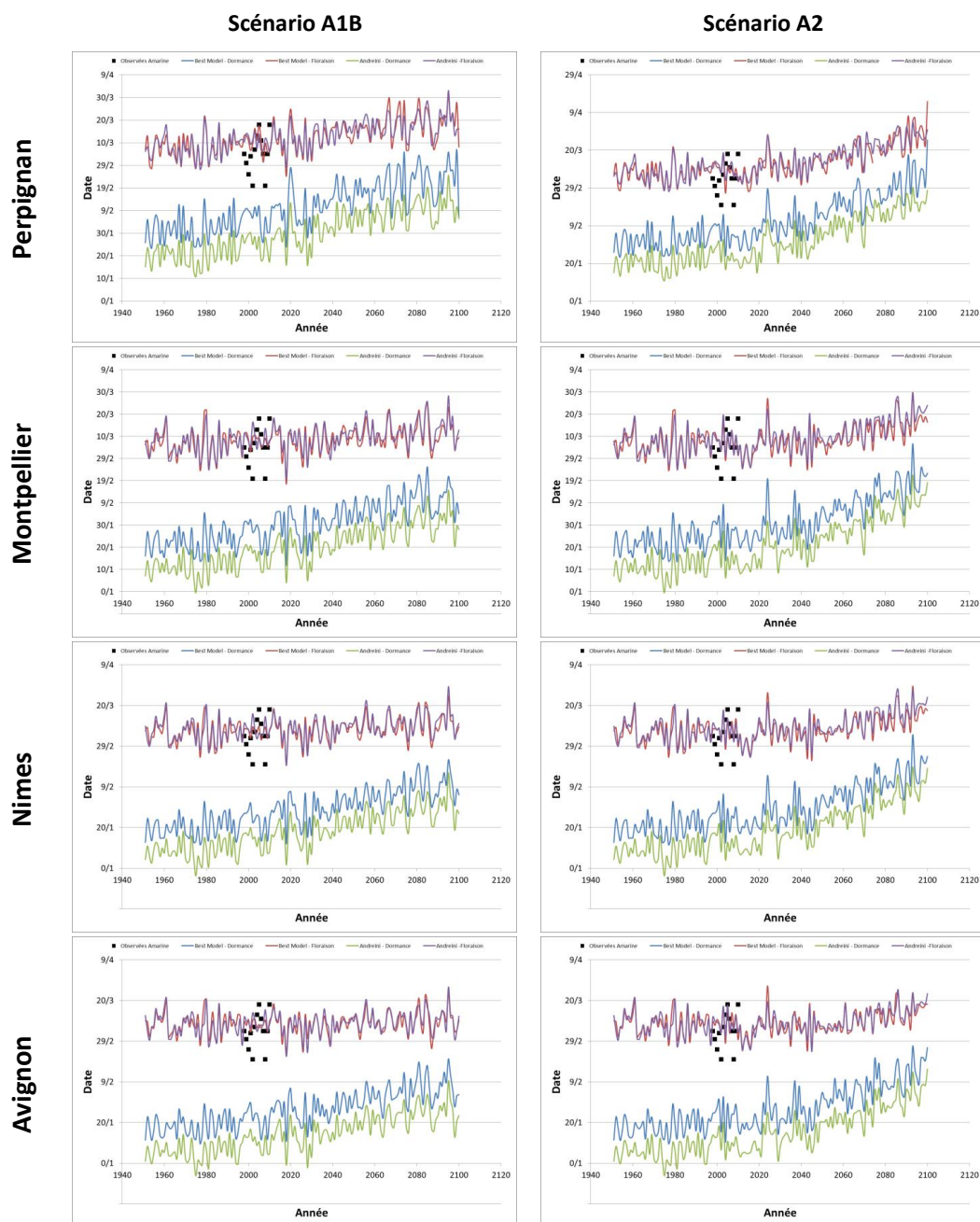


Gap



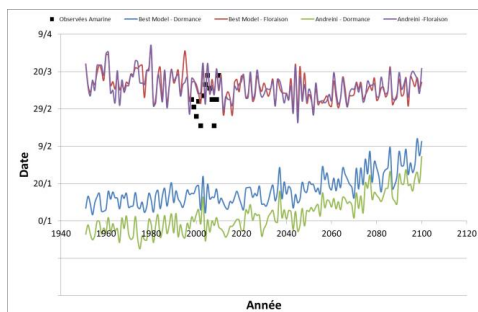
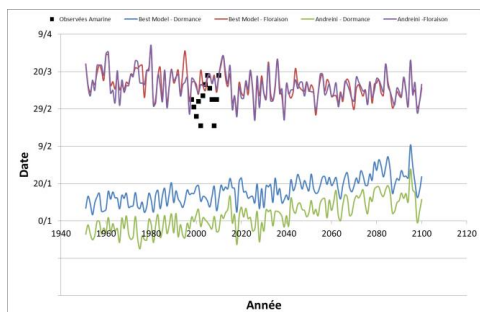
Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Figure 4. Simulation des dates de dormance et de floraison pour la variété **Rouge de Roussillon** à Perpignan, Montpellier, Nîmes, Avignon, Valence, Lyon et Gap, avec les scénarios climatiques A1B et A2. Les traits vert et violet correspondent aux simulations faites avec le modèle d'Andreini et al. Les traits bleu et Rouge correspondent aux simulations faites avec le Best Model. Les points noirs correspondent aux données observées de floraison de la variété Rouge de Roussillon à l'Amarine.

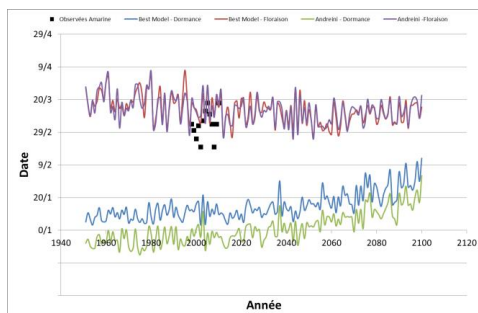
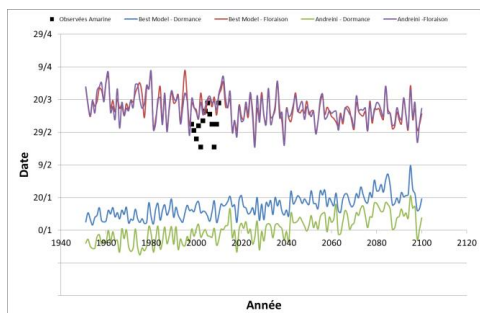


Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

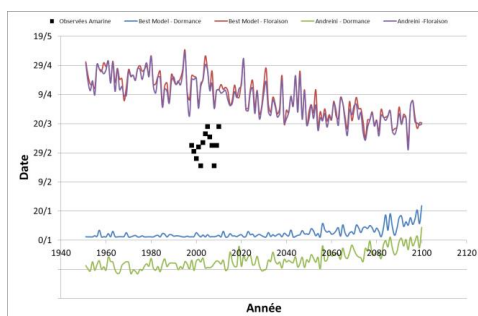
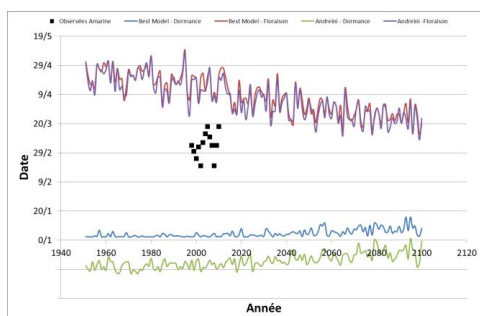
Valence



Lyon

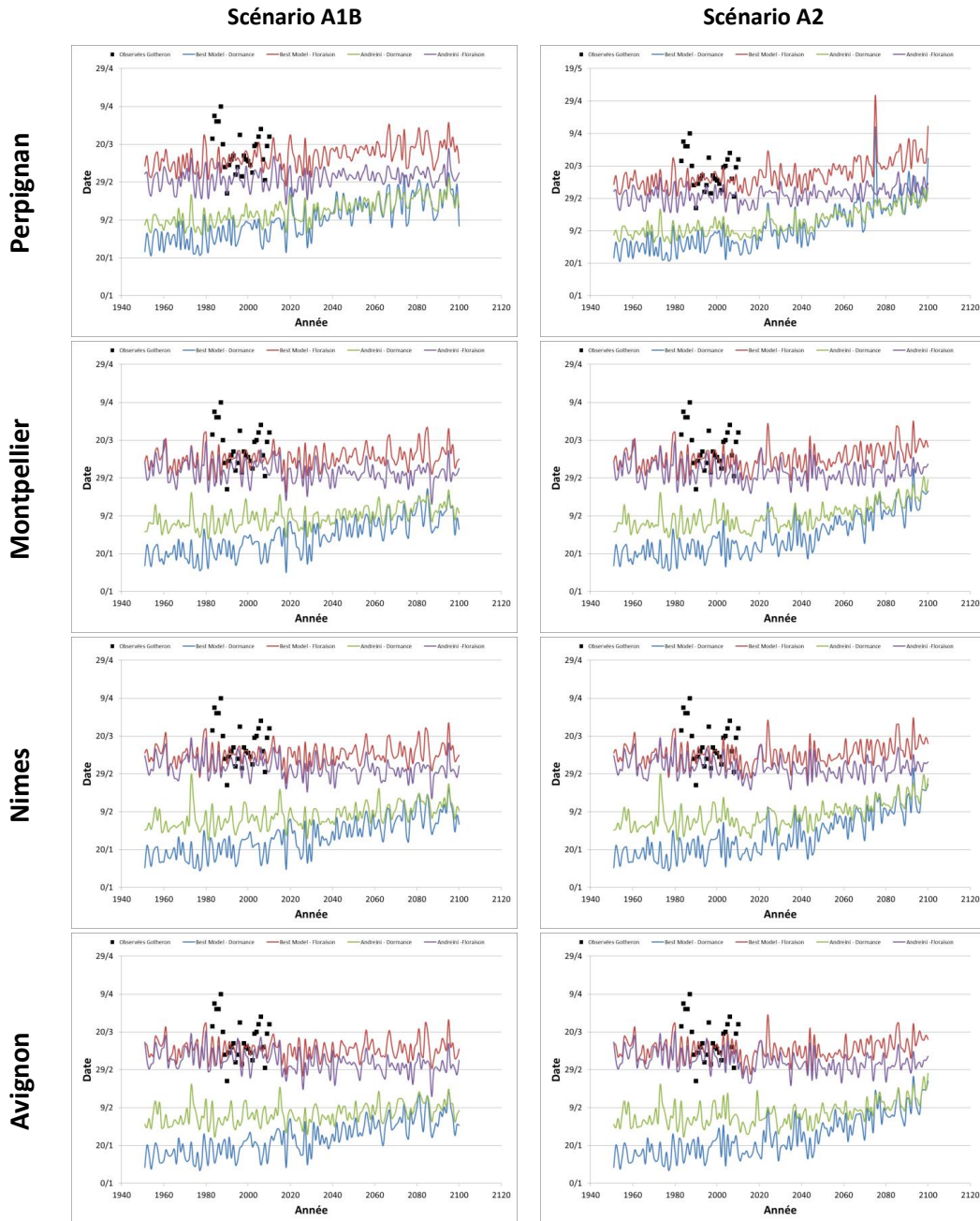


Gap



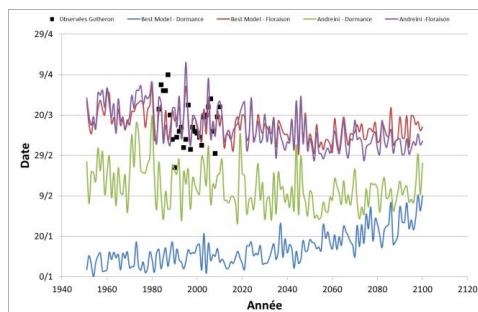
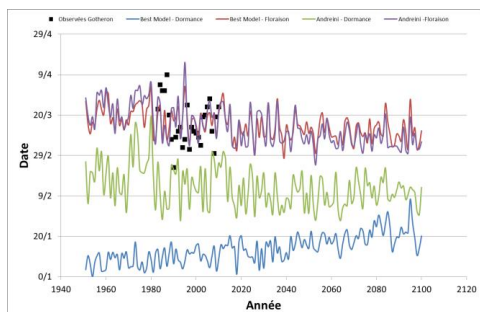
Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Figure 5. Simulation des dates de dormance et de floraison pour la variété **Bergeron** à Perpignan, Montpellier, Nîmes, Avignon, Valence, Lyon et Gap, avec les scénarios climatiques A1B et A2. Les traits vert et violet correspondent aux simulations faites avec le modèle d'Andreini et al. Les traits bleu et Rouge correspondent aux simulations faites avec le Best Model. Les points noirs correspondent aux données observées de floraison de la variété Bergeron à Gothenon.

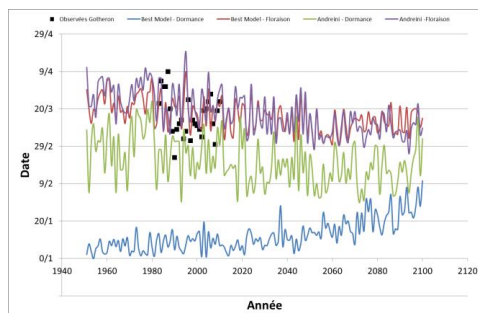
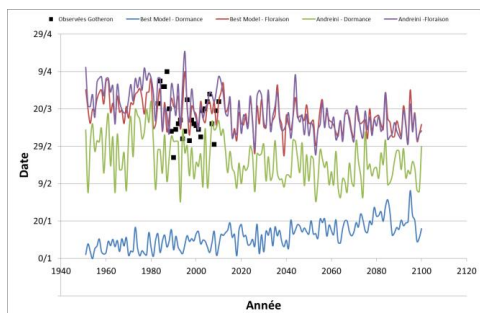


Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

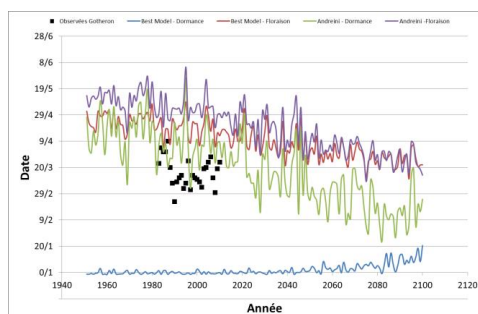
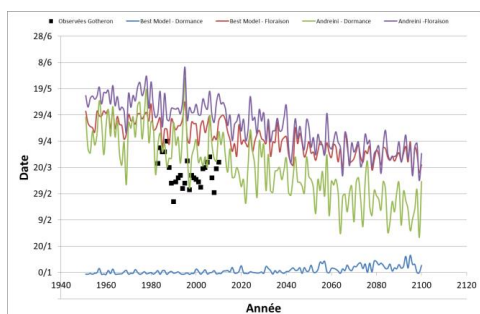
Valence



Lyon



Gap



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Principaux résultats :

Concernant la variété de floraison précoce Beliana, nous observons un retard de la floraison à partir de la période 2040-2050 dans tous les sites depuis Perpignan jusqu'à Avignon indépendamment du scénario climatique utilisé. Dans certains sites comme Avignon et Nîmes on observe un léger avancement de la date de floraison avant 2040 (qui serait donc observable aujourd'hui et dans les années à venir).

Dans les sites de Valence et Lyon, on observe un fort avancement de la date de floraison jusqu'en 2060 (environ 20 jours) avec ensuite une stabilisation de la date de floraison autour du 28 février. Dans ce cas, on pourrait observer la floraison de cette variété en vallée du Rhône à la période à laquelle elle est observée aujourd'hui à Saint Gilles (données observées dans le graphique).

Le site de Gap montre une avancée considérable (40 jours) ce qui pourrait laisser la porte ouverte à intégrer des variétés précoces d'abricotier, même si le risque de gel pourrait être encore très élevé dans cette région.

Dans tous les cas, sauf à Gap, on observe un retard de la date de dormance pouvant aller jusqu'à des dates très tardives (début Février à Perpignan et Montpellier à partir de 2080) qui pourraient avoir des conséquences importantes sur la qualité de floraison (étalement, nécroses...). Les deux modèles testés pour cette variété montrent les mêmes tendances.

