



Déterminismes génétiques et environnementaux des composantes architecturales à l'origine de l'élaboration de la forme du rosier buisson

Camille Li-Marchetti

► To cite this version:

Camille Li-Marchetti. Déterminismes génétiques et environnementaux des composantes architecturales à l'origine de l'élaboration de la forme du rosier buisson. domain_sdv.ee.ecop. Agrocampus Ouest, 2016. Français. NNT : 2016NSARB275 . tel-01730649

HAL Id: tel-01730649

<https://theses.hal.science/tel-01730649>

Submitted on 13 Mar 2018

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.

AGRO CAMPUS

OUEST

Camille LI-MARCHETTI • 26 février 2016

Thèse AGROCAMPUS OUEST
sous le label de l'Université Nantes Angers Le Mans
pour obtenir le grade de
DOCTEUR D'AGROCAMPUS OUEST
Spécialité Biologie et Agronomie

ÉCOLE DOCTORALE • Végétal, environnement, nutrition,
agroalimentaire, mer (VENAM)

LABORATOIRE D'ACCUEIL
UMR 1345 INRA / AGROCAMPUS OUEST / Université d'Angers
Institut de recherche en horticulture et semences (IRHS)

***Déterminismes génétiques
et environnementaux
des composantes architecturales
à l'origine de l'élaboration
de la forme du rosier buisson***

Mohamed-Fouad Bouzidi

Professeur, Université Blaise Pascal Clermont-Ferrand / *rapporteur*

Leen Leus

Senior Researcher, ILVO, Melle, Belgique / *rapporteur*

Bernadette Julier

Directrice de Recherche, INRA Lusignan / *examinatrice*

Thierry Simonneau

Directeur de Recherche, INRA Montpellier / *examineur*

Soulaiman Sakr

Professeur, AGROCAMPUS OUEST / *directeur de thèse*

Fabien Robert

Directeur scientifique et technique, ASTREDHOR / *membre invité*

Laurent Crespel

Maître de conférences, Agrocampus-Ouest / *co-encadrant*

Laurence Hibrand-Saint Oyant

Ingénieur de Recherche, INRA Angers / *co-encadrante*

Remerciements

Je commence par remercier Laurent, Philippe, Laurence et Soulaïman pour votre investissement et le temps que vous m'avez consacré aux différentes étapes de cette thèse. Merci pour ces discussions enrichissantes qui ont permis d'orienter cette thèse vers ce qu'elle est aujourd'hui et pour vos encouragements, en particulier sur la dernière ligne droite. Un merci particulier à Laurent, la thèse n'est pas un parcours toujours facile mais je pense que pour une première, aussi bien pour toi que pour moi, on s'en est pas mal sorti. Je me souviendrai de la bible 'Plant Breeding', de la recherche des synonymes, des point-virgules, des imitations walking dead et des gastros Game of Thrones !

Je remercie également toutes les personnes de l'unité centrale ASTREDHOR. Merci de m'avoir donné l'opportunité d'intégrer le réseau ASTREDHOR et de découvrir les personnes travaillant en son sein. Je me souviendrai avec plaisir des différentes réunions, des repas de Noël, des journées d'ASTREDHOR, des 20 ans... Magali, j'espère qu'on arrivera à se retrouver pour manger de la cancoillotte et du comté à Besançon !

Merci aux stations GIE FPSO, Stepp et Arexhor PdL de m'avoir accueillie à plusieurs reprises, j'ai aimé monter ce projet avec vous ; travailler à vos côtés pendant ces trois ans a été un plaisir. Encore désolée de vous avoir imposée 'The Fairy' et 'Baipome', mes bras se souviennent également de leurs épines. Je remercie également la RATP qui nous a fait rater notre train à Anne et moi pour aller à Nancy ce qui nous a donné l'opportunité de mieux nous connaître, j'espère qu'on aura l'occasion de se revoir. Merci à Aurélie du CREAT avec qui ça a été un plaisir de discuter et de chanter les lacs du Connemara.

Merci à Leen Leus et Mohamed-Fouad Bouzidi d'avoir accepté la charge de rapporteurs et à Bernadette Julier et Thierry Simonneau celle d'examinateurs. J'en profite également pour remercier Evelyne Costes et Elisa Marguerit, membres de mon comité de suivi de thèse, pour leurs conseils pertinents et avisés au cours de ces trois ans.

Merci à Marie-Pierre et Sylvie pour leur aide continue sur ces trois ans. Les thésards ont de la chance de vous avoir.

Je remercie l'ensemble de l'équipe Arch-E pour l'aide prolongée ou ponctuelle qu'ils m'ont apportée sous forme de bras supplémentaires et/ou de discussions. Un merci tout particulier à Marion, François, Loly et Thomas, la vie au bureau et au laboratoire n'aurait pas été la même sans vous. Je crois que l'adage 'rire plus pour travailler mieux' convient parfaitement. Un grand merci à Daniel R. pour avoir géré les installations en serre. Je te suis vraiment reconnaissante pour le travail que tu as effectué dans ce projet. Merci à Daniel S. et Mickaël pour votre aide et pour les conversations autour des tablettes de rosiers. Plus généralement merci à l'équipe INEM.

Je tiens à remercier toutes les personnes du couloir SVAH que cela soit pour un sourire ou une conversation de couloir ou de café, Vanessa, Annie, Emmanuel, Anita, Laurent, Valérie, Denis, Séverine et bien d'autres. Il est toujours agréable de venir travailler dans la bonne humeur. Merci à Anita pour toutes les conversations que nous avons pu avoir, comme tu me le dis souvent, on a l'impression que c'était hier quand je venais te demander comment je pouvais manger à la technopole !

Olivier, je ne sais pas si tu mérites que je te remercie... ;) Un grand merci à toi pour les discussions au détour d'un couloir, pour nous avoir fait rigoler de nombreuses fois en poussant ton chariot avec les téléphones, pour l'aide informatique que tu m'as apportée à plusieurs reprises, pour les galettes frangipanes, pour la soirée crêpes, pour avoir changé mon fond d'écran et surtout, surtout, pour m'avoir montré que tu avais Singstar sur ta playstation. Allez, sans rancune ! Je te rapporterai du chocolat, promis ! J'en profite pour remercier François que j'ai pas mal harcelé avec mes problèmes d'ordinateurs ! Merci de m'avoir accordé de ton temps cela m'a grandement rendu service !

Camille (non non, je ne parle pas de moi à la 3^{ème} personne). Merci pour tout. Cette thèse n'aurait pas été pareille sans toi. Tu as été là du début à la fin. Merci pour les discussions scientifiques ou non, pour ta patience lorsque tu m'expliquais comment programmer sur Rstudio, pour ta disponibilité et ton enthousiasme. Tu as été un énorme soutien et je t'en suis extrêmement reconnaissante ! On se retrouvera vite pour boire des bières et des Ricards ! Bonne route à toi, la patate douce a de la chance de t'avoir !

Je tiens à remercier Bruno (atelier) et Michel (repro) pour les conversations et les déconnades que l'on a pu avoir lorsqu'on se croisait.

J'en profite pour remercier Annie pour l'aide apportée lors des multiples prélèvements et extractions d'ADN et pour les lectures GeneMapper.

Merci à Caroline Cukier pour les nombreux essais que nous avons réalisés pour doser les acides aminés. Travailler avec toi fut un plaisir !

Merci à Marie-Sophie sans qui une petite partie de cette thèse ne serait pas là.

Repartons maintenant dans le passé. Merci à ceux qui étaient là pendant les 6 mois intenses de stage M2, Jeff, Marion, Benj', Agathe, Arnaud et Céline. Mention toute particulière à Benj' (je n'oublierai pas les lancements de gommes et notre mariage au McDonald), à Marion et Jeff, je garderai à jamais souvenir des pauses improvisées et prolongées, des boîtes de gâteaux englouties, des expressions farfelues de Jeff, des otites et des problèmes de mollet de Beenj'. Qu'est-ce qu'on a pu rire. Le soutien ça n'a pas de prix, l'amitié non plus. Et n'oubliez pas, si la recherche ça ne marche pas on a toujours un plan B que je ne citerai pas ici :)

Hyacinthe, qu'est-ce que tu m'as manqué... Faire cette thèse sans toi à sûrement été une des choses les plus dures (enfin presque hein ?!^^). Nos soirées fat, le step, les films de filles, les pleurs, les rires, notre futur weekend à Londres, les soirées crêpes avec Jeff. Je t'aime ma fat girl d'amour. Vivement qu'on se retrouve, j'ai bon espoir que tu quittes la contrée du Noooooord pour revenir vers nous ! Reviens-moi vite !