Concernant la variété de floraison moyenne Rouge de Roussillon, on observe un retard de la floraison qui pourrait apparaître à partir de 2020. Dans les autres sites méridionaux (Montpellier, Nîmes et Avignon), nous observons une stabilisation de la date de floraison jusqu'aux années 2070. Ensuite, nous pouvons observer un léger retard de 10 jours jusqu'à la fin du siècle.

Dans les sites de Valence et Lyon, on observe une avancée de la date de floraison jusqu'aux années 2040-2050, puis ensuite une stabilisation. Enfin à Gap, on observe une avancée très importante de la date de floraison de cette variété (environ 40 jours). Ainsi, dès 2060-2070 on pourrait observer la floraison de cette variété au moment où on l'observe aujourd'hui sur le site de l'Amarine (données observées dans la figure 4).

Dans tous les cas, sauf à Gap avec le modèle d'Andreini, on observe un retard de la date de dormance pouvant aller jusqu'à des dates très tardives (fin Février à Perpignan et Montpellier à partir de 2060-2070 et début février Avignon et Nîmes) qui pourraient avoir des conséquences importantes sur la qualité de la floraison (notamment en terme d'étalement, et de nécroses...). Enfin, les deux modèles testés pour cette variété montrent les mêmes tendances pour la date de floraison, mais ils montrent un décalage de quelques jours dans la prédiction de la dormance (environ 10 jours).

Concernant la variété tardive Bergeron, nous avons obtenu des différences assez importantes si l'on regarde la simulation des dates de dormance et de floraison dans les sites méridionaux. Ainsi, les deux modèles reproduisent deux comportements assez différents : alors que le modèle ajusté sans les dates de dormance montre un retard systématique de la date de dormance et par



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

conséquent un retard ou une stabilisation de la date de floraison, le modèle d'Andreini (calibré avec des données de dormance) montre un comportement plus complexe. A priori seul le modèle d'Andreini représenterait correctement le fonctionnement de la variété car il est calibré avec des données observées sur différents sites. Néanmoins, ce type de résultat en contradiction avec « l'avis d'expert » montre l'intérêt de mettre en place des expérimentations permettant de décrire les courbes de réponse de la plante à la température.

En analysant les résultats obtenus avec le modèle d'Andreini, nous observons un retard de la date de dormance dans les sites méridionaux à partir des années 2040-2050 (scénario A2), alors que la date de floraison resterait constante. Par contre avec le meilleur modèle calibré sans la date de sortie de dormance on observe un retard systématique de la date de floraison à partir de la même période.

Les deux modèles convergent quand ils sont utilisés dans des régions plus septentrionales (Valence et Lyon). Alors que l'on observe des dynamiques de sorties de dormance complètement différentes, l'évolution de la date de floraison est pratiquement la même : une avancée de la floraison jusqu'aux années 2050-2060 et une stabilisation de la date de floraison autour du 10 Mars jusqu'à la fin du siècle.

Enfin, on observe une forte avancée de la date de floraison à Gap (environ 60 jours). Si l'on compare les dates simulées avec les dates de floraison observées à Gothenon (points noirs sur la figure 5), on observe que ces variétés tardives seraient « viables » à partir des années 2040 dans cette région.

En conclusion, même si l'on observe une tendance générale au retard de la date de dormance, celle-ci peut avoir des conséquences très variées selon les variétés, les sites, les modèles utilisés et les scénarios de changement climatique envisagés. Par ailleurs, certains de nos résultats montrent la nécessité de mettre en place des expérimentations permettant de bien décrire la réponse de la plante à la température. Ceci est nécessaire afin de permettre d'éliminer certaines incertitudes liées aux modèles.



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

III. Etude prospective sur le déterminisme des nécroses florales chez l'abricotier

Concernant le déterminisme des nécroses florales, un travail bibliographique (cf. **annexe 2**) a été engagé afin de faire l'état de connaissances actuelles sur l'effet des différents facteurs (climatiques, génétiques, techniques...) sur l'apparition de nécroses florales chez l'abricotier. Pour cela, nous avons choisi plusieurs mots clefs, et les avons classés par catégories dans le tableau ci-dessous :

Species	Organs	Damages	Phenology	Climate	Characteristics	General
Rosaceae	flower	Necrosis	flowering	temperature*	Sensibility	genetic
Prunus	bud	Anomaly	budbreak	climat*	Precocity	
Apricot		flower abortion	dormancy	warm		
		bud fall		forcing		
		risk		frost		
		pest		chilling		
		diseases		hot		
		Bud drop		cold		

Ensuite nous avons établi la formule suivante et effectué des recherches sur Web of science :

((Rosaceae OR Prunus OR (Apricot OR (Prunus AND armeniaca)) OR (Prunus AND avium) OR (Prunus AND cerasus) OR (Prunus AND persica) OR (Prunus AND cerasus AND caproniana) OR (Prunus AND domestica) OR (Prunus AND dulcis) OR (Prunus AND cerea) OR (Malus AND pumila) OR (Pyrus AND communis) OR Fragaria OR (Ribes AND nigrum) OR (Ribes AND rubrum)) AND (flower OR bud OR (flower AND bud)) AND (Necrosis OR Anomaly OR (Flower AND Abortion) OR (Bud AND fall) OR Risk OR pest OR diseases OR (Bud AND drop)) AND (phenology OR flowering OR budbreak OR dormancy) AND (temperature* OR climat* OR warm* OR forcing OR chilling OR frost OR hot OR cold) AND (sensibility OR precocity) AND Genetic).

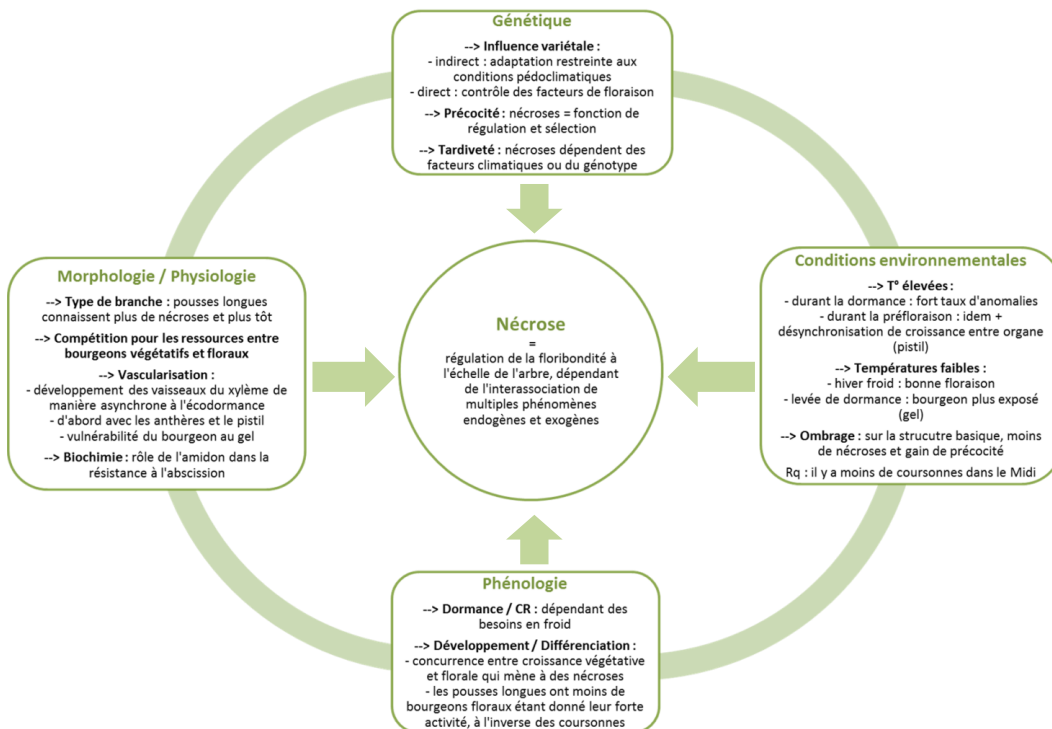
Nous avons au fur et à mesure élargi les recherches en limitant les catégories. Au final environ 30 articles ont été jugés en lien avec la thématique ; ils ont été lus et analysés par la suite (rapport en Annexe 2).



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

La figure suivante fait la synthèse des principaux résultats issus de cette analyse.

Figure 6 : Schéma récapitulatif des facteurs pouvant intervenir dans le phénomène de nécroses.



En conclusion, on peut considérer que le phénomène de nécroses n'est pas dû à un seul facteur, par exemple le climat. L'analyse de la littérature montre que ce phénomène est plutôt dû à l'interaction des différents facteurs (précocité, génétique, conditions climatiques, morphologie, physiologie) ce qui rend très difficile de modéliser le phénomène. Pour aller plus avant, il serait très important de définir un protocole d'observation permettant de mieux quantifier l'effet de chacun de ces facteurs. Néanmoins, ce type d'expérimentation risque d'être assez lourd à mettre en place étant donné l'important nombre de facteurs qui peuvent jouer un rôle déterminant dans l'apparition de ce facteur.



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

D. Caractérisation génétique de la floraison et la sensibilité aux nécroses florales chez l'abricotier.

L'étude génétique des déterminants de la floraison et de la sensibilité à la nécrose a été étudiée sur toute la durée du projet chez 3 descendances bi-parentales dont les parents sont issus de fonds génétiques différents et complémentaires. Pour ce faire un suivi de la phénologie a été réalisé et l'identification des régions du génome impliquées a été recherchée dans 2 des trois descendances pour lesquelles nous disposons de cartes génétiques disponibles.

Les résultats de phénologie (dates de floraison et date de maturité) sont synthétisés dans la communication présentée au Congrès ISHS abricotier en 2011 (Annexe 3). Ils ont été complétés depuis lors sans que des modifications substantielles aient été relevées. Nous pouvons les résumer de la manière suivante :

- Les déterminants génétiques des dates de floraison et de maturité sont de type quantitatif
- Des régions du génome ont été identifiées notamment sur les groupes de liaison (LG) 4 et 5, mais elles dépendent des parents mobilisés autrement dit des fonds génétiques dont dérivent les parents utilisés.

Les anomalies florales (figure 7) ont été suivies sur les 3 populations étudiées au cours des 3 années du projet. Malheureusement nous n'avons pas observé de différence de comportement entre et au sein des populations en utilisant le code de notation simplifié classiquement appliqué à des fins de caractérisation variétale pour quantifier les anomalies observées :

- 0 : absence d'anomalies et nécroses de bourgeons
- 1 : présence d'anomalies et/ou nécroses sans qu'elles aient d'impact sur la production attendue au regard de l'importance de l'induction florale observée
- 2 : présence d'anomalies et/ou nécroses dont l'impact est majeur sur la productivité attendue de la variété ou de l'hybride observé.

Ces résultats sont cohérents avec ceux que nous avons pu observer de manière complémentaire dans la collection variétale. Ils sont à mettre en relation avec les caractéristiques climatiques des années d'études qui n'ont pas permis l'extériorisation de ce problème pourtant majeur en terme de régularité de production.

De manière complémentaire et en relation avec Jean-Michel Legave (UMR AGAP équipe AFEF à Montpellier) nous avons procédé à l'analyse génétique de données acquises antérieurement suite à une caractérisation fine du comportement observé au cours de 2 années consécutives sur les hybrides de la descendance 'Polonais' x 'SEO' où 'SEO' porte le caractère de sensibilité aux anomalies.



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

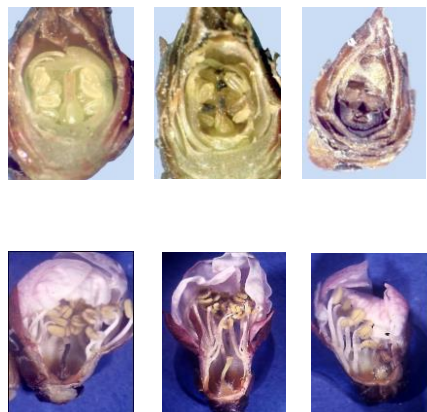


Figure 7 – Caractérisation des nécroses de bourgeons et des anomalies florales chez l'abricotier (Clichés JM. Legave) - (de gauche à droite et de haut en bas : Bourgeon normal – Bourgeon au pistil partiellement nécrosé – bourgeon complètement nécrosé – Fleur avec un pistil nécrosé – Fleur avec un pistil court – Fleur dont la moitié des pièces florales est nécrosée)

Matériels et Méthodes

Les travaux ont été conduits à l'INRA de Gotheron à St Marcel les Valence (26), sur une population hybride biparentale constituée entre la variété Française 'Polonais' (ou Orangé de Provence') et la variété américaine 'Stark Early Orange' (SEO), comportant 147 hybrides cartographiés.

Les observations, réalisées par JM Legave et JC Richard, ont été effectuées sur des échantillons de pousses courtes prélevées au cours de 2 années consécutives sur 106 hybrides en 2001 et 91 hybrides en 2002 dont 89 hybrides en commun. Elles ont porté sur le nombre de bourgeons à fleur, et le nombre de bourgeons végétatifs par pousse, puis sur le nombre de bourgeons à fleur chuté, et le nombre de bourgeons avortés par pousse.

Les analyses statistiques ont concerné sur la distribution des caractères, la comparaison des résultats sur les deux années d'observation et la détection des régions du génome impliquées (analyse QTL).

Résultats et discussion

Un grand nombre de bourgeons a été observé au cours des deux campagnes d'observation (tableau ci-dessous) traduisant d'une part la lourdeur du suivi en même temps que l'impossibilité de l'étendre à une gamme plus large de matériel végétal, et d'autre part une différence d'expression des nécroses selon les années avec une plus forte sensibilité observée en 2001 relativement à 2002.

	Nombre de bourgeons		
Année	Bourgeons végétatifs	Bourgeons à fleur	Bourgeons à fleur chutés



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

2001	7 668	12 886	4 581
2002	6 726	11 989	1 641

Les distributions des caractères étudiés (figure 8) traduisent le fait que les caractères 'chute de bourgeons' et 'nécrose (ou avortement) de bourgeons' s'expriment de manière quantitative et semblent procéder d'un même continuum comme nos partenaires de l'Université de Pise le suggéraient.

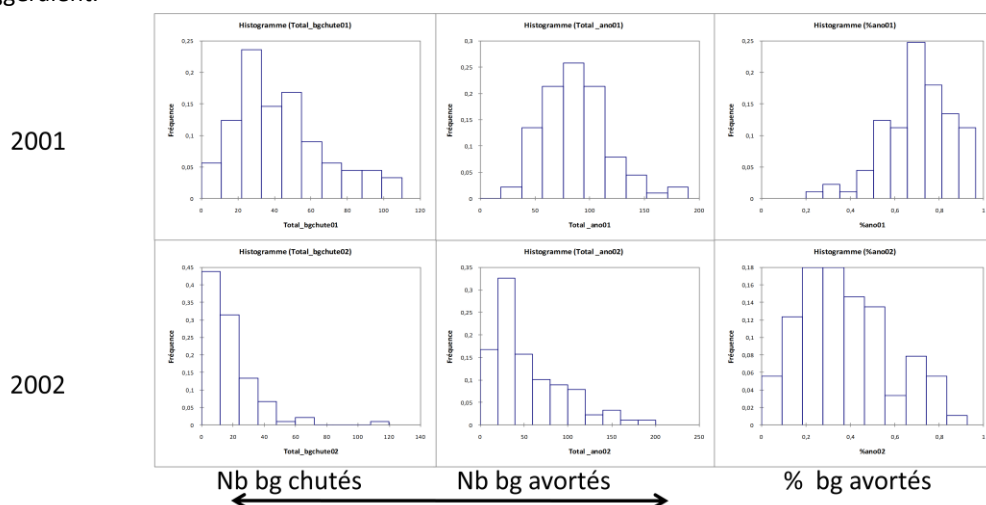


Figure 8 – Répartition des hybrides de la descendance Polonais x SEO pour les caractères 'chute de bourgeons' et 'avortement de bourgeons' au cours des 2 années d'étude.

L'examen des relations entre les observations 2001 et 2002 pour les 89 individus commun traduit (figure 9) l'existence d'un effet année, l'année 2001 étant très nettement plus affectée que l'année 2002. Par contre il ne permet pas de déceler de relation entre les performances des deux années, ni d'indicateurs simple et robuste utilisable pour prédire le comportement des génotypes étudiés.