Jeff, tu es une des deux rencontres les plus mémorables de Biovigpa (Hyacinthe étant l'autre). Je n'aurai pas assez de place ici pour te remercier de tout ce que tu as fait et été pour moi pendant ces 4 ans. Je pense que je peux tout de même en profiter pour te remercier pour les macarons ;) Je suis fière d'être ton amie et d'avoir eu la chance de t'avoir à mes côtés pendant 4 ans. Tu vas me manquer plus que je ne pourrai jamais le dire ici...

Juju, Jus et Audrey, merci à vous d'être toujours disponibles quand je reviens à Besac, vous avez beaucoup compté et compter toujours pour moi. Vous avez contribué à rendre mes weekends

franc-comtois inoubliables. Merci pour les vacances espagnoles, on se souviendra du sandwich pas frais, de juju blanche comme un linge, de la plage brûlante, des chaleurs à 42°C, des repas consistants essentiellement constitués de carottes et de fruits, du Bailey gigantesque accompagné du lendemain difficile, le road trip... merci pour Europapark, les sorties piscine, restos en tout genre. On a fêtés nos 10 ans et on ne va pas s'arrêter là !

Enfin j'en arrive à vous, vous qui m'ont permis de tenir au quotidien pendant ces trois années. J'ai découvert des personnes extraordinaires grâce à cette thèse.

Matthieu, tu as été le premier à m'accueillir et grâce à toi ma thèse à commencer sur les chapeaux de roues. J'avoue m'être dit après ton départ que la vie dans le bureau (et sans petit goûter) allait être bien triste. Heureusement je m'étais trompée. Merci à Morgan, Florent et Emna d'avoir fait de ce bureau un endroit qui me donnait envie de venir le matin. On en aura des phrases cultes à se rappeler... Ce bureau fut ma maison pendant 3 ans, ce n'est pas pour rien qu'on a pas voulu déménager même si Flo nous a lâchement abandonné. J'attends toujours que tu remettes les pokémons sur ton mur. Laura, j'en profite pour te remercier pour ces 6 mois très sympathiques ; ton absence s'est fait sentir, enfin surtout le fait qu'on ait plus de cappuccino partout sur la table. Bon, on t'en veut toujours un peu d'avoir mis des photos de Tahiti sur Facebook. Heureusement que Flo t'a choisie comme stagiaire, on aura bien rigolé !

Merci à mes compagnons de badminton de la semaine et du dimanche : François, Fé, Christelle, Marion, Matthieu, Florent, Duss, Eric, Boris, Geoffrey, Seb et à ceux du laser game.

François, Fé, Duss, Boris, merci pour les dimanches aprem Aventuriers du Rail et les soirées musique et Mario kart. Je pourrais presque dire que Mylène et Madonna me manquent. S'il te plait François, revient vite d'Australie !

Boris, plop, foin, avoine, la guitare, merci pour nos soirée films et surtout, surtout, pour Coffee and Cigarettes, ça, je ne risque pas de l'oublier ;) Tu m'as redonné envie de sourire à de nombreuses reprises. Merci !

Merci à mes compagnons de piscine sans qui je n'aurais jamais réussi à me motiver. L'aqua-poney s'est tellement plus facile. Je me souviendrai de la nage du poulpe de Fé et de l'aqua-jogging bizarre avec Mylène et Coline. Je suis bien contente d'être revenue à l'INH sans quoi je n'aurais pas eu la chance de vous rencontrer. Mylène, merci d'avoir aidé Eric à garder le moral !

Geoffrey, on se connaît depuis trois semaines, les croq menbert, caresser les croques monsieur, la mémoire de poisson rouge, le badminton et tes avantages physiques et moraux. Merci de me faire rire et merci également pour la RDD qui était de toute beauté !

Flo, merci d'être un geek qui nous a fait découvrir plein de vidéos : il chante merveilleusement bien, allez viens, viens, c'est bien... Merci pour les parties de Catane qui étaient forcément truquées vu que je perdais, les apéros à thème et surtout, surtout merci de m'avoir montré qu'on pouvait jouer à pokémon sur mon ordinateur !! On aura vraiment bien rigolé dans ce bureau. Gaëlle, merci pour ta gentillesse, tes gâteaux et ton accueil, venir chez vous est toujours un plaisir !

Merci à Aurélie pour nous avoir emmenés à la chouille de l'inté, grâce à toi on a passé des soirées de folie bourrées d'anecdotes... Merci aussi de prendre soin de notre Breton national qui en a bien besoin.

Merci également à Aurélie et Gaetan, les petits nouveaux, pas si petits et pas si nouveaux que ça non plus d'ailleurs. Bon courage pour la suite !

Maintenant petite dédicace aux créateurs de 'On ne rentre pas tard' (Mince je l'ai dit c'est foutu...). Pourtant on avait dit juste un verre...

Eric, mmmm, elle me gêne, en Bretagne il pleut tout le temps ne venez pas, les passages à loutres, la tarte aux poireaux, les potimarrons qu'on a jamais vu, Jeantasse, le kir trop fort, les tracteurs, les patates à récolter, l'écriture d'un manuscrit sans accès à la biblio, le gyrophare, Aaatcha, Tao !, le pâté périmé, la mousse au chocolat de maman, tu as été un ami hors pair malgré ton caractère de cochon et tu m'as permis d'avancer à de nombreuses reprises. Merci !

Fé, qu'est-ce qu'il y a comme autres prénoms qui commencent par .. ?, une culture sans limite, un C15, les covoiturages fanouins, les poules, la nage du poulpe, il faut manger à 12h sinon je suis grognon, un r'quin, une c'rise, la fête des Ferréol c'est très souvent, les dessins, les débats, il faut faire quelque chose, les erreurs capillaires, Bernard en mode incognito, la musique des teletubbies quand j'allume mon ordi. Tu es quelqu'un d'extraordinaire et c'est pas notre accent qui est bizarre c'est celui des autres.

Emna, tu crois que c'est bien ça ?, les gâteaux Camille, demain je fais attention, les crêpes, les fous rires, les paris brest, les éclairs au chocolat, demain je cours, fakewedding, les conversations avec nos ordinateurs, les siestes, les nocturnes, les soupes bonnes et pas bonnes, les croûtons à l'ail, John Snow, Mimouz, Sara, les pépins qui ne sont pas bons, les dragons qui ne passent pas, les choses qu'on veut brûler, j'ai un alibi j'étais au cinéma, j'étais à l'inra, on aime pas les gens, le(s) calendrier(s) de l'avent, la cannelle pas chère, Wonderland, chuuuuut avance... Je ne sais pas par quoi commencer. Trop de choses à dire et pas assez de place. Je ne pensais pas rencontrer quelqu'un comme toi. Même si ça a mis du temps on a fini par se parler, un peu trop peut-être hein ?! Merci. Merci pour tout ce que tu as fait, dit, été jour après jour. Tu as été un véritable roc pour moi je ne te dirai jamais assez à quel point tu as compté et comptes pour moi. Tu es une véritable sœur de cœur. Bon allez j'arrête, parce que les gens fun ça pleure pas et on est fun ;) J'attends avec impatience nos voyages à Barcelone et Tunis...

Grâce à vous j'ai passé des moments incroyables que ça soit aux pauses de 16h, les apéros (juste 1h hein !), les repas et bien sûr ... les chouilles ! Faut pas oublier le citrate. Peut-être que je peux remercier aussi le Cercle et le Délice Pub qui nous ont fait passer de très très bonnes soirées !