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

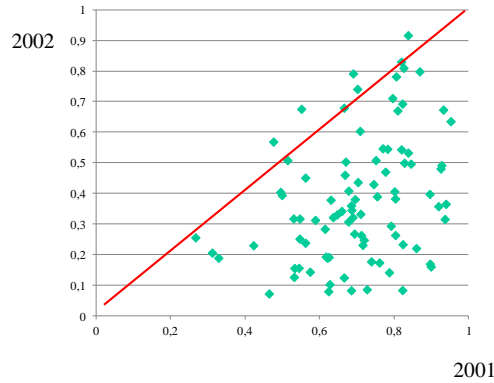


Figure 9 – relation entre les anomalies florales observées en 2001 et 2002 sur 8ç hybrides de la descendance 'Polonais' x 'SEO'

Pour compléter, les corrélations ont été recherchées entre les variables observées sur les deux années de l'étude (Tableau ci-dessous). Les résultats font clairement apparaître des corrélations à l'échelle de chacune des années d'observation mais l'absence de corrélations entre années pour les mêmes variables. A l'évidence les anomalies florales (ou avortements) observés au cours des deux années ne sont pas stables en fonction des années et pourraient ne pas faire appel aux mêmes déterminants génétiques et physiologiques.

Variables	2001														2002													
	nb_bachute	nb_fleurs	nb_baves	nb_ano	%ano	%ba_chute	Floribondité	%baChute_Ano	ano_fiorbond	bachute_fiorbond	nb_bachute	nb_fleurs	nb_baves	nb_ano	%ano	%ba_chute	Floribondité	%baChute_Ano	ano_fiorbond	bachute_fiorbond								
Total_bachute01	1	0,269	0,169	0,557	0,933	-0,838	0,114	-0,758	0,328	-0,723	0,234	0,140	-0,381	0,214	0,243	0,207	0,193	0,011	-0,163	0,163								
Total_fleurs01	0,269	1	0,147	0,818	-0,056	-0,221	0,555	-0,280	0,076	-0,098	0,289	0,419	0,169	0,383	0,293	0,145	0,178	-0,048	0,348	0,197								
Total_baves01	0,169	0,147	1	0,231	0,200	0,033	-0,668	-0,060	0,880	0,568	0,059	0,071	0,342	0,047	0,059	0,049	-0,177	-0,041	0,174	0,163								
Total_ano01	0,557	0,818	0,231	1	0,508	0,171	0,355	-0,043	0,407	0,247	0,368	0,388	0,068	0,058	0,471	0,247	0,138	-0,070	0,474	0,282								
%ano01	0,933	-0,056	0,200	0,508	1	0,624	-0,197	0,277	0,617	0,574	0,223	0,085	-0,137	0,280	0,348	0,232	0,004	-0,007	0,262	0,170								
%ba_chute01	0,838	-0,221	0,033	0,171	0,624	1	-0,152	0,910	0,313	0,801	0,117	-0,086	-0,194	-0,003	0,068	0,168	0,006	0,081	-0,038	0,087								
Floribondité01	0,114	0,555	-0,668	0,355	-0,197	-0,152	1	-0,090	-0,607	-0,481	0,102	0,168	-0,185	0,170	0,118	0,037	0,254	0,003	0,056	-0,029								
%baChute_Ano01	0,328	-0,076	-0,060	-0,043	0,277	-0,152	-0,090	1	0,088	0,887	0,018	-0,168	-0,192	-0,141	-0,091	0,084	0,013	0,100	-0,179	0,015								
ano_fiorbond01	0,328	0,076	0,888	0,407	0,617	0,313	-0,607	0,088	1	0,732	0,142	0,072	0,182	0,150	0,203	0,140	-0,119	-0,048	0,243	0,184								
bachute_fiorbond01	0,163	-0,098	0,568	0,247	0,574	0,801	-0,481	0,687	0,732	1	0,131	-0,054	0,018	0,044	0,066	0,170	-0,103	0,068	0,047	0,168								
Total_bachute02	0,234	0,289	0,059	0,369	0,223	0,117	0,103	0,018	0,142	0,131	1	0,534	0,049	0,632	0,583	0,920	0,288	0,348	0,522	0,830								
Total_fleurs02	0,140	0,419	0,071	0,398	0,068	-0,086	0,168	-0,188	0,072	-0,054	0,534	1	0,001	0,784	0,554	0,229	0,697	-0,244	0,460	0,189								
Total_baves02	-0,051	0,169	0,342	0,088	0,137	-0,134	-0,182	-0,182	0,162	0,018	-0,049	0,001	1	-0,005	0,004	0,062	-0,019	0,056	0,408	0,373								
Total_ano02	0,214	0,383	0,047	0,486	0,280	-0,003	0,170	-0,141	0,150	0,004	0,632	0,784	-0,005	1	0,926	0,421	0,505	-0,319	0,798	0,576								
%ano02	0,242	0,293	0,058	0,471	0,348	0,068	0,118	-0,091	0,203	0,082	0,583	0,584	0,004	0,926	1	0,464	0,332	-0,343	0,877	0,425								
%ba_chute02	0,207	0,145	-0,043	0,247	0,232	0,168	0,037	0,084	0,140	-0,172	0,062	0,229	0,062	0,421	0,464	1	0,071	0,533	0,454	0,818								
Floribondité02	0,103	0,178	-0,177	0,138	0,004	0,006	0,254	0,013	-0,118	-0,100	0,288	0,697	-0,619	0,505	0,332	0,071	1	-0,224	-0,010	-0,148								
%baChute_Ano02	0,011	-0,048	-0,041	-0,070	-0,007	0,081	0,003	-0,100	-0,048	0,068	0,348	-0,244	0,058	-0,319	-0,343	0,533	-0,224	1	-0,260	0,482								
ano_fiorbond02	0,163	0,348	0,174	0,474	0,262	-0,038	0,090	-0,178	0,243	0,047	0,522	0,460	0,008	0,398	0,697	0,454	-0,010	-0,260	1	0,584								
bachute_fiorbond02	0,158	0,197	0,163	0,262	0,170	0,087	-0,022	0,018	0,194	0,163	0,830	0,189	0,373	0,378	0,425	0,584	-0,148	0,482	0,584	1								

Corrélations : 1,0 < r < 0,9 - 0,9 < r < 0,8 - 0,8 < r < 0,7 - 0,7 < r < 0,6 - 0,6 < r < 0,5

L'examen des régions du génome impliquées dans l'expression des anomalies montre (figure 10) que les groupes de liaison 1 – 2 – 4 – 6 et 7 seraient impliqués dans l'expression du caractère, les GL 1 et 7 étant les plus concernés.



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

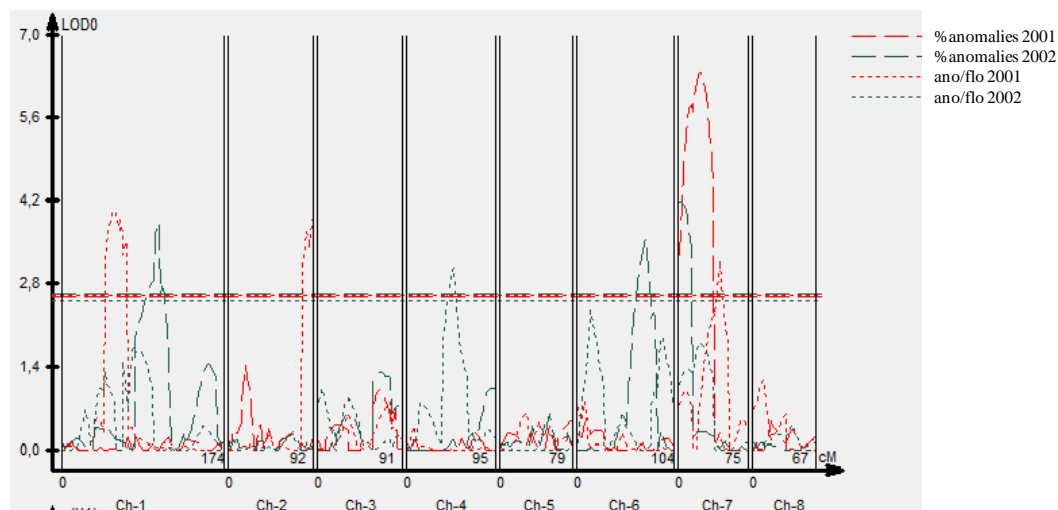


Figure 10 – Identification des régions du génome impliquées dans l'expression des anomalies florales au cours des deux années de l'étude

L'analyse plus fine de ces données (tableau ci-dessous) traduit le fait que les anomalies observées en liaison avec les GL 1 et 7 sont le fait du parent 'SEO', quand parallèlement une partie de nécroses se trouvent être liées au parent 'Polonais' (GL3) lorsque l'induction locale est importante. Ce dernier phénomène s'apparente à celui observé sur Pêcher et Amandier et semble être au moins partiellement lié aux relations sources-puits avec une régulation de la qualité de la floraison en fonction du taux d'induction florale.

LOD	Polonais						SEO					
	Floribondity		% anomalies		Ano/florb		Floribondity		% anomalies		Ano/florb	
	2001	2002	2001	2002	2001	2002	2001	2002	2001	2002	2001	2002
GL1	2,7									3,6	4,0	3,0
GL2												2,7
GL3	2,5		3,5									
GL4										2,8		
GL5					2,8							
GL6			4,5				3,1			3,6		
GL7									5,0	2,4	3,9	
GL8							3,2					

Conclusion

Ce travail a permis de disséquer au moins de manière fragmentaire les déterminants génétiques de la floraison et des anomalies florales avec dans chacun des cas identification de régions du génome impliquées. Nous ne saurions sur ces bases nous engager, sans validation préalable, dans



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

une sélection assistée basée sur les marqueurs associés. Toutefois une démarche de validation vient d'être engagée en GWAS dont nous imaginons qu'elle devrait nous permettre dans une approche ciblée ou globale de mieux anticiper les risques d'irrégularité de production sous-jacents.

Ces résultats nous incitent aussi, sur des traits aussi dépendants des conditions d'environnement, à imaginer la mise en réseau d'informations à l'échelle méditerranéenne afin de mieux intégrer les relations Génotype x Environnement et ainsi anticiper l'analyse des risques associés.



Conclusions

Ce travail a permis d'approfondir nos connaissances sur la modélisation de certains processus (notamment la sortie de dormance de l'abricotier) mais aussi sur l'identification des facteurs qui jouent un rôle dans l'apparition des nécroses florales.

Les principaux résultats de ce travail sont :

- ✓ La proposition d'un modèle permettant de simuler la date de dormance pour un large groupe de variétés et qui a donné lieu à une publication de rang A ;
- ✓ Une évaluation préliminaire de l'évolution de la date de floraison générée par le changement climatique ;
- ✓ Un état de lieu de nos connaissances sur les facteurs qui génèrent les nécroses florales chez l'abricotier ;
- ✓ L'identification des zones dans le génome de l'abricotier qui peuvent jouer un rôle important dans la floraison et/ou dans la sensibilité des variétés aux nécroses (communication au congrès ISHS Abricotier en Arménie).

D'une manière générale, toutes ces informations sont très importantes pour la construction des ideotypes qui devraient s'adapter aux conditions futures.

Néanmoins, plusieurs aspects n'ont pas pu être étudiés dans le cadre du projet ou restent à développer :

- ✓ Même si nous avons pu mettre en place une base de données de dates de dormance très importante, elle est encore trop petite en comparaison avec les quantités des données disponibles pour d'autres stades phénologiques (86 données de dormance vs plus de 3000 observations pour la floraison). Afin de pouvoir proposer de modèles les plus robustes possibles, il est nécessaire dans l'avenir de continuer à observer ce stade pour un grand nombre de variétés. Dans ce cadre, un projet a été déposé à l'appel d'offre ANR BIOADAPT, qui cherche à trouver des méthodes alternatives d'observation de la dormance pour plusieurs espèces permettant d'automatiser le plus possible cette mesure. Enfin le travail réalisé pour simuler la dormance a permis de montrer la complexité de ce stade et des mécanismes que le régulent.
- ✓ Le travail bibliographique a permis de bien caractériser les différents facteurs qui jouent un rôle plus ou moins important dans l'apparition des nécroses chez l'abricotier. Par contre, il a montré aussi la difficulté pour mettre en place des expérimentations permettant de quantifier l'effet des différents facteurs. Ainsi, il est nécessaire de définir des protocoles assez simples (avec un seul facteur qui varié) pour certaines variétés très sensibles afin de pouvoir obtenir des informations permettant de modéliser les risques de nécroses.
- ✓ L'importance des effets génétiques sous-jacents aux traits étudiés a été parfaitement illustrée à travers la démarche de modélisation, et la recherche des régions du génome impliquées. Toutefois, une densification du marquage moléculaire méritera d'être mise en œuvre afin d'identifier les gènes candidats potentiellement impliqués et objectiver une



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

démarche de Sélection Assistée par marqueurs. De manière complémentaire, et même si les traits étudiés sont en nombre réduits, leur combinaison mérite une attention particulière dans une démarche de promotion d'idéotypes résilients et réguliers en production.



Annexe 1

Dormancy release: development of a phenological process-based model based on biological measurements in the apricot.

Authors:

Lucia Andreini^{1,2*†}, Inaki García de Cortázar-Atauri^{1†}, Isabelle Chuine^{3†}, Raffaella Viti⁴, Susanna Bartolini², David Ruiz⁵, José Antonio Campoy^{5,6}, Jean Michel Legave⁷, Jean-Marc Audergon^{8†}, Patrick Bertuzzi^{1†}

¹INRA - Agroclim, Site Agroparc - Domaine Saint Paul - 84914 Avignon, France

²Sant'Anna School of Advanced Studies, via Santa Cecilia, 3 - 56127 - Pisa, Italy

³Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Equipe Bioflux, CNRS, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

⁴Department of Trees Science, Entomology and Plant Pathology, 'G. Scaramuzzi', University of Pisa, Via del Borghetto 80, 56124 Pisa, Italy

⁵Department of Plant Breeding, CEBAS-CSIC, P.O. Box 164, 30100, Espinardo, Murcia, Spain.

⁷UMR AGAP - Campus CIRAD - TA A 96/03, Avenue Agropolis - F-34398 Montpellier Cedex 5, France

⁸INRA - UR1052 GAFL, Site Agroparc - Domaine Saint Maurice - BP94 - 84143 Montfavet, France

Present addresses:

²Sant'Anna School of Advanced Studies, via Santa Cecilia, 3 - 56127 - Pisa, Italy

Corresponding author:

* Lucia Andreini: landreini@sssup.it

† Lucia Andreini performed the study and was the lead author; Inaki Garcia de Cortázar-Atauri and Isabelle Chuine supervised data analysis and contributed to compilation of the article; Patrick Bertuzzi and Jean Marc Audergon led the study and contributed to compilation, all other authors supplied data.

Abstract

The present study constituted an initial attempt to calibrate such a phenological process-based model in order to estimate on the basis of experimental data of dormancy release at species level, in this case in apricot. A large experimental database on dormancy release, concerning several cultivars grown at different geographical sites, was used for this model calibration. The results from a comparison of five phenological models (Growing Degree Day, Sigmoid, Normal, Bidabé, Smoothed-Utah) clearly highlighted the problems encountered in accurately simulating dormancy release at the species level. Due to the high dispersion of the dormancy release dates observed between cultivars, fitting a model for different groups of precocity was necessary to obtain satisfying model performance. The analysis of the best model achieved for each group allows describing general plant responses and to showing significant differences of the response to the within a single species. The dormancy release of the early cultivars seem driven by the lowest temperatures, while the intermediate and late cultivars are driven by mean temperatures. The study allowed proposing a group of models (Smoothed Utah and Normal) to simulate the dormancy release date for apricot. These models better explain dormancy release variability between years and sites in different precocity groups considering different temperature.

Keywords: dormancy, endo-dormancy, modelling, phenology, process-based model, apricot, *Prunus armeniaca*, genetic variability

Code de champ modifié



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

1. Introduction

In temperate regions, dormancy is a basic phase that ensures the regular bud development of deciduous fruit trees. Dormancy can significantly impact subsequent developmental phases in perennial woody plants, as it is essential to their survival through freezing temperatures in winter (Faust et al., 1997). As a consequence, an irregular dormancy process can provoke the erratic budbreak or flowering of fruit tree species which may cause significant economic and technical problems at harvest (Lavee and May, 1997).