Enfin merci à ceux qui sont là depuis la L3a ou qui se sont rajoutés par la suite, Sophie, Thibaud, Morgane, Poloch', LaMariePenn, Couette-couette, Coucou, Sissou, Amélie et bien d'autres encore. Nos weekends à Paris, à Angers, le Puy du Fou, le champagne à 15h, les fake nouvel an, l'expo flo et l'AIHP. La vie n'est pas un long fleuve tranquille, merci à vous d'être toujours là ! Almu j'ai une petite pensée pour toi ici. Bon courage pour la suite, ce n'est pas facile mais on y arrive. Faut garder de la motivation pour la fin ! Je tiens à remercier en particulier mon ti tibo et sophie pour tous ces moments passés ensemble, nos discussions et votre soutien. Mention particulière à Coucou, ma super coloc avec qui on aura bien rigolé. Va vraiment falloir qu'on s'inscrive à 'Vu à la télé'. Les

moisissures, les interrupteurs à l'envers, les poules qui s'échappent, des proprios dingos, la boulangerie, le parquet flottant, le linge qui peut sécher au grenier, les odeurs, on n'oubliera pas notre coloc de sitôt hein ?!

Un grand merci à ma sœur Anna, Tibo, Sissou, ma goudou, Coucou et Samuel pour m'avoir fait passer des vacances extraordinaires à l'étranger chaque année. Elles m'ont permis de me ressourcer et de revenir avec des étoiles plein les yeux.

Je voudrais remercier mes parents, sans qui je ne serais pas là aujourd'hui... (j'ai toujours voulu le dire pour voir si ça faisait aussi bidon qu'à la télé, et.. oui ça fait bidon^^). Bon plus sérieusement, je n'ai pas pu vous voir souvent durant ces 3 ans et malgré tout, mes weekends à Besançon et à Troyes (merci également à Emma-Lou et à Catherine !) m'ont fait un bien fou. Merci pour votre soutien ! Merci à toi maman pour tout et en particulier pour les petits colis de soutien en cette fin de thèse maintenant je ne serai plus jamais malade ! Merci aussi à toi papa et encore merci pour les relectures des passages en anglais ! J'espère trouver un jour un boulot qui me rapprochera de l'est ! Je tiens également à remercier ma petite mamie et Brigitte pour tous ces moments passés ensemble.

Pour finir, je pense que celui qui mérite mon plus grand merci est Quentin. Tu es celui qui m'a supporté pendant ces quelques mois particulièrement difficiles et celui qui a épargné à tous les autres mes moments de colères et d'exaspération. Tu m'as constamment soutenue et je t'en serai éternellement reconnaissante. Merci pour ta patience, ta compréhension et ton soutien. J'attends maintenant avec impatience notre rando sac à dos en Inde ! Je pense que c'est également ici que je dois remercier Eric pour son intervention très discrète et subtile au Murphy's.

MERCI à tous pour avoir fait de ces trois ans une expérience humaine inoubliable.

T'es tendue comme une crampe...Si t'es tendue...Si je te dis t'es tendue, t'es tendue !!
'Dikkenek'

Pour le consommateur, l'un des principaux critères de choix d'un buisson d'ornement est son aspect visuel qui dépend en majeure partie de la forme générale de la plante. Celle-ci résulte de sa construction architecturale qui, elle-même, dépend des processus de croissance et de ramification, déterminés par des facteurs génétiques et/ou des facteurs environnementaux. La forme de la plante, et donc son architecture, peut être contrôlée génétiquement *via* la création variétale et/ou par des techniques culturales comme l'application de régulateurs de croissance, la restriction hydrique, le contrôle de la lumière ou la stimulation mécanique. Cependant ces différentes techniques sont utilisées la plupart du temps empiriquement.

Une meilleure connaissance de l'hérédité et de l'héritabilité des variables architecturales mais aussi de l'interaction Génotype x Environnement (GxE) devrait permettre une meilleure maîtrise de l'élaboration de la forme de la plante.

Cette thèse est le résultat d'une collaboration entre l'institut technique horticole ASTREDHOR (Association nationale de STRuctures d'Expérimentation et de Démonstration en HORTiculture) et l'IRHS (Institut de Recherche en Horticulture et Semences) dans le cadre d'un programme de Recherche finalisée et d'innovation, financé par le CASDAR.

L'étude s'intègre aux travaux de l'équipe biologie intégrative de l'architecture du rosier (Arch-E, IRHS) dirigée par Soulaïman Sakr en collaboration avec l'équipe déterminisme génétique et diversité des plantes ornementales (GDO, IRHS) dirigée par Fabrice Foucher. Elle repose sur une approche pluridisciplinaire et multi-échelle. L'objectif est de mieux comprendre les déterminismes génétiques et environnementaux de la construction architecturale à l'origine de la forme, avec comme plante modèle le rosier buisson. Le choix du rosier a été motivé par son importance économique, sa diversité aussi bien génotypique que phénotypique et par son intérêt scientifique comme plante modèle en ornement pour plusieurs équipes de recherche à l'échelle internationale.

Sommaire

Introduction Générale	1
I/ L'architecture des plantes.....	3
I.1/ Les enjeux de l'étude de l'architecture des végétaux	3
Le cas du rosier	5
I.2/ Description de l'architecture de la plante	7
II/ Contrôle de l'architecture de la plante par l'environnement.....	11
II.1/ Pratiques culturales	11
II.2/ Facteurs biotiques.....	13
II.3/ Facteurs abiotiques.....	14
a. Impact de l'apport en eau sur l'architecture.....	14
b. Impact de la lumière sur l'architecture	18
c. Impact de la stimulation mécanique sur l'architecture	23
d. Impact de la température sur l'architecture	24
e. Impact des nutriments sur l'architecture.....	27
III/ Contrôle génétique de l'architecture de la plante.....	30
III.1/ La sélection naturelle et contrôlée des caractères d'intérêt.....	30
Un cas de sélection de plante ornementale : le rosier.....	31
III.2/ Identification des loci contrôlant les caractères d'intérêt.....	35
a. Concepts d'hérédité et d'héritabilité	35
b. Identification et localisation des QTLs contrôlant les caractères d'intérêt.....	37
Génotypage et construction de cartes génétiques	37
Détection de QTLs	46
Positionnement des gènes candidats sur une carte génétique	47
IV/ Effets de l'interaction Génotype x Environnement sur l'architecture de la plante.....	53
IV.1/ Qu'est-ce que l'interaction Génotype x Environnement ?	53
IV.2/ Les bases génétiques de l'interaction GxE	55
Contexte et Objectifs	59

CHAPITRE 1 / Réponses génotypiques aux facteurs environnementaux apport en eau, lumière et stimulation mécanique sur le plan architectural et physiologique chez le rosier buisson	61
Avant-propos	63
Three Techniques to Control Plant Architecture and Improve Bush Rose Visual Quality	65
Introduction	66
Materials and Methods	67
Results	72
Discussion	76
References	78
Genotypic differences in architectural and physiological responses to water restriction in rose bush	81
Introduction	82
Materials and Methods	85
Results	91
Discussion	99
References	103
Supplementary material	109
 CHAPITRE 2 / Détection des QTLs contrôlant des variables architecturales du rosier et évaluation de l'interaction QTL x Année	 111
Avant-propos	113
QTL mapping and QTL x Year interaction for plant architecture in rose bush	115
Introduction	115
Materials and Methods	117
Results	126
Discussion	145
References	152
Supplementary data	158
 Conclusion et Perspectives	 169
 Références	 177

Introduction Générale

I/ L'architecture des plantes

I.I/ Les enjeux de l'étude de l'architecture des végétaux

L'architecture d'une plante résulte de l'organisation dans l'espace des organes caulinaires selon des règles spécifiques à chaque espèce. Appréhender l'architecture de la plante revient à s'intéresser à un caractère primordial dont dépendent plusieurs caractéristiques agronomiques et horticoles telles que le rendement potentiel, la compétition entre plantes, la résistance aux bioagresseurs ou encore la qualité visuelle.