Dormancy is a complex phenomenon due to an interaction between genotype and environment. Buds may exist at three different levels of dormancy (Sarvas, 1974; Lang et al., 1987): para-dormancy (where growth is regulated by endogenous plant factors outside the bud); endo-dormancy (where growth is regulated by physiological factors inside the bud) and eco-dormancy (where growth is regulated by external environmental factors). At the end of the summer, newly-formed buds enter a period of inactivity which may be controlled by a decreasing day length (Caffarra et al., 2011), combined or not with low temperatures at the beginning of autumn (Heide and Prestrud, 2005; Penfield, 2008). This process causes the leaves and flower buds of deciduous fruit trees to enter a status characterized by reduced activity (endo-dormancy period). Generally, it is considered that a specific accumulation of chilling temperatures is necessary to overcome endo-dormancy. Consequently, mild or warm temperatures during the winter may affect tree phenology and provoke: i) late bud break due to a late dormancy break (Viti and Monteleone, 1991; Sunley et al., 2006) ii) a low percentage of flower bud break (Viti and Monteleone, 1995), and iii) disorganized leafing and blooming, resulting in a high degree of flower bud drop (Erez, 2000).

Among fruit tree species, apricot (*Prunus armeniaca* L.) is whose cultivation is more geographically restricted because of the climatic conditions (Quamme et al., 1982; Guerriero and Bartolini, 1991). It is well known that some apricot cultivars are closely linked to their geographical origin, and consequently display less plasticity of adaptation to other climatic conditions (Bassi et al., 2006). Viti et al., (2010) observed that the low plasticity of certain cultivars might be related to their need to adequately satisfy chilling requirements for dormancy breaking. In the current context of climate change, higher temperatures during winter months might even significantly affect the adaptability of apricot and other fruit or nut species in their production areas (Luedeling et al., 2011). It is therefore essential to correctly determine the chilling requirements of different cultivars in order to evaluate the impact of future climatic conditions on the dormancy and flowering phases (Campoy et al., 2011a). No clear physiological/genetic markers are currently available to supply the date of endodormancy release. To date, the forcing method has supplied some of the most reliable physiological data. In this context, phenological process-based models are considered to be the best tool to achieve this type of study (Chuine et al., 2003). Broad variability of cultivar behaviour has been identified in the Rosaceae family, related to geographical location and genetic traits. Process-based models, which can describe known or assumed cause-and-effect relationships between biological processes and environmental factors, have been developed to simulate phenological stages for different species (e.g. Chuine et al., 2003).

Many of these models have been developed and adapted to different phases in cultivated plant species (Campoy et al., 2011): to predict dormancy release in peach (Richardson et al., 1974) or apple (Bidabé, 1967), the flowering dates of apricot (Ruml et al., 2010), peach (Schwartz et al., 1997), apple (Rea and Eccel, 2006; Crepinsek et al., 2006; Legave et al., 2008) and sour cherry (Zavalloni et al., 2006), or concerning budbreak, flowering and veraison in grapevine (Garcia de Cortazar Aauri et al., 2009; Caffarra and Eccel, 2010, Parker et al., 2011).

Flowering or budbreak process-based models are generally classified in two groups as a function of the interaction between the dormancy (endo-dormancy) and post-dormancy (eco-dormancy) periods: "sequential" models consider the start of bud growth at the end of dormancy when chilling temperatures are no longer effective during the post-dormancy period (e.g. Richardson et al., 1974; Fuchigami and Nee, 1987; Chuine et al., 2003; Garcia de Cortazar-Aauri, et al., 2009), while in "parallel" models, bud growth can start even if the end of dormancy has not been reached (Hanninen, 1990; Kramer, 1994; Chuine, 2000).

Concerning apricot, the Utah Model (Richardson et al., 1974) has been the most widely used to assess the chilling requirements of several cultivars (Tabuenca, 1964; Bailey et al., 1982; Campoy et al., 2012b; Garcia et al., 1999; Guerriero et al., 2002; Ruiz et al., 2007, Viti et al., 2010), although recent studies have tested other models to simulate these phases: the Binary model and Bidabé model, (Legave et al., 2010), and the Dynamic Model (Fishman et al., 1987; Ruiz et al., 2007; Viti et al. 2010; Campoy et al., 2012b). However, the scarcity of observations regarding release from dormancy in woody perennial species has so far prevented the implementation of work on modelling this phase.



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

The present study tried to determine and parameterize the best phenological process-based model to estimate dormancy release in apricot species. A set of process-based models was selected in order to simulate chilling requirements. The pertinence of the model selected, regarding its ability to adequately describe the species response to temperature during the dormancy period, was then analysed.

2. Materials and Methods

2.1 Plant materials and phenological data

A large database on dormancy release dates (DRD) was utilized to parameterize and compare the different phenological models (Table 1). These phenological data covered the period 1998 to 2011 and were collected by three scientific research institutes in France (French National Institute for Agricultural Research), Italy (University of Pisa) and Spain (Department of Plant Breeding – CEBAS-CSIC). The database thus comprised 88 experimental observations of dormancy release dates recorded for twenty-three apricot cultivars under three different climatic conditions. The dormancy release dates collected in France (Nîmes) corresponded to a series of 12 years (1998-2010) on one cultivar that was only grown in France. In Italy, the 37 dates concerning 15 cultivars were recorded during the periods 1999-2000 and 2005-2011. In Spain, the 39 dates concerning 13 cultivars were collected between 2003 and 2009. To our knowledge, this is the most important database of observed dormancy release dates that has never yet been used to investigate this developmental stage. In addition, the cultivars used were representative of genetic diversity in the apricot (Supplementary data - Table 1).

The DRD was determined using the forcing test according to the protocol proposed by Guerriero et al., (2000, 2002) in Italy and Spain, and the forcing test proposed by Tabuenca (1967) in France (Supplementary data - Table 2). Both tests consist in exposing cuttings to warm temperatures in a growth chamber in order to provoke flower bud development following exposure to low temperatures under field conditions for different periods of time. Cuttings were collected in the field between December and blooming time, at 7 to 15-day intervals. These fruiting shoot cuttings were kept in water and incubated for one week under controlled conditions. Before and after 7 days of forcing conditions, samples of flower buds (according to Guerriero et al., 2000, 2002) or floral primordia (according to Tabuenca, 1967) were fresh weighed in order to detect any weight loss triggered by sap flow, thus indicating that physiological activity had resumed in the bud and dormancy had been broken. The end of endo-dormancy was determined when, after forcing, the fresh weight of floral primordia shifted from a stable value to a rapid increase (according to Tabuenca, 1967), or when weight increased by at least 25-30% according to Guerriero et al., (2000, 2002). A further evaluation of dormancy release was ensured by observing phenological transition ($\geq 30\%$) from Baggioolini's (1952) stage A (dormant bud) to B-C (pink sepal clearly visible). Moreover, even though the Tabuenca and Guerriero protocols differ principally with respect to the preparation of the plant material to be forced (Supplementary data - Table 2), a comparative study of the two methods found that during the dormancy period, the weight curves for whole flower bud and primordium were comparable (Guerriero, 1981) (Supplementary data – Table 3).

2.2 Meteorological data and climatic conditions

The experimental sites were located in three countries around the Mediterranean basin. The first site was a germplasm orchard on the INRA Experimental Farm Amarine near Nîmes (43° 50 N, 4°21 E). The second site, Venturina (43°02N; 10°36 E), was a germplasm collection belonging to the University of Pisa research station situated in a coastal area of Tuscany (Italy), while the third site Cieza-Calasparra, in the Murcia region of Spain (38°16 N; 1°16 W) was the most southern experimental orchard involved in this study.

Minimum and maximum temperatures were recorded by automatic data loggers: Tinytag Plus1 (Gemini Data Loggers, West Sussex, UK, 2003) in Italy and Escort1 (Datalogging Systems, Buchanan, Virginia, USA, 2002) in Spain. At the French site, temperature data were supplied by the local weather station (WMO protocol) on the INRA Experimental Farm (Amarine) which is very close to the germplasm orchard (INRA - Agroclim - Climatic Database). The average daily temperature was calculated as the arithmetic mean of the daily maximum and minimum temperatures. The climatic conditions at the three experimental sites were substantially similar, although some differences characterised each location (Fig. 1). The Italian site was the closest to the sea and characterized in November and December (first months of dormancy) by the highest minimum temperatures (2.5°C higher in November versus the French and Spanish sites). As a consequence, the Amarine site in France was found to be the coldest site, mainly



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

regarding its minimum temperatures between December and February, with temperatures that were 1.5°C lower than the other sites (Fig. 1a). The Spanish site displayed the highest maximum temperature throughout the period, with an average difference of about 4°C-5°C versus the sites in Italy and France (Fig. 1b). These conditions could be considered as representative of the variations expected in temperate regions where apricots are cultivated.

2.3 Phenological process-based models used to simulate dormancy release

Five different phenological process-based models were tested to simulate dormancy release: the Growing Degree-Day (GDD), Sigmoid (SIG) (Hänninen 1990), Normal (NOR) (Chuine et al., 2003), Bidabè (BID) (1965a, b), and Smoothed Utah (SU) models (Richardson et al., 1974; Bonhomme et al., 2010) (Table 2).

All five models assume that dormancy release (DRD) occurs when the sum of the state of chilling (S_c) reaches a critical value denoted C^* (Eqn. 1 in Table 2)

$$S_c = \sum_{t_0}^{DR} R_c \geq C^* \quad (\text{Eqn. 1})$$

where t_0 is the start date of accumulation and R_c is the rate of chilling, which is a function of temperature, on either an hourly or daily basis. The five models differ according to this function (Table 2).

The growing degree-day model (GDD – Eqn 2 in Table 2), is usually used to model the post-dormancy period; for example, harvest time in peach (Marra et al., 2002, Mounzer et al., 2008) or bloom and harvest in apricot (Ruml et al., 2010). The sigmoid (SIG - Eqn 3 in Table 2) and Normal (NOR - Eqn 4 in Table 2) models have been used to simulate budburst (Hänninen 1990; Kramer 1994) and dormancy release, respectively, in several species (Chuine et al., 2000). As Chuine (2000) described, the GDD and SIG models are particular cases of the Normal model (NOR - Eqn 4 in Table 2) (Supplementary data – Fig. 1). The Smoothed Utah model (SU - Eqn 5 in Table 2) transforms the broken line proposed by Richardson et al. (1974) into a continuous curve. This model is a version of the Modified Utah model proposed by Linvill (1990) and already tested in peach (Bonhomme et al., 2010). It is specific in that it proposes a broad response to temperature, even with negative effects, by varying its parameters (Supplementary data – Figure 1).

The calculation of chilling units in the Bidabè model (BID - Eqn 6 in Table 2) is based on the Q_{10} concept which consists in an arithmetic progression of 10°C in temperature causing an action with a geometric regression of ratio Q10 (Bidabè 1965 a, b). This is the only model that uses daily minimum and maximum temperatures rather than daily mean temperatures. Bidabè's model has been used to predict the dormancy release of grapevine (Garcia de Cortazar Atauri et al., 2009) and apricot (Legave et al., 2010) and the blooming time of apple (Bidabè 1965 a, b; Rea and Eccel, 2006).

2.4 Evaluation model

The models were evaluated in terms of their efficiency and complexity by applying two criteria: (i) efficiency and (ii), root mean squared error. The efficiency of a model is reflected by the percentage of variance it explains (EF; Greenwood et al., 1985; Eqn 7). Negative efficiency indicates that the model performs worse than the null model (mean date of DRD dataset), while a value above zero indicates that the model explains more variance than the null model (with a maximum value of 1). Efficiency is calculated as:

$$EF = 1 - \frac{\left(\sum_{i=1}^n (S_i - O_i)^2 \right)}{\left(\sum_{i=1}^n (O_i - \bar{O})^2 \right)} \quad (\text{Eqn 7})$$

where S_i is the simulated date, O_i the observed date, \bar{O} the mean of observed values in the dataset used and n the number of observations.

The root means squared error (RMSE, Armstrong and Collopy, 1992, Eqn 8) provides the mean error of the prediction in days. It is calculated as:



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

$$\text{RMSE} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (S_i - O_i)^2}{n}} \quad (\text{Eqn 8})$$

where S_i is the simulated date, O_i the observed date and n the number of observations.

2.5 General procedures for model parameterisation

Model parameters were fitted using the Metropolis simulated annealing algorithm as suggested by Chuine et al., (1998).

Parameter t_0 was fixed at 1st October (t_{00}), 15 October (t_{01}), and 1st November (t_{02}) in all models in order to detect the most probable time for the onset of dormancy in light of previous studies on dormancy progression in the apricot under different Mediterranean conditions (Campoy et al., 2011b, c). All models except the BID model (which already uses minimum and maximum temperatures in the same equation) were tested using minimum, mean and maximum daily temperatures. The NOR and SU models were also tested using hourly temperatures (Table 2). These hourly temperatures were estimated using a linear interpolation between the minimum and maximum temperatures on day n and the maximum temperature on day n and the minimum temperature on day $n+1$, assuming a day length of 24 h (Richardson et al., 1974, 1975; Garcia de Cortazar-Atauri et al., 2009). Parameter Tb in the GDD model was locked at temperatures above 0°C.

Finally, the five models (BID, NOR, SU, GDD, SIG) were evaluated across all cultivars to predict DRD accurately at the species level.

3. Results

3.1 Comparison of model performance in simulating the apricot dormancy release date at species level

The performance of the models fitted with all the data available on apricot was very poor, regardless of the model, the temperature or the starting date used: RMSE values were very high (16 to 39 days) and efficiencies very low or even sometimes negative (Table 3).

GDD and SIG were the worst models, producing respectively negative or null efficiency and the highest RMSE values (over 24 days for GDD, and 16 for SIG) (Table 3). These two models were thus excluded from the remainder of the analyses. Moreover, the NOR and SU models yielded lower efficiency and higher RMSE when fitted with maximum temperatures rather than minimum, mean and hourly temperatures (Table 3). However the errors obtained with these models are still too high in order to provide accurate simulation of DRD at species level.

3.2 Comparison of model performance in simulating the apricot dormancy release date using precocity groups.

Previous results clearly showed that it was not possible to find a single model to simulate the DRD using all the data available together. Thereafter different precocity groups were created.

The DRD recorded in three different areas of the Mediterranean basin was characterized by a broad amplitude of variation at a local level. For example, in Spain, the DRD can occur as early as 22 December (Currot) or as late as 3 March (Orange Red). Similar DRD date intervals of 72 days have been recorded in Italy between 28 December (Currot) and 9 March (Stark Early Orange). This broad amplitude may result from the considerable plasticity or genetic diversity of the cultivars. Because of spread of these dates, the cultivars were divided into three DRD precocity groups: early, intermediate and late. The classification was made by operator experts using the flowering observations collected in the three sites of the study. A common model suitable for the three groups was then expected. The assumption is that the precocity classification of dormancy release is similar to that which can be made with flowering data (Pouget, 1972), however this classification is not absolute.



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Thereafter the remaining three models (BID, NOR and SU) were fitted with each of these precocity groups separately (Table 4). The three groups differed for the temperature determining the significant effect on dormancy release. Independently to the model the significant lower RMSE was found with the mean temperature for the late cultivars (RMSE 11.0) and with the minimum temperature for the early cultivars (RMSE 6.9). For the intermediate cultivars lower RMSE, was obtained with both mean (10.1) and minimum (10.2) temperatures, respectively.

For late group the best efficiency (0.24 of EF and 10.4 days of RMSE) was clearly obtained with SU model. For early group NOR model produced best performance, characterised by a prediction error of 6.5 days and an EF of 0.32. However SU model showed a very similar and good prediction (RMSE of 6.7, EF of 0.30). In the case of intermediate group all models showed similar levels of efficiency, however, on the basis of RMSE the best performance was obtained with SU model, (9.8 days of RMSE and 0.41 of EF). Generally for all cultivars the better performances were obtained with SU model differing between precocity groups for control temperature on dormancy release. Finally, whatever the precocity group, the effect of the starting date was again negligible, even if t_{01} (October 15th) was the common date of the best performances (Table 4).