Le rendement dépend des processus de croissance et de ramification, et donc de la construction architecturale de la plante (de Reffye, 1979 ; Snoeck et de Reffye, 1980). La liaison entre certaines caractéristiques architecturales et le rendement a été montrée chez les espèces céréalières, comme par exemple le nombre d'épis au m² et le nombre de graines par épi pour l'orge (Rodriguez et al. 2008) ou encore le nombre de ramifications et de gousses par plante pour le niébé (Shimelis and Shiringani, 2010). Maîtriser l'architecture de la plante c'est aussi mieux contrôler la régularité et la qualité du rendement comme cela a été rapporté chez les espèces fruitières (Costes et al. 1999 ; Laurens et al. 2000 ; Lespinasse, 1992). Chez le pommier, l'alternance de fructification serait, en partie, positivement liée à la quantité de spurs (i.e. structure composée d'un rameau très court qui porte une ou deux pousses végétatives sylleptiques et une inflorescence terminale) (Bernhard, 1961 ; Looney et Lane, 1984). Pour cette même espèce, la qualité et la maturité du fruit dépendent fortement de la position topologique des fruits, de la croissance végétative totale de l'arbre et de la position relative des organes végétatifs aériens les uns par rapport aux autres au sein de la canopée (Costes et al. 1999). Chez le cerisier, l'utilisation de porte-greffe nanifiant augmente significativement le rendement mais a un effet négatif sur la taille finale des fruits (Whiting et Ophardt, 2005). L'impact de l'agencement et de l'orientation des branches et des feuilles sur le rendement peut s'expliquer, en partie, par (i) l'ajustement des rapports organes sources/puits *via* la répartition des photoassimilats (voir pour revue Fanwoua et al. 2014) et (ii) par la distribution de la lumière dans la canopée qui en résulte, comme cela a été montré notamment chez le pommier (Wünsche et Lakso, 2000 ; Costes et al. 2006). L'efficacité d'interception de la lumière détermine la capacité photosynthétique et donc directement le rendement d'une plante mais elle peut également influencer les interactions entre plantes. L'ombrage créé par l'agencement et l'orientation des branches et des feuilles d'une plante a un impact important sur le développement des plantes

adjacentes aussi bien par la modification de la quantité que de la qualité de la lumière perçue (Smith, 1982 ; Caldwell, 1987). Ceci a largement été étudié pour les arbres en forêt pour lesquels la compétition, pour les ressources trophiques et lumineuses en particulier, est un processus primordial influençant leur développement. Une plante compétitrice doit être capable de se développer rapidement en hauteur et latéralement afin de coloniser l'espace au sol et l'espace aérien, et donc d'ombrager les plantes avoisinantes (Grime, 1979). Yoshida et Kamitani (1997) ont, par exemple, montré qu'à croissance initiale égale, le hêtre crénelé du Japon présentait un taux de croissance relative supérieur à celui du chêne de Mongolie au fur et à mesure des années. Ceci serait dû à la meilleure tolérance du hêtre crénelé du Japon à l'ombrage lui conférant ainsi un avantage compétitif sur le chêne de Mongolie. Au niveau agronomique, Wang et al. (2004) ont montré que les cultivars de niébé de type colonnaire ont tendance à croître plus rapidement que les cultivars de type buisson, leur procurant un avantage compétitif sur les adventices se développant entre les rangs. Une étude chez le blé a montré qu'une croissance rapide et précoce accompagnée d'un grand nombre de ramifications et d'une surface foliaire importante conférait un avantage compétitif face aux adventices (Lemerle et al. 1996).

L'architecture des plantes peut également influencer leur résistance aux pathogènes et aux ravageurs ; elle peut être modulée pour limiter leur développement (voir pour revue Costes et al. 2013). L'organisation spatiale des organes aériens peut favoriser l'introduction et/ou le développement d'un bioagresseur ou, au contraire, créer des barrières physiques (Ando et al. 2007). Ainsi, Marquis et al. (2002) ont montré chez le chêne blanc, une corrélation positive entre le nombre de feuilles contiguës et le taux d'infestation par les chenilles enrouleuses de feuilles. En effet, ces chenilles lient par de la soie deux feuilles adjacentes pour se créer un abri dans lequel elles se nourrissent ; un nombre important de feuilles adjacentes favorisent donc l'établissement de ce ravageur. Chez le pommier, il a été montré que l'infestation de pucerons était réduite lorsque le nombre de branches augmentait ; la complexification de l'architecture limiterait la colonisation des pucerons (Simon et al. 2012). Le microclimat créé par l'architecture de la plante et la densité de la plantation peut aussi modifier le niveau de résistance aux bioagresseurs (Pangga et al. 2013). Ainsi, Tompkins et al. (1993) ont montré que le microclimat, plus humide et plus frais, créé par l'augmentation de la densité de plantation de blé d'hiver favorisait le développement des septorioses (*Septoria nodorum* et *S. tritici*). Chez le coton, Amin et al. (2011) ont montré que sur trois cultivars d'architecture contrastée celui avec l'architecture la plus 'aérée' présentait un plus fort taux d'infestation de l'insecte ravageur *Spodoptera litura*. De plus, la structure de la canopée, et donc l'architecture de la plante, impacte la pénétration et la répartition des produits phytosanitaires (Dorr et al. 2014) et doit alors être prise en compte dans le choix des traitements et de leur mode d'application.

Par ailleurs, la forme de la plante, et donc son architecture, détermine la qualité visuelle qui est un critère clé de l'acte d'achat d'une plante ornementale (Morel et al. 2009 ; Boumaza et al. 2009). Appréhender l'élaboration de l'architecture offre la possibilité de mieux répondre aux attentes du consommateur tout en considérant les impératifs des différents acteurs de la filière. Ces dernières années, une tendance préférentielle des consommateurs pour des plantes compactes, uniformes et ramifiées a été observée (Cameron et al. 2006 ; Morel et al. 2012). Ces critères sont également retrouvés pour l'optimisation du transport aussi bien en termes de facilitation du chargement que d'augmentation du nombre de produits dans un même contenant. Dans un même temps, les pépiniéristes souhaitent raccourcir les cycles de culture et les interventions pour réduire les coûts de production. Maîtriser l'architecture de manière ciblée et efficace est donc un enjeu de taille pour les producteurs. L'architecture est importante tant pour les plantes ornementales utilisées pour la décoration intérieure (maison) et extérieure (jardin) que pour celles utilisées pour le marché des fleurs coupées. En effet, la croissance et la ramification déterminent les caractéristiques architecturales des plantes commercialisées en pot mais aussi le nombre de tiges fleuries commercialisables en fleur coupée (Kool, 1996).

Le cas du rosier

Le rosier présente une grande variabilité de port et peut-être commercialisé pour la décoration d'intérieur et d'extérieur et pour la production de fleurs coupées. Plusieurs classifications horticoles basées sur le port, et donc l'architecture de la plante, ont vu le jour mais, très souvent, elles varient en fonction des auteurs (Gudin, 2000). La Société Française des roses a publié une classification horticole différenciant les rosiers miniatures, arbustes, buissons, grimpants et couvre-sols.

Les rosiers miniatures ont un port trapu avec une taille comprise entre 30 et 40 cm, sont très ramifiés et ont une floraison abondante. Ils se prêtent particulièrement bien à la culture en pot pour une utilisation en balcon ou terrasse (Portemer, 2009) et sont remontants (i.e plusieurs floraisons par an).

Les rosiers arbustes sont très ramifiés et ont une floraison abondante, avec des fleurs simples ou doubles, petites ou moyennes. Ces rosiers à port arbustif sont souvent remontants et ont une taille pouvant aller jusqu'à 2m. Nécessitant peu de soins, ils sont très souvent utilisés dans les parcs et espaces verts paysagers.

Les rosiers buissons ont une taille comprise entre 0,5 et 1,2 m, sont ramifiés dès la base et sont remontants. Ils sont utilisés aussi bien en isolé qu'au milieu d'un massif ou d'une haie paysagère. On y retrouve :

- les rosiers buissons à grandes fleurs ; chaque tige est terminée par une grande fleur principale, quelquefois accompagnée d'une ou deux fleurs de plus petite taille,
- les rosiers buissons à fleurs groupées ; chaque tige est terminée par plusieurs petites fleurs.

Les rosiers grimpants développent de longs rameaux sarmenteux de 3 à 4 m qui doivent être palissés (colonnes, arceaux, treillages, pergolas...). Deux types sont distingués : remontants et non-remontants (i.e. une seule floraison par an).

Les rosiers couvre-sols sont très ramifiés et ont un port étalé voire rampant. Très florifères, ils sont souvent utilisés pour créer des tapis fleuris. On retrouve également dans cette catégorie des espèces remontantes et non-remontantes.

En plus de ces catégories de rosiers, il est possible de trouver des rosiers tiges qui sont greffés sur des tiges de porte-greffe de 0,5 à 1 m. Il est également possible de greffer sur des cannes de 1,8 à 2 m des espèces à port retombant ou sarmenteuses, ce sont les rosiers pleureurs. On y retrouve des rosiers remontants et non-remontants.

Selon le type de port des rosiers, les marchés visés peuvent être différents. Pour le marché des plantes en pot on retrouve les rosiers miniatures et buissons tandis que pour le marché des plantes pour le jardin on retrouve les rosiers miniatures, arbustes, buissons, grimpants, couvre-sols et tiges. Pour le marché des fleurs coupées ce sont principalement des rosiers buissons qui sont cultivés.

En 2014, les français ont dépensé près de 79,7 millions d'euros pour les rosiers d'extérieur soit 7,4 millions de rosiers représentant un peu plus de 2% des végétaux extérieurs vendus. Par rapport à 2013, on constate une diminution de -15% des achats mais une augmentation en valeur de +5,3%. Un changement de mode de consommation du rosier d'extérieur a été observé avec une augmentation de +13% des achats de rosiers en pot en vue de l'embellissement des terrasses et balcons, avec des pics de consommation plus élevés au printemps qu'en automne. Quant à la décoration d'intérieur, les mini-rosiers représentent 3,9% des plantes fleuries en pot achetées par les ménages français en 2013 pour une valeur de 2 162 milliers d'euros. Dans le secteur de la fleur coupée, la rose, que cela soit à l'unité ou en botte d'une seule espèce, représente la plus grande part de marché en 2014 tant en quantités achetées (58,7% et 45,8% respectivement en 2014) qu'en sommes dépensées (64,8% et 54,3% respectivement en 2014). Le marché du rosier et de la rose fleur coupée représente, pour les entreprises françaises, un enjeu national mais également international avec un rapport exportation/importation très faible. En effet, en 2014, les exportations de rosiers

pour la décoration extérieure ont représenté 2 105 milliers d'euros contre 8 998 milliers d'euros pour les importations, avec -13% et -7% par rapport à 2013 respectivement. De même pour les roses fleurs coupées, les exportations se sont élevées à 983 milliers d'euros et les importations à 126,2 millions d'euros, avec -29% et +5% par rapport à 2013 respectivement. La concurrence est principalement située aux Pays-Bas pour le rosier d'extérieur et d'intérieur et la fleur coupée et en Ethiopie et au Kenya pour la rose fleur coupée (France Agrimer, 2008, 2015a et b).

Plus globalement, le marché de l'horticulture est un marché très concurrentiel tant au niveau national qu'international, avec une balance commerciale très défavorable à la France de -837 millions d'euros en 2014. Des mesures permettant d'accroître la compétitivité des entreprises horticoles françaises sont nécessaires parmi lesquelles on retrouve une meilleure maîtrise de l'architecture des plantes horticoles pour mieux répondre aux attentes des consommateurs.

I.2/ Description de l'architecture de la plante

Les méthodes de description de l'architecture sont nombreuses et varient selon l'échelle d'observation et les objectifs des études. Cette partie décrit certaines méthodes de description architecturale et n'a pas pour but d'être exhaustive.

En première approche, il est possible de décrire la forme globale de la plante. L'Union Internationale pour la Protection des Obtentions Végétales (UPOV) a rédigé, dans le cadre de la création variétale, un guide sur les principes directeurs pour la conduite de l'examen DHS des variétés, permettant de définir des caractères distinctifs (D), homogènes (H) et stables (S) (UPOV, 2010). De nombreux documents spécifiques à chaque espèce sont disponibles. Lorsque cela est pertinent, un descripteur de forme est proposé comme pour le rosier avec des notes allant de 1 pour les formes érigées à 9 pour les formes rampantes (figure 1). Cette notation reste néanmoins qualitative et se limite à l'échelle de la plante.

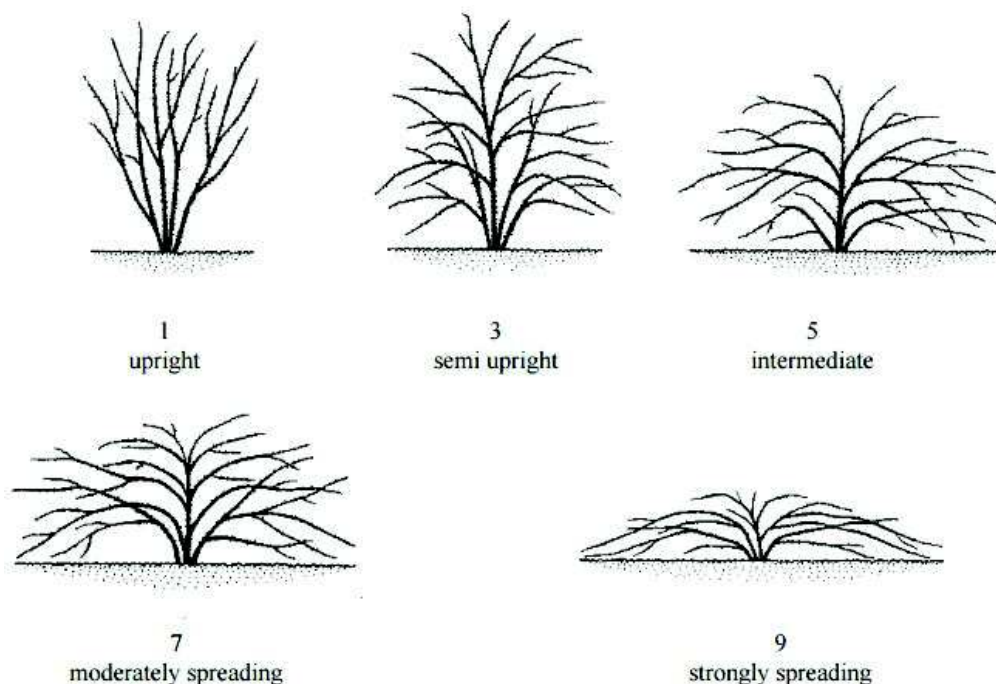


Figure 1. Notations UPOV caractérisant le port des rosiers (à l'exclusion des variétés à port grimpant ; UPOV, 2010).

Une description plus précise et quantitative de l'architecture de la plante peut être réalisée lorsqu'on décompose les parties caulinaires en objets élémentaires : les axes et les métamères (ensemble formé d'un entre-nœud, d'un nœud, de son bourgeon axillaire et d'une feuille ; White, 1979). Ces éléments peuvent ensuite être décrits morphologiquement (longueur, diamètre, etc.), topologiquement (relations de succession et de ramification entre organes) et géométriquement (organisation spatiale des organes ; Godin et al. 1999).

Un premier travail, prenant en compte la topologie, a été réalisé par Godin et Caraglio (1998) avec la création d'un modèle structural de la topologie de la plante à plusieurs échelles appelé 'Multiscale Tree Graph' (MTG). En parallèle, un autre travail réalisé par Sinoquet et al. (1998) portait sur la prise en compte de la géométrie par des mesures en 3 dimensions (3D) réalisée à l'aide d'un digitaliseur 3D. Le digitaliseur 3D est un appareil qui permet de repérer une position dans l'espace (i.e. ses coordonnées spatiales) à l'aide d'un pointeur grâce à l'émission d'un champ magnétique (Raab, 1979). Associée à un logiciel de synthèse d'images, cette méthode permet de reproduire simultanément, sur ordinateur, l'objet dont les coordonnées spatiales sont mesurées. Plusieurs études ont par la suite couplé les analyses topologiques, géométriques et morphologiques. Une étude en particulier a eu pour but de coupler l'approche MTG à l'approche de digitalisation 3D (Godin et al. 1999). Ce travail a été implémenté dans le logiciel AMAPMod (Atelier de Modélisation

de l'Architecture des Plantes), dédié à l'analyse de l'architecture et qui permet de créer, d'explorer et d'analyser des données architecturales (Godin et al. 1997 ; figure 2). Cette approche a été testée sur plusieurs espèces dont le pommier par Costes et al. (1999).