Effective range temperature was quite different within models. The response functions (NOR and SU) to minimum temperature obtained for early group showed a similar effective temperature range with a common upper limit at +14°C (Fig. 2a). This group was the only to show a negative effect of high temperatures (greater than 14°C) on development. Similar range although in terms of mean temperature was observed for intermediate group using both NOR and SU models (Fig. 2b). On the contrary for late cultivar the effective mean temperatures were ranged from +3°C and 30°C using the SU model. Despite this broad temperature range the most important temperature effects were observed only until 15°C (Fig. 2c).

Finally, Bidabé model and hourly temperatures tests were not able to provide accurate results (Table 4).

3.3 Comparison of model performance in simulating the apricot dormancy release date of cultivars.

At cultivar level the simulation of DRD was made by using SU and NOR models considering the similarity of their response to the temperature for different precocity groups (Fig. 2 a, b, c).

The new calibration carried out with both models for each cultivar showed an improvement of the capacity of the model to predict DRD (Table 5) mainly with the SU model (Fig. 3). The EF reached satisfactory values ranged between 0.70 of a late cultivar (Orange Red) and 0.88 of an intermediate cultivar (Goldrich). Similarly, the RMSE was ranged from a minor error of 2.5 days for an intermediate cultivar (Rouge de Roussillon) and 6.6 days for a late cultivar (Orange Red).

The analysis of curves response to the temperature showed a coherence between functions obtained at the level of group (Fig. 2 a, b and c) and also of the cultivar (Fig. 2 d, e and f). Early cultivar studied (Currot) clearly showed that it was mainly drive by the minimum temperatures, while the intermediate (San Castrese, Rouge de Roussillon, Goldrich) and late cultivars (Orangered), are driven by mean temperature.

In the case of early cultivar (Currot) the response functions of SU and NOR appeared similar (Fig. 2d), even if the quality of prediction by NOR (EF = 0.67) was lower respect to that of SU (EF = 0.77) (Table 5). This degradation was mainly due to the impossibility of the NOR model to take into account a negative effect of high temperatures. Simulations of intermediate cultivars clearly showed that SU and NOR models produce very similar response functions to the temperature (Fig. 2e) then similar efficiency of prediction (Table 5). It is important to note that all tested models of the three cultivars have a higher temperature threshold around 13-15 ° C. Only Rouge de Roussillon seems to have two cardinal temperatures to describe its response to temperature (-10 to 20 ° C). Finally, for late cultivar only the SU model was able to provide an accurate prediction of DRD. The curve response of the Orangered cultivar was similar to that of late group, with a little negative effect starting from 20°C (Fig. 2f). The dispersion of observed and predicted DRD by SU model for each cultivar showed a good quality of simulation and the coefficient of determination (R²) was ranged between 0.55 and 0.88 for San Castrese and Goldrich, respectively (Fig. 3b).

4 Discussion

4.1 Performance of the selected models in simulating the DRD of apricot at the species level

To our knowledge, the present study constituted the first attempt to calibrate a phenological process-based model using experimental data on dormancy release at the species level from a large database specific to apricot. This is the



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

first large database of DRD concerning cultivars with different chilling requirements and growing at locations characterised by different climatic conditions. Most previous studies had tested dormancy release models with statistical methods using only budbreak or flowering dates (i.e. Chuine et al., 2000; Cesaraccio et al., 2004; Garcia de Cortazar-Atauri et al., 2009; Luedeling et al., 2009; Caffarra et al., 2011) or with a long dataset on dormancy release but in a single cultivar (i.e. Bonhomme et al., 2010; Legave et al., 2010).

The five standard process-based phenological models (GDD, SIG, NOR, BID, SU) that were compared during our study failed to explain DRD at the species level. In general, the quality of the DRD prediction was very poor. The results obtained using the GDD and SIG models were not surprising because these models are usually applied to describing responses to temperature during the post-dormancy period. However, results obtained by using classic DRD models (NOR, BID, SU) were unsatisfactory when the entire dataset was used (RMSE equal of 16), by comparison with previous studies (Legave et al., 2010). This was due to the broad dispersion of data, even from a single site, because of major differences in cultivar precocity. At this point we observed the need to separate the global dataset in different precocity groups to achieve satisfactory model performance without changing the objective to find a single model at species level.

The analysis of the best model achieved for each group allows describing general plant responses which were evaluated considering their relevance on the ecophysiology of the species. This procedure allowed providing better prediction of DRD (RMSE of 7 to 10 days against 16 days for the entire dataset). However the analysis showed unexpected different temperature responses between the precocity groups. These findings clearly demonstrated the complexity of simulating dormancy release when compared to other phenological stages (i.e. flowering time in grapevine Parker et al., 2011) and using classic methods (Chuine et al., 1999).

4.2. Using models to understand ecophysiological response to the temperature

The overall analysis of the results clearly shows significant differences of the temperature response within a single species which were not observed until now. This study showed that depending on the precocity group, it could be the minimum or the mean temperature to drive the plant response. This contrasts with previous results obtained in other studies, which showed an exclusive effect of mean temperatures (Unified Chuine) or minimum and maximum daily temperatures (Bidabé model) or hourly temperatures (Richardson, Erez models) on the calculation of the DRD. However, although these studies show higher simulation values, were conducted in a single site and on a single cultivar. The opportunity to work with various cultivars in different locations allowed showing these contrasted effects, which were confirmed by the analysis of the results by precocity group and cultivars within each group.

The early cultivars seem driven by the lowest temperatures during the day (probably minimum temperature in the morning). This suggests that early cultivars have the ability to break dormancy even during the mildest winters, which could produce very early bud break. These varieties are also the only to have a clear negative effect of high temperatures on development. This kind of effect was already showed in literature (i.e. Utah model, Richardson 1974), even if it is not easy to be observed in the reality (Bonhomme et al., 2010). In this case, more specific studies will be necessary to establish clearly the negative effect of warm temperatures on dormancy release.

In contrast, this study clearly showed that intermediate and late cultivars are driven by mean temperatures, and with a temperature response much broader than had been shown in previous studies. Nevertheless, both groups are quite different in the shape of the response function to the temperature. While the intermediate group curve describes a typical "all or nothing" response with sensitivity to temperatures below 14°C (figure 2b), the late group presents a response decreasing from 3°C (figure 2c). All three responses were confirmed by the analysis performed on cultivars of each precocity group. In the case of the intermediate group the analysis was performed on three different cultivars showing some small differences and a similar inflection point around 13.8°C (Fig. 2 e). Moreover, this threshold (14°C) was also described for apricot by Campoy et al., (2012b). Overall, either in terms of the species, or of the precocity group, or of the cultivar, the results suggest that there is a diversity of temperature responses as it was recently showed by genetic analysis using apricot progenies (Bourghiba et al., 2012). In addition, the current modeling study provided further information to understand which factors play or not a role in the DRD achievement. Another interesting result is the lack of significant effect of the starting date of chilling unit accumulation on model performance, suggesting that in the regions studied, the temperatures before October have little impact on the DRD. In the literature, the starting dates for different species may be 1st August (e.g. Garcia de Cortazar-Atauri et al., 2009), 1st September (e.g.2003) or 1st



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

October (e.g. Legave et al., 2010). Our results therefore raise questions as to the real impact of temperature during these early periods in the apricot.

The DRD simulation at level of cultivar produced a very good prediction suggesting a reliable calibration (Fig. 3). SU model provided suitable prediction for the three precocity groups and was able to reproduce the physiological behavior of apricot trees during endodormancy time. Bonhomme et al., (2010) indicate SU as the best model to predict DRD of *Prunus persica* L. under the climatic conditions of the France Center. In relation to the current study we can further suggest SU model suitable for a wide area of Mediterranean Basin. Moreover, for intermediate group of cultivar NOR model also provided a good prediction. By a mathematical point of view; the NOR model could be considered a particular form of SU model.

5. Conclusions

The present study attempts to calibrate a phenological process-based model using experimental data on dormancy release from a largest ever used database specific to apricot. Study dormancy release is difficult because it is hard to obtain experimental data of this stage. The current study allowed proposing a group of models (SU and NOR) to simulate DRD for apricot. These models better explain DRD variability between years and sites in different precocity groups considering different temperature mainly involved in the control of dormancy release. Results obtained allowed to provide an accurate DRD simulation using the parameters of each precocity groups or by cultivar when enough data are available. However, even if we could discuss and questioning certain assumptions so far accepted, much more experimental data are necessary from several contrasted climatic conditions and cultivars would be necessary in order to test these features.

These studies, in a context of climate warming, can also provide guidelines for adaptation strategies for apricot cultivars. The results obtained opens new perspectives for the modelling of dormancy release in fruit trees and the definition of breeding strategies through the use of appropriate combinations of genetic components designed to target an ideotype adapted to future climatic conditions (Hammer et al., 2005; Hammer et al., 2006, Wilczek et al. 2009). The relationship between precocity and genetic factors also needs to be investigated. Finally, experimental work is required in order to broaden the database currently available and thus improve characterization of the effects on dormancy release of environmental factors such as the photoperiod, and to validate the performance of the SU model.

Acknowledgements

This work was funded by the "MAP C1-2009-Abricotier/CEP Innovation Project" (France). The authors would like to thank Marc Bonhomme (INRA, UMR 547 PIAF) for information concerning the Smoothed Utah model and José Egea (CEBAS-CSIC) for supplying experimental data.

References

- Armstrong, J.S., Collopy, F., 1992. Error Measures For Generalizing About Forecasting Methods: Empirical Comparisons Int. J. Forecasting. 8, 69–80.
- Baggiolini, M., 1952. Stade repères du pecher. Revue Romande d'Agriculture. Vit. Arbor. 4, 29–35.
- Bailey, C.H., Kotowski, S., Hough, L.F., 1982. Estimate of chilling requirements of apricot selections. Acta Hort. 121, 99–102.
- Bassi, D., Bartolini, S., Viti, R., 2006. Recent advances on environmental and physiological challenges in apricot growing. Acta Hort. 717, 23–31.
- Bidabé, B., 1965a. Contrôle de l'époque de floraison du pommier par une nouvelle conception de l'action de températures. CR Acad Agric Fr 49, 934–945.
- Bidabé, B., 1965b. L'action des températures sur l'évolution des bourgeons de l'entrée en dormance à la floraison. Congrès Pomologique. 96, 51–56.
- Bonhomme, M., Rageau, R., Lacoite, A., 2010. Optimization of endodormancy release models, using series of endodormancy release data collected in France. Acta Hort. 872, 51–60.
- Bourguiba, H., Audergon, J.M., Krichen, L., Farah, N.T., Mamouni, A., Trabelsi, S., Khadari, B., 2012. Genetic diversity and differentiation of grafted and seed propagated apricot (*Prunus armeniaca* L.) in the Maghreb region. Sci Hort. 142, 7–13.



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, Ed. Springer-Verlag, New York.
- Caffarra, A., Eccel, E., 2010. Increasing the robustness of phenological models for *Vitis vinifera* cv. Chardonnay. *Int. J. Biometeorol.* 54, 255–267.
- Caffarra, A., Donnelly A., Chuine I., Jones M.B., 2011. Modelling the timing of *Betula pubescens* budburst. I. Temperature and photoperiod: a conceptual model. *Clim. Res.* 46, 147 – 157.
- Caffarra, A., Donnelly A., Chuine I., 2011. Modelling the timing of *Betula pubescens* budburst. II Integrating complex effects of photoperiod into process-based models. *Clim. Res.* 46, 159 – 170.
- Campoy, J.A., Ruiz, D., Egea, J., 2011a. Dormancy in temperate fruit trees in a global warming context: A review. *Sci. Hortic.* 130(2), 357-372.
- Campoy, J.A., Ruiz, D., Egea, J., 2011b. Seasonal progression of bud dormancy in apricot (*Prunus armeniaca* L.) in a Mediterranean climate: a single-node cutting approach. *Plant Biosyst.* 145, 596–605.
- Campoy, J.A., Ruiz, D., Allderman, L., Cook, N.G., Egea, J., 2011c. Clinal variation of dormancy progression in apricot. *S. Afr. J. Bot.* 77, 618–630.
- Campoy, J.A., Ruiz, D., Egea, J., 2012a. Temperature efficiency for dormancy release in apricot varies when applied at different amounts of chill accumulation. *Plant Biology* doi:10.1111/j.1438-8677.2012.00636.x
- Campoy J.A., Ruiz D., Cook N.G., Allderman L., Egea J., 2012b. The fulfilment of chilling requirements and the adaptation of apricot (*Prunus armeniaca* L.) in warm winter climates: An approach in Murcia (Spain) and the Western Cape (South Africa). *Eur. J. Agron.* 37, 43–55.
- Cesaraccio, C., Spano, D., Snyder, R.L., Duce, P., 2004. Chilling and forcing model to predict bud-burst of crop and forest species. *Agric. For. Meteorol.*, 126, 1–13.
- Chuine, I., 2000. A unified model for budburst of trees. *J. Theor. Biol.* 207, 337–347.
- Chuine, I., Cour, P., Rousseau, D.D., 1998. Fitting models predicting dates of flowering of temperature-zone trees using simulated annealing. *Plant Cell Environ.* 21, 455–466.
- Chuine, I., Kramer, K., Hanninen, H., 2003. Plant development models, in: Schwartz, M.D. (ed), *Phenology: An Integrative Environmental Science*, Kluwer, pp. 217–235.
- Crepinsek, Z., Kajfež-Bogataja, L., Bergant, K., 2006. Modelling of weather variability effect on fitophenology. *Ecol. modell.* 194, 256–265.
- Erez, A., 2000. Bud dormancy: phenomenon, problems and solutions in the tropics and subtropics, in: Erez (Eds.), *Temperate Fruit Crops in Warm Climates*, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 17–48.
- Faust, M., Erez, A., Rowland, L.J., Wang, S.Y., Norman, H.A., 1997. Bud dormancy in perennial fruit trees: physiological basis for dormancy induction, maintenance, and release. *HortScience* 32, 623–629.
- Fuchigami, L.H., Nee, C.C., 1987. Degree growth stage model and rest-breaking mechanisms in temperate woody perennials. *Hortscience.* 22, 836–845.
- Garcia, E.G., Guerriero, R., Monteleone, P., 1999. Apricot bud chilling and heat requirements in two different climatic areas: Murcia and the Tuscan Maremma. *Acta Hortic.* 488, 289-294.
- Garcia de Cortazar Atauri, I., Brisson, N., Gaudillere, J.P., 2009. Performance of several models for predicting budburst date of grapevine (*Vitis vinifera* L.) *Int. J. Biometeorol.* 53, 317-326.
- Garcia de Cortazar-Atauri, I., Brisson, N., Baculat, B., Seguin, B., Legave, J.M., Calleja, M., Farrera, I., Guedon, Y., 2010. Analysis of the flowering time in apple and pear and bud break in vine, in relation to global warming in France ISHS *Acta Hortic.* 872,61-68.
- Greenwood, D.J., Neeteson, J.J., and Draycott, A., 1985. Response of potatoes to N fertilizer: dynamic model. *Plant Soil.* 85, 185–203.
- Guerriero, R., 1981. L'évolution de l'accroissement des bourgeons a fleur pendant la periode de la dormance. *Acta Hortic.* 85, 419-440.
- Guerriero, R., Bartolini, S., 1991. Main factors influencing cropping behaviour of some apricot cultivars in coastal areas. *Acta Hortic.* 293, 229–243.
- Guerriero, R., Viti R., Monteleone, P., 2000. Metodi per la valutazione del fabbisogno termico delle gemme a fiore di nuove varietà di albicocco. *Acts Congres. "Environment et Identité en Méditerranée"*. Corte (France), pp., 205-210.
- Guerriero, R., Viti, R., Monteleone, P., Gentili, M., 2002. La valutazione della dormienza nell'albicocco: tre metodi a confronto. *Frutticoltura* 3, 73–77.