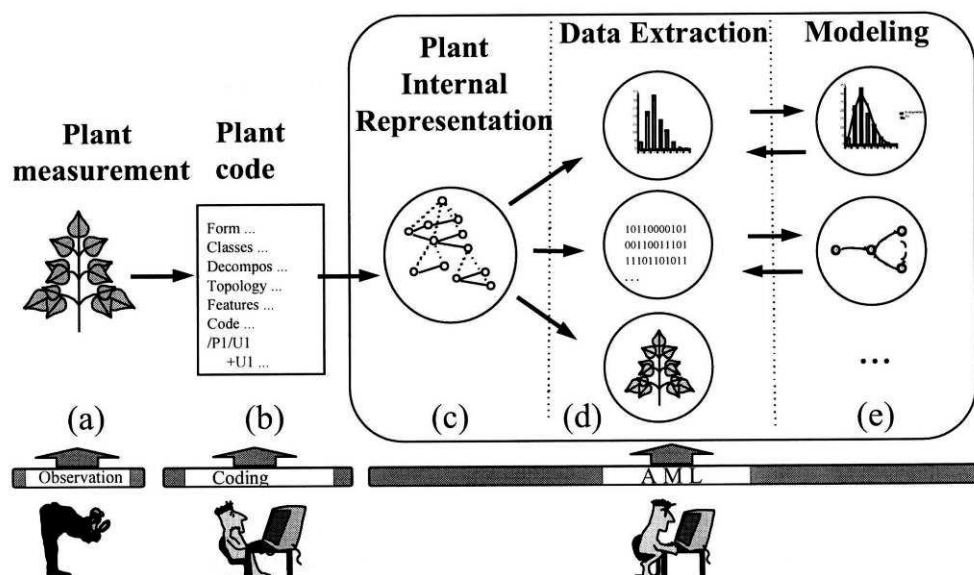


Figure 2. Synoptique du système AMAPMod (d'après Godin et al. 1999)

Plus récemment, l'architecture du rosier a été analysée par Morel et al. (2009), Crespel et al. (2013, 2014) et Garbez et al. (2015). Une première étude portait sur l'analyse architecturale de deux cultivars de rosiers *Rosa hybrida* de formes contrastées, 'Radrazz' Knock-Out® et 'Meiratcan' Lovely Meilland® (Morel et al. 2009). Des plantes de 5 mois ayant atteint le stade d'architecture élémentaire (SAE) – stade auquel les axes d'ordre 1 sont complètement développés et dont les ramifications restent fleuries pendant plusieurs semaines (Crespel et al. 2013) – ont été phénotypées à l'échelle de la plante et de l'axe avec l'approche MTG. De nombreuses variables architecturales morphologiques et topologiques ont été mesurées, telles que la longueur des axes, le nombre de métamères par axe, ou encore la longueur moyenne d'un métamère. L'analyse architecturale a permis de distinguer clairement les deux cultivars et d'identifier deux types d'axes chez le rosier : les axes courts (1 à 4 métamères) et les axes longs (5 métamères et plus).

L'utilisation de la digitalisation 3D en tant que méthode de phénotypage de l'architecture donne accès à un grand nombre de variables architecturales appartenant aux catégories morphologiques, topologiques et géométriques, mais son application sur des plantes déjà bien ramifiées est chronophage. C'est pourquoi, la recherche de méthodes de phénotypage simplifiées est souhaitable.

Récemment, Crespel et al. (2013) se sont intéressés à cette problématique. L'objectif de leur étude était de sélectionner un nombre minimal de variables nécessaires et suffisantes pour décrire l'architecture du rosier buisson. Après avoir phénotypé au stade SAE huit cultivars de formes contrastées, allant du port érigé au port couvre-sol, trente-cinq variables décrivant l'architecture à l'échelle de la plante et de l'axe ont été mesurées. Six variables ont finalement été retenues pour décrire de manière pertinente l'architecture : (i) à l'échelle de la plante, le nombre d'axes déterminés (NbDetA) et le nombre d'axes longs (NbLA), (ii) à l'échelle de l'axe, le nombre de métamères des axes longs (NbMet_LA), la longueur des axes longs (L_LA), l'angle d'insertion de la corde des axes longs par rapport à la verticale (AngLA/Cord) et le nombre d'ordres de ramification (NbBrO). Ces variables ne sont pas ou peu corrélées entre elles, appartiennent à toutes les catégories de descripteurs de l'architecture (morphologique, topologique et géométrique) aussi bien au niveau de la plante qu'au niveau de l'axe et expliquent les variations architecturales observées. Elles sont aussi, pour la plupart, corrélées au descripteur de forme UPOV mesuré dans cette étude.

La plupart des études menées sur la forme et/ou l'architecture sont basées sur un phénotypage visuel et manuel. L'avantage majeur des méthodes manuelles est qu'elles ne nécessitent pas d'équipements spéciaux et onéreux. Néanmoins, elles sont limitantes au niveau des variables mesurées et ne décrivent pas nécessairement de manière exhaustive et précise l'architecture. Les variables mesurées manuellement sont la plupart du temps choisies empiriquement, en relation avec la difficulté et le temps nécessaire pour réaliser la mesure. Un des intérêts de l'étude de Crespel et al. (2013) est d'avoir mis en évidence des variables nécessaires et suffisantes à la description de l'architecture du rosier qui peuvent être, pour la plupart, mesurées manuellement optimisant ainsi le phénotypage manuel.

Avec l'apparition des nouvelles technologies, de nouvelles approches de phénotypage de l'architecture de la plante ont été développées récemment (Falhgren et al. 2015). On peut notamment citer le travail de Paulus et al. (2014) sur l'orge à l'aide d'un laser haute-précision qui permet de reconstruire l'architecture de la plante suite à l'intégration de plusieurs plans 2D ou encore le travail de Karkee et al. (2014) sur de jeunes pommiers utilisant une caméra 3D qui évolue verticalement autour de la plante afin de générer des coordonnées 3D des différents organes. Bien que ces méthodes aient de toute évidence un potentiel certain pour le phénotypage à haut débit, il faut noter que les travaux cités ci-dessus portaient sur des architectures simples. De plus, le phénotypage du pommier a été réalisé au stade de dormance, avant la repousse des feuilles, facilitant ainsi la lecture de l'architecture des axes. Il est également précisé dans le travail de Karkee et al. (2014) que, pour de nombreuses plantes, la précision d'identification des branches était assez faible avec notamment des branches courtes n'ayant pas été reconnues comme des organes par l'algorithme utilisé pour la reconstruction 3D. Ces nouvelles méthodes de phénotypage doivent donc

être encore améliorées pour être applicables à des espèces d'architectures complexes. Il faut également ajouter que le matériel nécessaire peut représenter un coût non négligeable et peut nécessiter des connaissances avancées spécifiques à chaque appareil.

II/ Contrôle de l'architecture de la plante par l'environnement

L'architecture d'une plante peut être modulée, de manière contrôlée ou non, par l'environnement. Ici, ce terme doit s'entendre au sens large et est défini par l'ensemble des éléments (biotiques, abiotiques et anthropiques) qui entourent un individu ou une espèce.

II.1/ Pratiques culturales

L'architecture d'une plante est très souvent modulée par l'homme avec par exemple, l'utilisation de la taille ou de régulateurs de croissance chimiques.

Plusieurs études ont notamment montré que le choix de la date et du type de taille pouvait influencer le rendement chez le pommier (Verheij, 1972 ; Forshey et al. 1992 ; Mika et al. 2003), le poirier (Saunders et al. 1991) ou encore le kiwi (Miller et al. 2001). Chez le pêcher, Kumar et al. (2010) ont montré, en étudiant trois cultivars, que différentes intensités de taille - suppression d'un quart, d'un tiers ou d'une demi-longueur des branches d'un an ou plus - influençaient la quantité et la qualité des fruits produits. Le rendement obtenu sur un des cultivars était augmenté significativement par une taille modérée. De plus, la taille et le poids des fruits augmentaient avec la sévérité du traitement. L'effet de la taille a également été étudié chez le rosier. Chez *Rosa damascena*, le nombre maximal de fleurs a été obtenu par une taille hivernale modérée (Pal et al. 2014). Younis et al. (2013) ont recherché la date de taille optimale pour obtenir des plants de *R. centifolia* ayant un bon équilibre végétatif/floral pendant l'hiver au Pakistan. Parmi les cinq dates testées, un effet supérieur de la taille réalisée en fin du mois de décembre a été montré.

Cependant, la taille est un travail laborieux et peut coûter 20% ou plus des coûts de production annuels pour certaines cultures comme les cerises (Galinato et al. 2010), les poires (Galinato et Gallardo, 2011) ou encore les pommes (Gallardo et al. 2010).

L'usage des régulateurs de croissance dans les cultures d'espèces fruitières vise principalement à augmenter le rendement et la qualité des fruits produits. Le daminozide, par

exemple, a été largement utilisé sur les cultures de pommes mais également de cerises, nectarines ou encore de cacahuètes. Il permet notamment de réduire la croissance végétative tout en promouvant l'initiation florale, de limiter la chute des fruits et de prolonger les durées de stockage. Ce produit a été retiré du marché pour les produits alimentaires aux Etats-Unis en 1989 et en France en 1990 à cause de potentiels risques cancérigènes mais il est toujours utilisé pour les produits ornementaux. Le daminozide agirait comme inhibiteur de la voie de biosynthèse des gibbérellines (GAs) entraînant ainsi la diminution de croissance des tiges observées chez certaines espèces (Brown et al. 1997). Chez le cultivar de tournesol utilisé en ornement 'BRS-Oasis', le daminozide a réduit la hauteur de tige sans pour autant réduire le diamètre de la tige et de la fleur répondant ainsi aux critères de qualité visuelle attendus pour le marché de la fleur coupée (Cuquel et al. 2010). Des résultats similaires ont été obtenus chez l'azalée avec l'application de daminozide et de paclobutrazol, un autre régulateur de croissance (Meijón et al. 2009). Le paclobutrazol est utilisé, entre autres, pour l'obtention de rosier miniature. En effet, les conditions de culture sous serre favorisent la croissance en hauteur des plantes au détriment de la ramification, éloignant alors le produit des exigences du marché horticole. Cet effet peut être limité par l'utilisation de régulateurs de croissance (Portemer, 2009). Cependant l'efficacité et le coût des régulateurs de croissance dépendent, entre autres, des substances actives utilisées et du mode d'application comme cela a été montré sur plusieurs espèces dont le rosier (Gibson et Whipker, 2001 ; Abadi et al. 2010). De plus, plusieurs études ont révélé que les régulateurs de croissance pouvaient avoir un impact négatif sur l'environnement. Ainsi, il a notamment été montré que le paclobutrazol réduisait les populations microbiennes du sol dans un verger de mangue (Silva et al. 2003 ; Gonçalves et al. 2009). Shalini et Sharma (2006) ont observé une contamination des nappes phréatiques par les résidus lessivés de ce produit, et Jonsson et al. (2002) ont noté une accumulation des résidus dans les tissus des poissons. Faute de pouvoir prouver que les régulateurs de croissance sont sans risque, certains ont été retirés du marché alimentaire et/ou ornemental français (tableau 1). De plus, en France, le plan Ecophyto 2018 vise à réduire les pesticides dont font partie les régulateurs de croissance. Une meilleure connaissance du contrôle de l'architecture par l'environnement pourrait potentiellement permettre d'établir et de proposer des solutions alternatives aux régulateurs de croissance.

Tableau 1. Régulateurs de croissance autorisés en France en culture ornementale au 1^{er} septembre 2015 ou récemment retirés (Haddad, 2007 ; base « e-phy » ; ACTA Index phytosanitaire 2015).

Spécialité commerciale	substance active	date de référence	date de retrait de l'homologation
Alar 85 SG (= B-Nine SG)	daminozide	06/12/2002	NA
SONAL	daminozide	NA	NA
Dazide enhance (= Amelio SG)	daminozide	NA	NA
Amelio SG (= Dazide enhance)	daminozide	NA	NA
Dazide 85	daminozide	01/12/1985	NA
Bonzi	paclobutrazole	08/12/2003	NA
PRM 12 RP	éthéphon	07/02/2003	NA
Royal 30 MH	hydrazide maléique	06/12/2002	retrait définitif : 15/08/2009
Royal Slo Gro SG	hydrazide maléique	04/06/1998	retrait définitif : 16/11/2006 ; délai de distribution : 30/06/2007 ; délai d'utilisation : 30/06/2008

NA : not available

II.2/ Facteurs biotiques

Plusieurs facteurs biotiques peuvent modifier l'architecture d'une plante. L'action des herbivores, champignons, virus, bactéries, phytoplasmes ou même d'autres plantes peut conduire à l'apparition de modifications plus ou moins importantes sur la plante. Cela peut aller de la dépréciation de certains organes jusqu'à la mort d'organes et/ou de la plante hôte en passant par une modification de l'architecture. Par exemple, le champignon *Gibberella fujikuroi* entraîne, chez le riz, la maladie du bakanae qui conduit, dans un premier temps, à un allongement anormal des entrenœuds (Borrow et al. 1955). En effet, l'élongation serait stimulée par les GAs produites par ce champignon (Brian et al. 1954). Les pucerons peuvent également modifier l'architecture d'une plante, comme le puceron cendré du pommier (*Dysaphis plantaginea*) qui entraîne l'enroulement des feuilles et le ralentissement de la croissance des tiges (Qubbaj et al. 2005) ou encore les pucerons retrouvés sur rosier qui entraînent le ralentissement voire l'arrêt de croissance des bourgeons et des tiges (Jalalizaland et al. 2012). Cependant, l'interaction avec d'autres organismes peut également être bénéfique comme par exemple la présence de vers de terre dans un substrat de culture. De nombreuses études ont porté sur l'effet de vers de terre de plusieurs espèces différentes sur la biomasse aérienne de plantes d'intérêt agronomique ; dans plus de 75% des cas, l'effet était positif (voir pour revues Scheu et al. 2003 ; Brown et al. 2004). La stimulation serait en partie due à la présence de molécules 'signal' présentes à l'intérieur des déjections des vers (*Aporrectodea caliginosa*) sur la croissance des plantes (Freitas, 2012). Ces molécules agiraient sur la voie de

signalisation de l'auxine (AUX), hormone stimulatrice de la croissance et inhibitrice du débourrement. En effet, le double mutant d'*Arabidopsis thaliana aux1-7 ; axr4-2* (gènes impliqués dans le transport de l'auxine et le contrôle de celui-ci respectivement), ayant un phénotype nain en culture classique, retrouve un phénotype sauvage en présence de vers de terre. On peut également citer l'effet stimulateur de la présence du champignon *Trichoderma harzianum* sur la croissance et/ou la ramification dans le substrat de culture de chrysanthème, de pétunia et de pervenche (Chang et al. 1986).

II.3/ Facteurs abiotiques

Les plantes peuvent faire preuve d'une forte adaptation à leur environnement direct. Une de ces adaptations se traduit par un changement de l'expression phénotypique appelé plasticité phénotypique. Celle-ci est définie par la capacité d'un organisme à adapter ses réponses physiologiques et/ou morphologiques à un environnement changeant (Schlichting, 1986). Elle peut entraîner la modification de la croissance et de la ramification permettant alors à la plante d'ajuster son développement en fonction des contraintes externes. Les principaux facteurs abiotiques pouvant influencer l'architecture de la plante sont décrits dans cette partie.

a. Impact de l'apport en eau sur l'architecture

L'eau est un des premiers facteurs limitants pour les plantes dont le développement dépend, entre autres, de l'équilibre entre la disponibilité en eau du sol et la transpiration de la plante (voir pour revues Chaves et al. 2003 ; Jaleel et al. 2008 ; Skirycz et Inzé, 2010 ; Tardieu et al. 2011). Le déficit hydrique peut avoir un impact conséquent en agriculture avec de fortes baisses du rendement dues à une diminution de la croissance et de la ramification comme chez le blé, le riz, le soja, le peuplier ou l'eucalyptus (Desclaux et Roumet, 1996 ; Boonjung et Fukai, 1996 ; Dhanda et al. 2004 ; Costa e Silva et al. 2004 ; Bogeat-Triboulot et al. 2007). Les effets peuvent être tout aussi dommageables pour des cultures ornementales avec une dépréciation de la qualité visuelle du produit. Chez *Callistemon citrinus*, une diminution de la croissance et du développement accompagnée d'une décoloration du feuillage et d'une réduction de la floraison ont pu être observées suite à l'application d'un déficit hydrique, qu'il soit modéré ou fort (Álvarez et Sánchez-Blanco, 2013). Lin et al. (2011) ont pu mettre en évidence chez le chrysanthème une corrélation