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

- Hammer G., Chapman, S., van Oosterom, E., Podlich, D.W., 2005. Trait physiology and crop modeling as a framework to link phenotypic complexity to underlying genetic systems. *Aus. J. Agr. Res.* 56, 947 – 960.
- Hammer, G., Cooper, M., Tardieu, F., Welch, S., Walsh, B., Van Eeuwijk, F., Chapman, S., Podlich, D.W., 2006. Models for navigating biological complexity in breeding improved crop plants. *Trends Plant Sci.*, 11, 587–593.
- Hanninen, H., 1990. Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions. *Acta For. Fenn.* 213, 1-47.
- Heide, O.M., Prestrud, A.K., 2005. Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear. *Tree Phys.* 25, 109–114.
- Heide, O.M., 2008. Interaction of photoperiod and temperature in the control of growth and dormancy of *Prunus* species. *Sci. Hortic.* 115(3), 309-314.
- Kramer, K., 1994. Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica*. *J. Appl. Ecol.* 31, 172-181.
- Lang, G.A., Early, J.D., Martin, G.C., Darnell, R.L., 1987. Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *Hortscience* 22, 371-377.
- Lavee, S., May, P., 1997. Dormancy of grapevine buds-facts and speculation. *Aust J. Grape Wine Res.* 3,31–46.
- Legave, J.M., Garcia, M., Marco, F., 1982. Some descriptive aspects of drops process of flower buds or young flowers on apricot in south of France. *Acta Hortic.* 121, 75–83.
- Legave, J.M., Clauzel, G., 2006. Long-term evolution of flowering time in apricot cultivars grown in southern France: which future impacts of global warming? *Acta Hortic.* 717, 47–50.
- Legave J.M., Farrera, I., Almeras, T., Calleja, M., 2008. Selecting models of apple flowering time and understanding how global warming has had an impact on this trait. *J. Hort. Sci. Biotec.* 83, 76–84.
- Legave, J.M., Baculat, B., Brisson, N., 2010. Assessment of Chilling Requirements of Apricot Floral Buds: Comparison of Three Contrasting Chilling Models under Mediterranean Conditions. *Acta Hortic.* 872, 41-49.
- Linsley-Noakes, G.C., Allan, P., 1994. Comparison of two models for the prediction of rest completion in peaches. *Sci. Hortic.* 59, 107–113.
- Linville, D.E., 1990. Calculating Chilling Hours and Chill Units from Daily Maximum and Minimum Temperature Observations'. *Hortscience* 25(1), 14-16.
- Luedeling, E., Zhang, M., McGranahan, G., Leslie, C., 2009. Validation of winter chill models using historic records of walnut phenology. *Agric. For. Meteorol.* 149, 1854–1864.
- Luedeling, E., Girvetz, E.H., Semenov, M.A., Brown, P.H., 2011. Climate change affects winter chill for temperate fruit and nut trees. *PLoS ONE* 6 (5), e20155, doi:10.1371/journal.pone.0020155.
- Marra, F.P., Inglese, P., Dejong, T.M., Johnson, R.S., 2002. Thermal Time Requirement and Harvest Time Forecast for Peach Cultivars With Different Fruit Development Periods, *Acta Hortic.* 592, 523-529.
- Mounzer, O.H., Conejero, W., E., Nicolàs, I., Abrisqueta, Y.V., Garcia-Orellana, L.M., Tapia, J., Vera, J.M., Abrisqueta, M., del Carmen Ruiz-Sanchez, 2008. Growth pattern and phenological stages of early-maturing peach trees under a mediterranean climate. *Hortscience* 43(6), 1813-1818
- Orlanza, A., 2002. Valutazione del fabbisogno in freddo dell'albicocco: metodi a confronto. Master thesis of Pisa University.
- Parker, A.K., De Cortázar-Atauri, I., Van Leeuwen, C., Chuine, I., 2011. General phenological model to characterise the timing of flowering and veraison of *Vitis vinifera* L. *Aus. J. Grape Wine Res.* 17(2), 206-216.
- Penfield, S., 2008. Temperature perception and signal transduction in plants. *New Phytol.* 179, 615–627.
- Pouget, R., 1972. Considérations générales sur le rythme végétatif et la dormance des bourgeons de la vigne. *Vitis* 11, 198-217.
- Quamme, H.A., Layne, R.E.C., Ronald, W.G., 1982. Relationship of supercooling to cold hardiness and the northern distribution of several cultivated and native *Prunus* species and hybrids. *Can. J. Plant. Sci.* 62, 137-148.
- Rea, R., Eccel, E., 2006. Phenological models for blooming of apple in a mountainous region *Int. J. Biometeorol.* 51, 1–16
- Richardson, E.A., Seeley, S.D., Walker, D.R., 1974. A model for estimating the completion of rest for “Redhaven” and “Elberta” Peach Trees. *Hortscience* 9, 331–332.
- Richardson, E.A., Seeley, S.D., Walker, R.D., Anderson, J., Ashcroft, G., 1975. Pheno-climatography of spring peach bud development. *Hortscience* 10, 236–237.
- Ruiz, D., Campoy, J., Egea, J., 2007. Chilling and heat requirements of apricot cultivars for flowering. *Environ. Exp. Bot.* 61(3), 254-263.



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

- Ruml, M., Milatović, D., Vulić, T., Vuković, A., 2010. Predicting apricot phenology using meteorological data. *Int. J. Biometeorol.* 55(5), 723-732.
- Sarvas, R., 1974. Investigations on the annual cycle of development of forest trees. II. Autumn dormancy and winter dormancy. *Comm. Inst. For. Fenn.* 84, 1-101.
- Schwartz, M.D., Carbone, G.J., Reighard, G.L., Okie, W.R., 1997. A model to predict peach phenology and maturity using meteorological variables. *Hortscience* 32(2), 213-216.
- Sunley, R.J., Atkinson, C.J., Jones, H.G., 2006. Chill unit models and recent changes in the occurrence of winter chill and spring frost in the United Kingdom. *J. Hortic. Sci. Biotech.* 81, 949-958.
- Tabuenca, M.C., 1964. Necesidades de frio invernal de variedades de albarico- quero, melocotonero y peral. *An. Aula Dei.* 7, 113-132.
- Tabuenca, M.C. 1967. Necesidades de frio invernal de variedades de ciruelo. *An. Aula Dei.* 8:383-391.
- Viti, R., Andreini, L., Ruiz, D., Egea, J., Bartolini, S., Iacona, C., Campoy, JA., 2010. Effect of climatic conditions on the overcoming of dormancy in apricot flower buds in two Mediterranean areas: Murcia (Spain) and Tuscany (Italy). *Sci. Hortic.* 124, 217-224.
- Viti, R., Monteleone, P., 1991. Observations on flower bud growth in some low yield varieties of apricot. *Acta Hortic.* 293, 319-326.
- Viti, R., Monteleone, P., 1995. High temperature influence on the presence of flower bud anomalies in two apricot varieties characterized by different productivity. *Acta Hortic.* 384, 283-289.
- Wilczek, A.M., Roe, J.L., Knapp, M.C., Cooper, M.D., Lopez-Gallego, C., Martin, L.J., Muir, C.D., Sim, S., Walker, A., Anderson, J., others, 2009. Effects of genetic perturbation on seasonal life history plasticity. *Science* 323, 930-934.
- Zavalloni, C., Flore, J.A. 2006. Phenological Models of Flower Bud Stages and Fruit Growth of 'Montmorency' Sour Cherry Based on Growing Degree-day Accumulation. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 131, 601-607.



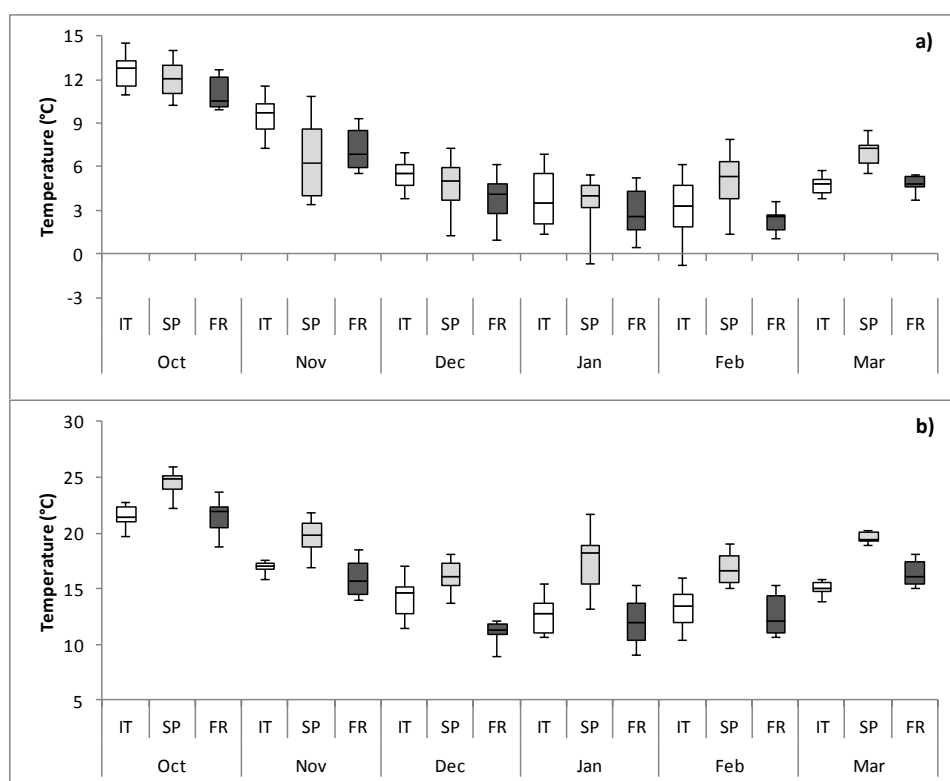
Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Table 1

Description of the database: n = number of dormancy release dates, n_{cv} = number of cultivars.

Country	Region	Site / Institute	Years	n	n_{cv}
France	Languedoc-Roussillon (Gard)	Nîmes - Amarine (INRA)	1998-2010	12	1
Italy	Tuscany	Venturina (Li) (Unipi)	1999-2000, 2005-2011	37	16
Spain	Murcia	Cieza-Calasparra (CEBAS)	2003-2005, 2007-2009	39	13
Total				88	23

Fig. 1. Main climatic characteristics of the three experimental sites under evaluation. Minimum (a) and maximum (b) daily temperatures from October to March in Italy (IT - □) Spain (SP - ■) and France (FR - ■). (The values given are the means over eight years between 2002 and 2009).



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Table 2a
Model equations and definition of variables and parameters

General assumption of dormancy release occurrence		(Eqn 1)	$S_c = \sum_{t_0}^{DR} R_c \geq C^*$
Model	Temperature (°C)		Equation
Growing Degree Days (GDD)	Minimum, maximum and mean daily temperatures	(Eqn 2)	$\begin{aligned} \text{if } (x_t \leq T_b) \quad R_c = GDD(x_t) = 0 \\ \text{if } (x_t > T_b) \quad R_c = GDD(x_t) = x_t - T_b \end{aligned}$
Sigmoid (SIG)	mean daily temperatures	(Eqn 3)	$R_c = SIG(x_t) = 1/e^{d(x_t - e)}$
Normal (NOR)		(Eqn 4)	$R_c = NOR(x_t) = 1/e^{a(x_t - c)^2 - b(x_t - c)}$
Smoothed Utah (SU)	Minimum, maximum and mean daily temperatures. Hourly temperatures	(Eqn 5)	$\begin{aligned} \text{if } (x_i < min) \& (x_i < T_{m1}) \& (c1 * (T_{m1} - x_i)) > 700 \quad R_c = SU(x_i) = 0 \\ \text{if } (x_i < min) \& (x_i < T_{m1}) \& (c1 * (T_{m1} - x_i)) < 700 \quad R_c = SU(x_i) = \frac{1}{1 + \exp(c1 * (T_{m1} - x_i))} \\ \text{if } (x_i > min) \& (x_i < T_{m1}) \& (x_i < T_{opt}) \quad R_c = SU(x_i) = 1 + d1 * (x_i - T_{opt})^2 \\ \text{if } (x_i > min) \& (x_i < T_{m1}) \& (x_i > T_{opt}) \quad R_c = SU(x_i) = False \\ \text{if } (x_i > min) \& (x_i < T_{m1}) \& (x_i < T_{opt}) \& (x_i < T_{n2}) \quad R_c = SU(x_i) = 1 + (d2 * (x_i - T_{opt})^2) \\ \text{if } (x_i > min) \& (x_i < T_{m1}) \& (x_i < T_{opt}) \& (x_i > T_{n2}) \& (c2 * (T_{n2} - x_i)) < 700 \quad R_c = SU(x_i) = \min + \left(\frac{1 - \min}{1 + \exp(c2 * (T_{n2} - x_i))} \right) \\ \text{if } (x_i > min) \& (x_i < T_{m1}) \& (x_i < T_{opt}) \& (x_i > T_{n2}) \& (c2 * (T_{n2} - x_i)) > 700 \quad R_c = SU(x_i) = 0 \end{aligned}$
Bidabé (BID)	Minimum and maximum daily temperature	(Eqn 6)	$R_c = BID(x_x, x_n) = Q_{10}^{\frac{-x_x}{10}} + Q_{10}^{\frac{-x_n}{10}}$

Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Table 2b
Definition of variables and parameters

Variables		Parameters	
Name	Units	Name	Units
$c1 = 4 * \frac{1}{T_{opt} - T_{m1}}$ $c2 = 4 * \left(\frac{1 + \min}{(T_{opt} - T_{n2}) * (1 - \min)} \right)$ $d1 = \frac{-0.5}{(T_{opt} - T_{m1})^2}$ $d2 = \frac{1 + \min}{2(T_{opt} - T_{n2})^2}$	Smoothed Utah model temporal variables	T_b	Base temperature (°C)
x_t	Temperature (°C).	a, b, c, d, e	Normal constants
x_n	Daily minimum temperature (°C)	min, T_{m1} , T_{n2} , T_{opt}	Smoothed Utah model parameters
x_x	Daily maximum temperature (°C)	Q_{10}	Bidabe model constant
		R_c	Chilling rate



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Table 3

Result of the fitting of the five models for the prediction of dormancy release using data from all cultivars. Models were fitted using either hourly, maximum, minimum and mean daily temperatures and three different dates to start computing of the action of temperature (t_{00} : 1st October; t_{01} : 15 October; t_{02} : 1st November).

Temperature	Date	Model †									
		GDD		SIG		BID*		NOR		SU	
		RMSE	EF	RMSE	EF	RMSE	EF	RMSE	EF	RMSE	EF
Maximum	t_{00}	27.8	-1.82	16.6	0			16.4	0.03	33.63	-3.12
	t_{01}	26.2	-1.49	16.6	0			16.2	0.05	16.23	0.04
	t_{02}	24.3	-1.16	16.6	0			16.4	0.02	16.31	0.03
Minimum	t_{00}	39.0	-4.56	16.5	0.01			15.6	0.12	15.31	0.15
	t_{01}	38.2	-4.31	16.5	0.01			15.7	0.10	15.40	0.14
	t_{02}	36.2	-3.78	16.5	0.01			15.6	0.12	15.29	0.15
Mean	t_{00}	27.3	-1.73	16.6	0	15.6	0.11	15.6	0.11	15.67	0.11
	t_{01}	26.4	-1.54	16.6	0	15.6	0.11	15.5	0.12	15.31	0.15
	t_{02}	25.3	-1.33	16.6	0	15.8	0.09	15.7	0.10	15.66	0.11
Hourly	t_{00}							15.8	0.09	15.95	0.07
	t_{01}							16.1	0.06	15.77	0.09
	t_{02}							15.9	0.07	15.92	0.08

† Each model was calibrated on 88 dates of dormancy release by means of the forcing test
 GDD: growing degree-day; SIG: Sigmoid; BID: Bidabé; NOR: Normal; SU: Smoothed Utah

* The Bidabe model uses minimum and maximum temperatures in the same equation

RMSE: root means squared error; EF: efficiency of the model



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Table 4

Comparative analysis of the performances of the BID; NOR; SU models for predicting dormancy release of the three precocity groups of cultivars (E = early; M = intermediate; L = late) under a contrasted set of parameters (temperatures, starting dates of computing temperature action)

Group	Temperature	Date	Average †		BID*		NOR		SU	
			RMSE	EF	RMSE	EF	RMSE	EF	RMSE	EF
E (14)‡	Minimum	t ₀₀				6.9	0.25	6.9	0.24	
		t ₀₁	6.9 B			6.5	0.32	6.7	0.30	
		t ₀₂				7.3	0.16	7.3	0.17	
	Mean	t ₀₀			7.8	0.03	7.5	0.12	7.2	0.17
		t ₀₁	7.7 A		7.8	0.04	7.7	0.06	7.7	0.07
		t ₀₂			7.9	0.02	7.8	0.04	7.9	0.01
	Hourly	t ₀₀					7.9	0.02	7.9	0.01
		t ₀₁	7.9 A				7.9	0.03	7.9	0.02
		t ₀₂					8.0	0.00	8.0	0.00
M (53)	Minimum	t ₀₀				10.3	0.34	10.0	0.38	
		t ₀₁	10.2 b			10.6	0.31	10.2	0.36	
		t ₀₂				10.3	0.35	10.0	0.38	
	Mean	t ₀₀			10.0	0.38	10.0	0.38	9.8	0.41
		t ₀₁	10.1 b		9.9	0.39	10.0	0.39	9.8	0.40
		t ₀₂			10.4	0.33	10.3	0.35	10.5	0.32
	Hourly	t ₀₀					10.4	0.33	10.6	0.30
		t ₀₁	10.6 a				10.2	0.36	10.2	0.35
		t ₀₂					11.1	0.24	10.8	0.28
L (22)	Minimum	t ₀₀				11.3	0.09	11.3	0.09	
		t ₀₁	11.5 A			11.8	0.02	11.5	0.07	
		t ₀₂				11.6	0.05	11.4	0.08	
	Mean	t ₀₀			11.4	0.08	11.3	0.09	10.8	0.18
		t ₀₁	11.0 B		11.3	0.10	10.9	0.15	10.4	0.24
		t ₀₂			11.3	0.10	11.1	0.13	10.5	0.22
	Hourly	t ₀₀					11.7	0.03	11.6	0.05
		t ₀₁	11.5 A				11.4	0.08	11.4	0.07
		t ₀₂					11.5	0.05	11.5	0.07

* Bidabe model uses minimum and maximum temperatures in the same equation

BID: Bidabé; NOR: Normal; SU: Smoothed Utah

RMSE: root means squared error; EF: efficiency of the model

† Averages followed by different letters are significantly different by the Newman-Keuls test (P=0.05 and P=0.01)

‡ Number of dates of dormancy release used for model calibration

t₀₀: 1st October; t₀₁: 15th October; t₀₂: 1st November

Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Table 5

Comparative analysis of the performances of the SU and NOR models for predicting dormancy release of cultivars for each precocity groups of (E = early; M = intermediate; L = late). Respective parameters of the models are reported.

Cultivar	Group	n	Date	T	SU					NOR					
					Tm1	Topt	Tn2	min	RMSE	EFF	a	b	c	RMSE	EFF
Currot	E	11	t01	min	-2.89	13.78	13.80	-0.79	3.7	0.77	0.7519	-26.5368	-3.5173	4.4	0.67
Rouge de R.		12	t00		-2.53	3.37	13.21	-0.06	2.5	0.86	0.0124	-0.5220	-29.5123	2.6	0.85
San Castrese	I	11	t02	mean	-100.00	10.17	13.14	-0.12	6.1	0.72	0.7087	-29.9842	-29.7907	6.1	0.72
Goldrich		7	t02		-99.96	13.30	13.32	0	3.6	0.88					
			t00								0.7188	-29.8216	-28.0975	3.6	0.88
Orange Red	L	12	t01	mean	3.69	3.69	14.32	-0.15	6.6	0.70					

NOR: Normal; SU: Smoothed Utah
 RMSE: root means squared error; EF: efficiency of the model
 n: Number of dates of dormancy release used for model calibration
 T: temperature
 t₀₀: October 1st; t₀₁: October 15th; t₀₂: November 1st

Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

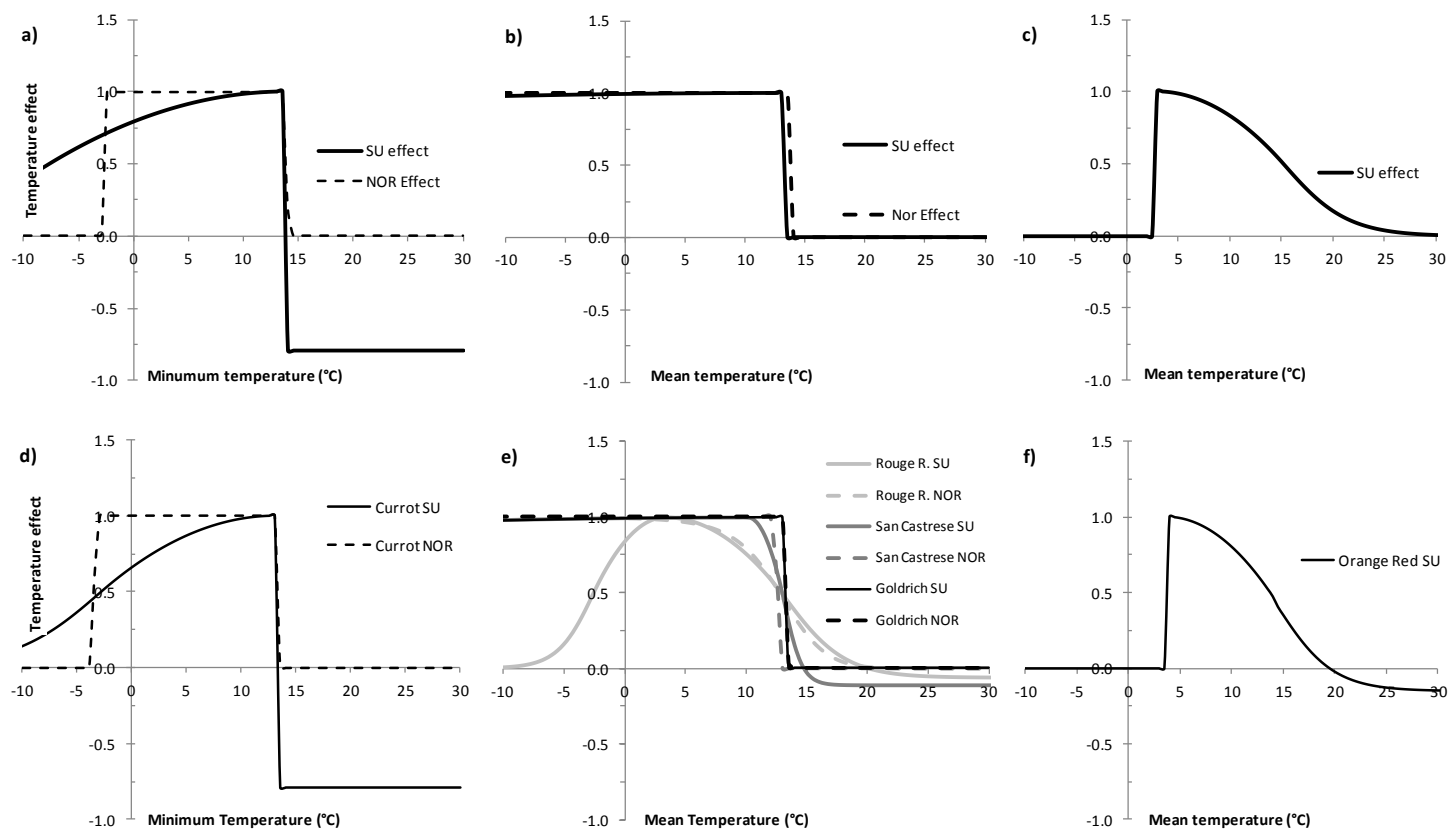


Fig. 2. Response functions to the temperature by SU model (solid line) and NOR model (dotted line) applied for each precocity group: early (a) intermediate (b) and late (c) and respective cultivars (d, e, f). The models were calibrated using the minimum daily temperature for early group and with mean daily temperature for intermediate and late groups.



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

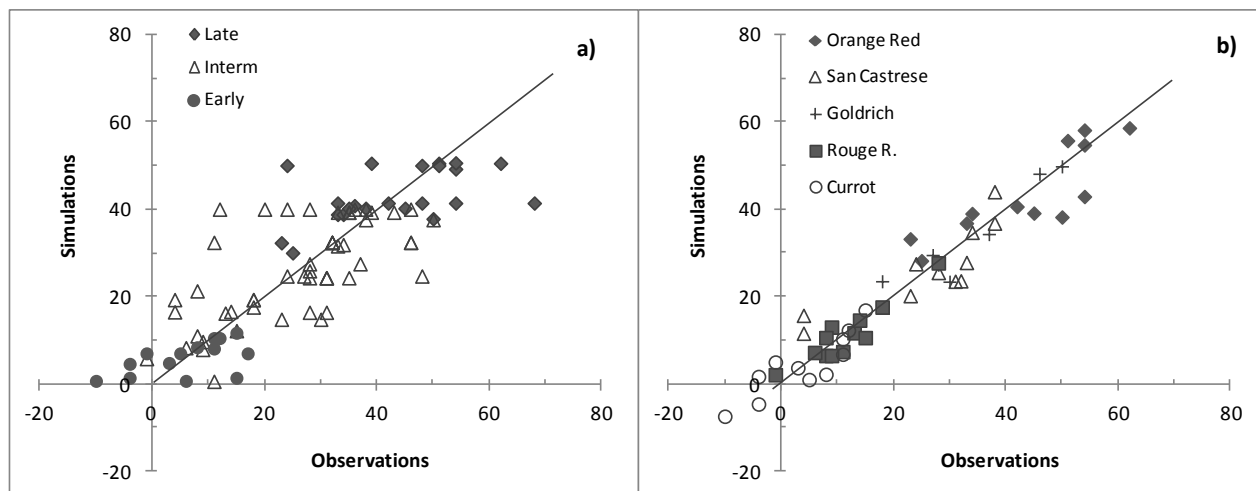


Fig. 3. Dispersion of observed and predicted date of dormancy release for the three precocity groups (a) and for 5 cultivar (b).



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Annexe 2

Synthèse bibliographique : Les différents facteurs pouvant provoquer l'apparition des avortements floraux

Commentaire [j1]: Rapport à introduire

Annexe 3

Inheritance of Phenological Traits in Apricot Progenies

J.M. Audergon, G. Clauzel, A. Blanc,
G. Roch and P. Lambert
INRA – UR1052 - Unité de Génétique et
Amélioration des Fruits et Légumes
84143 Montfavet
France

D. Ruiz, J.A Campoy, JA Salazaz,
P. Martínez-Gómez and J. Egea
Departamento de Mejora Vegetal
CEBAS-CSIC
30100 Murcia
Spain

S. Bureau, B. Gouble, M. Bogé,
P. Reling and C.M.G.C. Renard
INRA – Université d'Avignon et des Pays
du Vaucluse – UMR408, Sécurité et Qualité
des Produits d'Origine Végétale
8400 Avignon
France

L. Dondini and S. Tartarini
Dipartimento Colture Arboree
University of Bologna
40126 Bologna
Italy

Keywords: fruit breeding, blooming period, maturity date, genetic resources, *Prunus armeniaca* L., QTLs.

Abstract

The impact of global changes is becoming a serious concern at a world scale, and its influence could be rather large on perennial plant behaviour. Within fruit species, it has already been shown advances in blooming dates and floral disorders in relation to temperature increase during period of dormancy and bud burst. Unfortunately among fruit species, apricot is expected to be one of the most susceptible in relation to the restricted adaptation of the local cultivars to narrow geographic areas. Thus, in order to overcome the negative trends and to safeguard apricot fruit production, the identification of the genetic components involved in blooming and maturity periods becomes of major interest.

A global genetic analysis has been conducted on 4 apricot progenies issued from different genetic backgrounds; two progenies were cultivated in Avignon (Fr), one in Bologna (It), and one in Murcia (Sp). The four progenies were phenotyped for blooming and maturity dates at least for 2 years (except the Italian one evaluated only for the maturity date). The segregations have been examined and QTL analysis have been performed on the whole data set. The QTL stability across years has been analysed for the two traits. The influence of the genetic background has been discussed.

INTRODUCTION

The increase in temperatures observed in recent decades has already generated an observable impact on plant physiology and the expected evolution will certainly exceed the ranges of temperatures yet observed. In this context, the agro-ecosystems will be significantly affected and, thus, it is necessary to develop strategies of adaptation to these changes (IPCC, 2007). Plant phenology has been identified as one of the main indicators affected by climate change (Menzel et al., 2006). In the past, the observation of phenological stages (budbreak, flowering, ripening...) on different species has allowed to measure the magnitude of climate change. The findings have induced serious concerns about their consequences in the medium term, including their interactions with plant growth, yield elaboration and/or fruit quality (Olesen et al., 2007; Brisson et al., 2010).

Perennial plants are considered among the most susceptible to the expected climatic changes, and within fruit species, apricot is considered as one of the most susceptible. Among the possible solutions, genetics has been identified as one of the main factors in adaptation studies to climate change. But, very few elements are available on the genetic factors involved in phenology, even if some recent elements have been obtained (QTL related to dormancy, flowering date and maturity dates and identification of candidate genes) (Dirlewanger et al, 2010; Fan et al. 2010; Jimenez et al., 2010) and even if a huge phenotypical variability has already been characterized and formalized within DUS examination (OCVV,



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

2006). The aims of the present work were to increase our knowledge on the inheritance of apricot phenological traits and to identify the associated genome regions or quantitative traits loci (QTLs). Based on these results a dissection of the targeted traits will be engaged for elaborating an adapted ideotype under a MAS approach.

MATERIAL AND METHODS

Four F1 apricot progenies were involved in the present study: 'Goldrich' x 'Moniqui' (GxM) and 'Stark Early Orange'(SEO) x 'Polonais' (SEOP) established at INRA-Avignon (France); 'Lito' x 'BO81604311' (LxB), established at University of Bologna (Italy), and 'Palsteyn' x 'Z701/1 selection' established at CEBAS-CSIC in Murcia (Spain). These progenies were segregating for the phenological traits such as blooming and maturity periods. At least 120 individuals of each progeny were used both for phenotyping the targeted phenological traits and for molecular characterization.

The phenotypic characterization of the apricot progenies was carried out in at least two years. The evaluated traits were the blooming and ripening date, in Julian days. The blooming date is expressed as the beginning of the blooming period. The maturity date is defined when the first fruit reach a consumption maturity on the tree.

Genotyping was performed by using microsatellite molecular markers (SSRs) and separate genetic linkage maps for each parent were constructed with MAPMAKER 3.0 (GxM and SEOP) and Joinmap 3.0 (LitoxB081604311) softwares (van Ooijen and Voorrips, 2002, Lambert et al, 2004, Dondini et al, 2007). Quantitative trait loci (QTL) identification related to phenological traits was carried out with composite interval mapping by WINQTL CARTOGRAPHER software. QTLs were found for all parameters in the different genetic maps. This made possible to study the co-localisation of QTLs among different genetic maps.

RESULTS AND DISCUSSION

Transmission of phenological traits

The distribution of the progenies for blooming and maturity dates by comparison with their parents is reported in Figure 1 and 2. For both traits, first the annual variability has been presented on GOMO progeny, and in a second step a comparison of the 4 progenies has been stated on averaged values (Fig. 3).

For blooming dates (Fig. 1), an examination of the annual stability is reported; the average value for the progeny is close to the average of the parents which is in agreement with the expectations on quantitatively inherited traits. The variability observed in the progeny is between 15 and 20 days larger than registered on the parents; it could be related to the level of heterozygosity observed within each parent. The distributions are not stable from year to year and huge influences of climatic conditions on the completion of the chilling and heat requirements are expected to be involved. The comparison of the different progenies (Fig. 3) clearly indicated that the range of observed variation is between 20 and 25 days within a progeny and similar for the progenies. The distributions directly derivate from the parent values and confirm the expected quantitative inheritance.

For maturity dates (Fig. 2), the two parents 'Goldrich' and 'Moniqui' are very close for their date of maturity (less than 5 days) but a rather large variation is registered on the progeny because the range of variation is between 20 and 25 days according to the years. A clear influence of the climatic conditions is expected on the beginning of the maturity. As observed previously on the blooming date, huge recombinations are expected within a progeny due to the heterozygosity of the parents. The comparison of the different progenies (Fig. 3) clearly express the huge influence of the parents on the average date of maturity and on the distribution of the expected progeny, even if the position of the parents in relation with the hybrids are not fully in line with the expectations because frequently out of the average of the distribution. Part of the explanation could be related to the physiological status of the observed plants, because the parents are grafted while the hybrids are observed on their own root system which could influence the observed trait.



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

QTLs linked to phenological traits

In addition to phenotypic data, genetic linkage maps were constructed from three of the apricot populations (GxM, SEOxP and LxB), and mapping of QTLs associated to phenological traits was carried out. A synthesis of the significant QTLs (LOD > 2.5) identified in the six genetic linkage maps, developed on each parent is reported table 2.

For blooming date (Table 2), significant QTLs have been observed on all the parents, on most of the linkage groups except LG5 and LG8. But the QTLs are not stable among the parents and not stable between years, except the one observed in SEO on LG1 and on a less extend on LG4 and 5 for Goldrich, and on LG6 on Polonais . The highest LOD values have been observed on LG4 and LG6 respectively on Goldrich and Polonais.

For maturity date (Table 3), significant QTLs have been observed on all the parents, on most of the linkage groups except LG5. But the QTLs are not stable among the parents and the years, except those observed on LG4 and LG6 in SEO, Lito, Goldrich, Polonais and Bologna. The highest LOD values have been observed on LG4.

According to the observed results, the quantitative variations observed on the phenological data are related to different regions of the genome. A clear influence of the environment factors is expected and influenced the annual QTL stability. Huge QTLs have been identified both in blooming and maturity date on LG4 and LG6; this results is consistent with the ones already identified on peach (Dirlewanger et al, 2010). On another hand interesting complementary sources of variation have also been observed on other regions according to the cultivars identified in various gene-funds.

CONCLUSIONS

A high phenotypic diversity in relation to apricot phenological traits has been found in the observed populations. Results showed that the genetic background influences significantly the repartition of blooming and maturity dates in a given progeny. For this reason, a large number of seedlings show lower or higher values than their parents. In this way, results suggested an extra genetic influence of the parents (the whole genetic background) on the transmission of fruit quality traits in apricot, which should be taken into consideration in the case of inter-variety crosses design.

A relative consistency has been observed in QTLs identification among different populations. It proves that these regions of the genome are associated to the expression of the related phenological traits.

Literature cited

- Brisson, N. and Levrault, F., 2010. Climate change, agriculture and forests in France: simulations of the impacts on the main species. The Green Book of the CLIMATOR project (2007-2010). ADEME, 336p.
- Dirlewanger E., Lafargue M., Joly J., Tauzin Y, Quilot B., Lambert P., Ruiz D., Audergon J., Dondini L., Tartarini S., Illa E., Arús P., Quero-García J., 2010. QTLs involved in phenological traits in several *Prunus* species (peach, apricot and sweet cherry). International Horticultural Congress, 2010/08/22-27, Lisboa, Portugal.
- Dondini, L., Lain, O., Geuna, F., Banfi, R., Gaiotti, F., Tartarini, S., Bassi, D. and Testolin, R., 2007. Development of a new SSRbased linkage map in apricot and analysis of synteny with existing *Prunus* maps. *Tree Genet Genomes* 3:239–249.
- Fan S., Bielenberg D.G., Zhebentyayeva T.N., Reighard G.L., Okie W.R., Holland D., Abbott A.G., 2010. Mapping quantitative trait loci associated with chilling requirement, heat requirement and bloom date in peach (*Prunus persica*) *New Phytologist* 185:917-930.
- IPCC in Climate Change 2007: Impacts, Adaption and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds, Parry, M. L., Canziani, O. F., Palutikof, J. P., van der Linden, P. J. & Hanson, C. E.) 7–22 (Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, 2007).
- Jimenez S., Reighard G.L., Bielenberg D.G., 2010. Gene expression of DAM5 and DAM6 is suppressed by chilling temperatures and inversely correlated with bud break rate. *Plant Molecular Biology* 73, 157-167.



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

- Lambert, P. Hagen, L.S., Arus, P. and Audergon, J.M., 2004. Genetic linkage maps of two apricot cultivars (*Prunus armeniaca* L.) compared with the almond Texas 9 peach Earlygold reference map for *Prunus*. *Theor Appl Genet* 108:1120–1130.
- Lambert, P. Dicenta, F., Rubio, M. and Audergon, J.M., 2007. QTL analysis of resistance to Sharka disease in the apricot (*Prunus armeniaca* L.) 'Polonais' x 'Stark Early Orange' F1 progeny. *Tree Genet Genomes* 3:299–309.
- Menzel A., **Sparks T.H.**, Estrella N., Koch E., Aasa A., Ahas R., Alm-Kubler K., Bissolli P., Braslavska O., Briede A., Chmielewski F.M., Crepinsek Z., Curnel Y., Dahl A., Defila C., Donnelly A., Filella Y., Jateczak K., Mage F., Mestre A., Nordli O., Penuelas J., Pirinen P., Remisova V., Scheifinger H., Striz M., Susnik A., Van Viet A.J.H., Wielgolaski F.-E., Zach S., Zust A. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Glob. Change Biol.* 12:1969–1976.
- OCVV, 2008. Protocol for distinctness, Uniformity and Stability Tests on *Prunus armeniaca* L., *Armeniaca vulgaris* Lam. www.cpvo.europa.eu
- Olesen J.E., Carter T.R., Díaz-Ambrona C.H., Fronzek, S., Heidmann T., Hickler T., Holt T., Miguez M.I., Morales P., Palutikof J.P., Quemada M., Ruiz-Ramos M., Rubæk G.H., Sau F., Smith B., Sykes M.T. 2007. Uncertainties in projected impacts of climate change on European agriculture and terrestrial ecosystems based on scenarios from regional climate models. *Climatic Change* 81:123–143.
- Van Ooijen, J.W. and Voorrips, R.W., 2002. Joinmap 3.0. Software for the calculation of genetic linkage maps. Plant Research International, Wageningen.

Tables

Progenies	Size	Location	Blooming date	Maturity date
Goldrich x Moniqui	178	France	2006-2007-2009	2006-2007-2008-2009
Polonais x SEO	131	France	1997-1998-1999-2000	1997-1998-1999-2000-2002
Lito x Bologna	118	Italy		2006-2007-2008
Palteyn x Z701-1	162	Spain	2009-2010	2009-2010

Table 1 – Synthetic view of the dataset under investigation

	Moniqui				SEO				Goldrich				Polonais			
	06	07	08	09	97	98	99	00	06	07	08	09	97	98	99	00
LG1					4,2	4,2	2,9	6,3								3,2
LG1					2,8									3,4		
LG2		3											3,3			
LG3				3												
LG4									8,2	5,8		12,6				3,2 3,1
LG5																
LG6													4,8		11,5	8,3
LG7						4,1		3,4	2,5	2,4		2,5				
LG8																

Table 2 – Localization of the significant QTLs involved in blooming date on the 2 analyzed progenies with their LOD values



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

	Moniqui				SEO					Lito			Goldrich				Polonais					Bologna		
	06	07	08	09	97	98	99	00	02	06	07	08	06	07	08	09	97	98	99	00	02	06	07	08
LG1																							3,9	
LG1					3,5																			
LG2	3,4									3,9		5,6												
LG3							4,8			3,2	3,2													
LG4						4,1	3	3,1		3,5		19	18,4	12	12,2	2,7						18	25,9	15,5
LG5																								
LG6					3,8		3,2		7				7,5	4,8		6,8								
LG7																						3		
LG8																						3		

Table 3 – Localization of the significant QTLs involved in maturity date on the 3 analyzed progenies with their LOD values

Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Figures

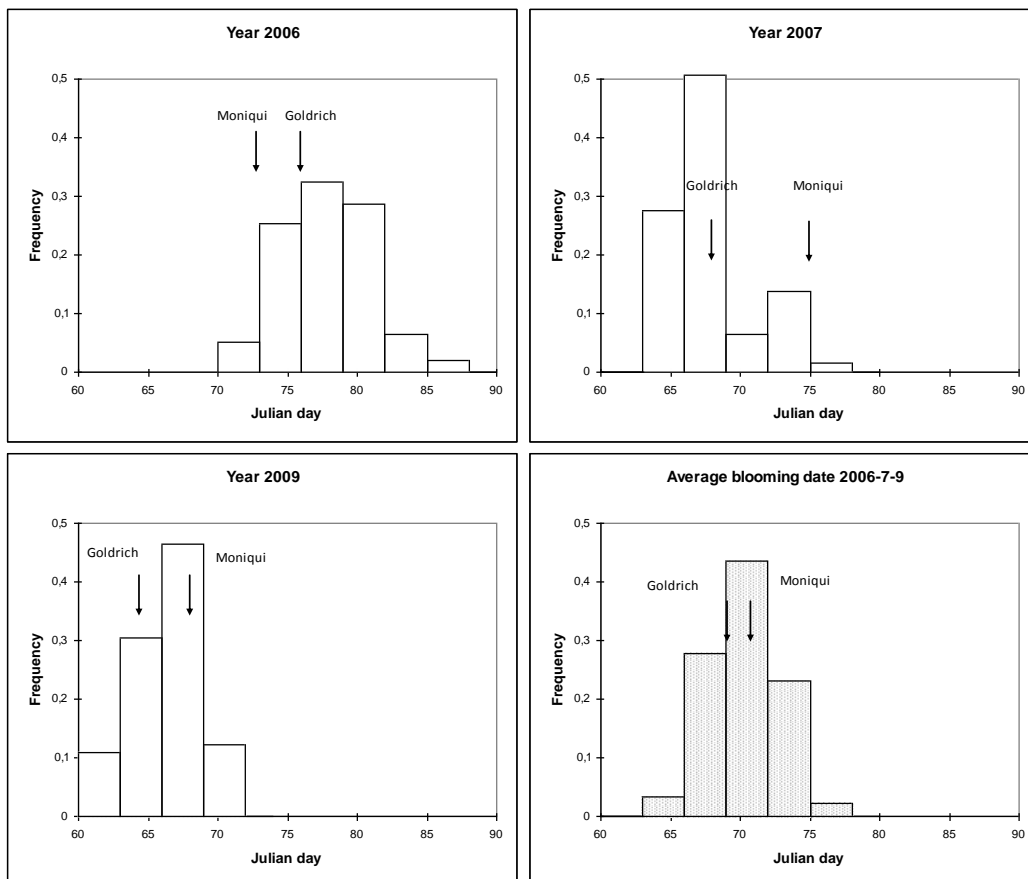


Figure 1. Distribution of blooming date on Goldrich x Moniqui progeny by the year

Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

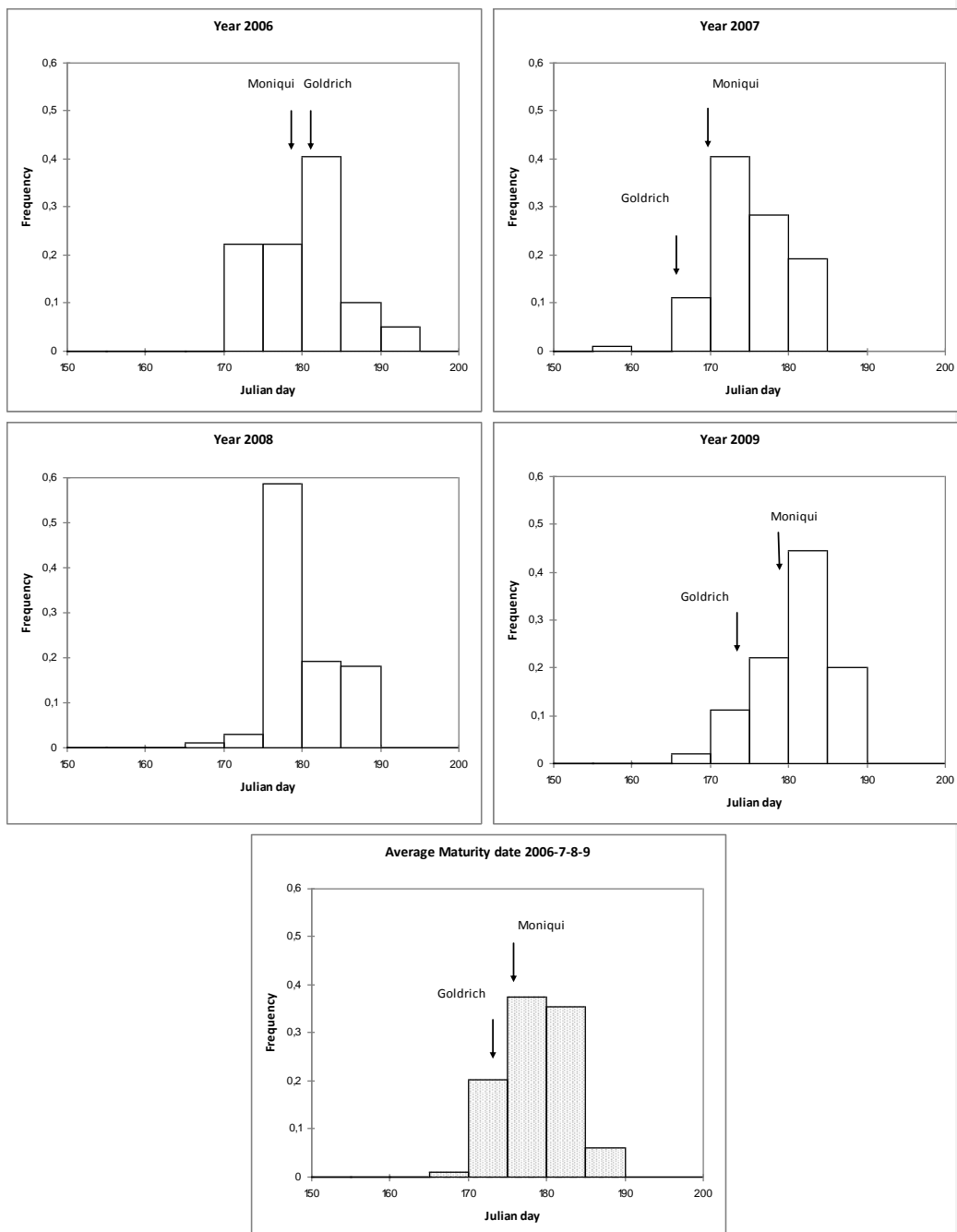


Figure 2. Distribution of maturity date on Goldrich x Moniqui progeny by the years



Adaptation de l'abricotier aux changements climatiques : estimation des risques génétiques et géographiques liés aux avortements floraux et à l'époque de floraison

Commentaire [J2]: Faire changement de section pour passer en paysage

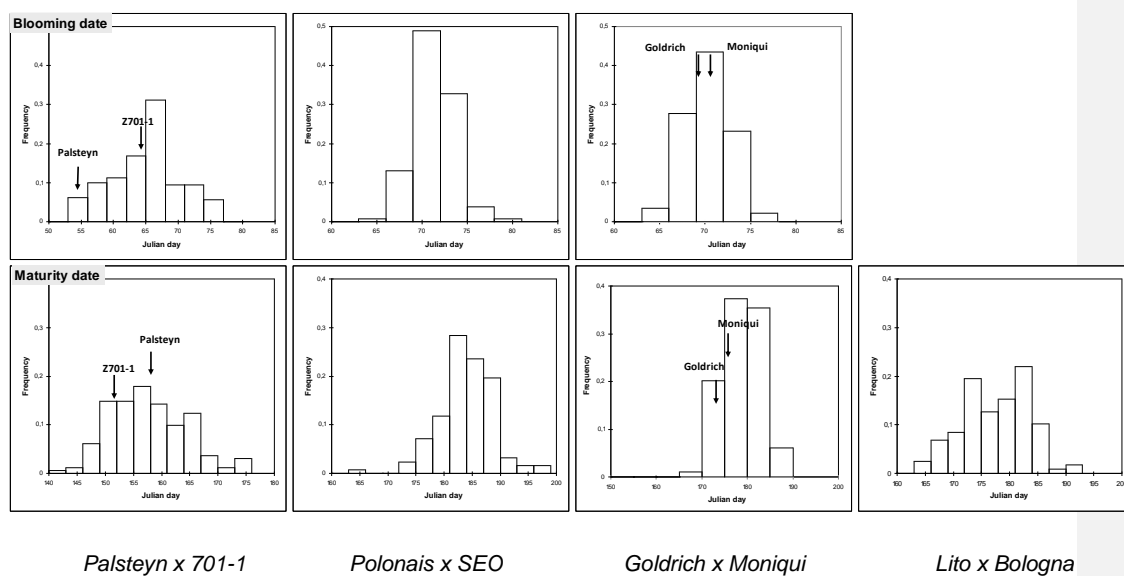


Figure 3. Distribution of average blooming date and average maturity date on the four analysed progenies