négligable entre l'intensité du stress hydrique et certaines variables architecturales primordiales pour le marché de la fleur coupée telles que la hauteur de plante, le nombre total de feuilles, le diamètre du capitule et la longueur du pédoncule. Cependant, ces effets ne sont pas obligatoirement négatifs pour toutes les cultures ornementales, où l'obtention de plantes compactes et ramifiées est recherchée pour de nombreuses espèces utilisées pour la décoration d'intérieur et d'extérieur. Plusieurs études ont été réalisées dans ce but et ont pu mettre en évidence une diminution de la croissance valorisable chez *Cotinus coggygria*, *Forsythia x intermedia*, *Cornus alba*, *Choisya ternata*, *Lavandula angustifolia*, *Hydrangea macrophylla* ou encore *Lonicera periclymenum* et une diminution de la ramification uniquement chez *C. alba* et *L. periclymenum* (Morel et al. 2001 ; Cameron et al. 2006, 2008). Morel et al. (2001) ont notamment montré sur *H. macrophylla* que l'application d'une restriction hydrique – maintien de l'irrigation à un faible potentiel hydrique du sol qui ne permet pas le maintien de l'équilibre hydrique de la plante – à un stade de croissance précoce permet d'obtenir des plantes plus compactes, présentant un bon équilibre entre organes végétatifs et reproductifs au stade commercial. Portemer (2009) a montré chez le rosier miniature une diminution de près de 4 cm de la hauteur des plantes suite à l'application d'un stress hydrique (arrêt de l'arrosage pendant 4 jours) ainsi qu'une diminution de près de -13% de la longueur des entre-nœuds et une augmentation de la ramification. Des résultats similaires ont été obtenus chez plusieurs cultivars de rosiers (Niu et Rodriguez, 2009 ; Cai et al. 2012).

Différents travaux ont également montré que la réhydratation suivant une période de sécheresse induisait une reprise du débourrement. Cela a notamment été mis en évidence chez des espèces d'arbres de forêt sèche au Costa Rica (Borchert, 1994), chez le riz (Okami et al. 2015) et le rosier (Demotes-Mainard et al. 2013). Ces derniers ont même observé chez des plants de *R. hybrida* 'Radrazz' réhydratés, après une période de restriction hydrique (-26kPa pendant des périodes de 7 à 35 jours), une augmentation significative du taux de débourrement (de +41 à +54% par rapport aux plantes témoins) ; plus particulièrement au niveau de la partie médiane de l'axe primaire (figure 3).

Les plantes peuvent également souffrir d'un excès d'eau. Une étude portant sur 332 cultivars de riz a montré qu'un excès d'eau prolongé menait à une augmentation de la longueur des feuilles, des gaines, du nombre d'entre-nœuds et du nombre de feuilles par tige et à une diminution de la quantité et de la qualité des grains (Anandan et al. 2015). Une baisse de la hauteur de la plante, du nombre de talles et du rendement a été observée chez le blé après à une période d'excès d'eau (Sharma et Swarup, 1988). Martin et al. (2010) ont étudié la croissance de quatre espèces ornementales soumises à une période d'excès d'eau de 23 jours pour le chêne Guadeloupe et l'acajou d'Amérique ou de 41 jours pour le cayure et le cerisier de Cayenne. L'excès d'eau n'a eu aucun effet sur le cayure indiquant une tolérance à l'excès d'eau alors qu'une diminution du diamètre des tiges et/ou de la hauteur des plantes a été observée pour l'acajou d'Amérique et le

cerisier de Cayenne. Une augmentation du diamètre des tiges a été reportée pour le chêne Guadeloupe.

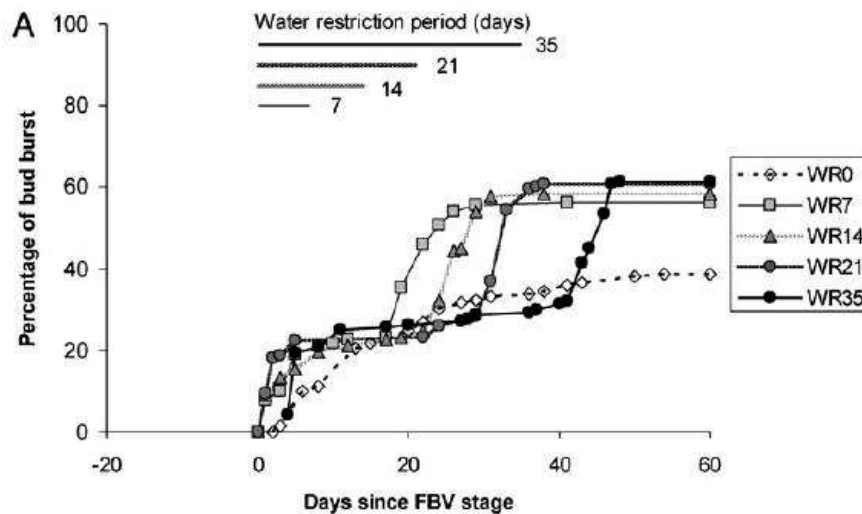


Figure 3. Pourcentage de débourrement au cours du temps chez des plantes de *Rosa hybrida* 'Radrazz' soumises à une période de restriction hydrique de 7, 14, 21 ou 35 jours (d'après Demotes-Mainard et al. 2013). FBV : stade fleur visible.

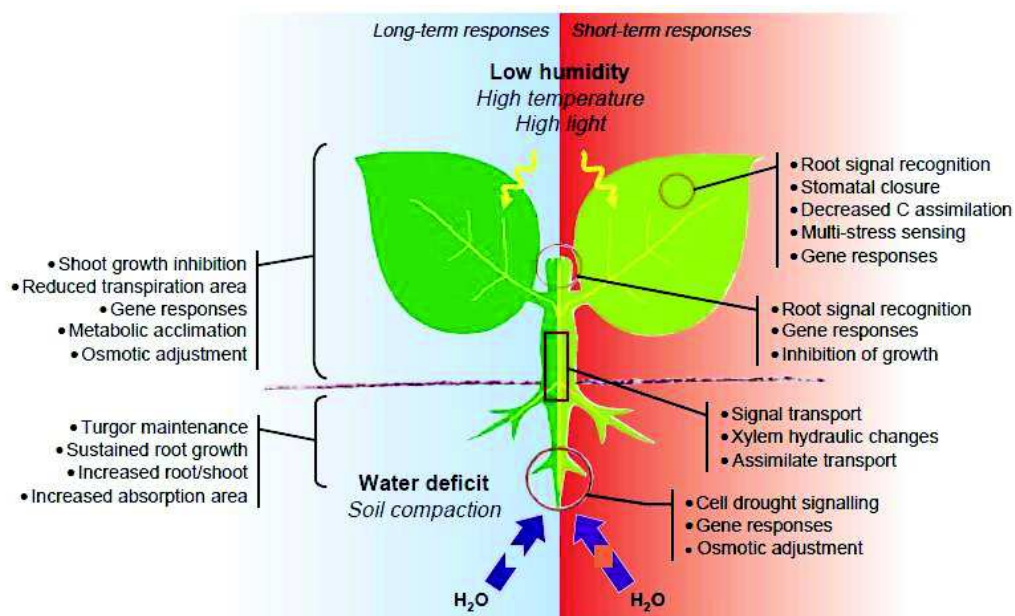


Figure 4. Réponses de la plante à la sécheresse. À gauche, les réponses sur le long terme ou acclimatation, à droite, les réponses à court terme (d'après Chaves et al. 2003).

La diminution de croissance observée suite à une période de déficit hydrique est en partie liée à l'inhibition de l'expansion cellulaire, à une diminution du nombre de cellules et à une baisse d'assimilation et/ou une réallocation du carbone (Chaves, 1991 ; Cosgrove, 2005 ; Osorio et al. 2006). Un des premiers processus physiologiques impactés par le déficit hydrique est la photosynthèse (Chaves, 1991 ; figure 4) et donc la production de photoassimilats. En effet, un stress hydrique entraîne une baisse de la disponibilité en CO₂. Elle est due à la baisse de sa diffusion dans le mésophylle et à la fermeture des stomates (Flexas et al. 2004, 2007). La fermeture rapide des stomates peut majoritairement s'expliquer par l'augmentation en acide abscissique (ABA) généralement observée en cas de déficit hydrique (Jones et Mansfield, 1970 ; Wilkinson et Davies 2010 ; Merilo et al. 2015) comme cela a été montré chez la tomate (Kudoyarova et al. 2007), le soja (Mutava et al. 2015) ou encore le rosier (Giday et al. 2014). L'ABA peut également intervenir directement sur le métabolisme des sucres, notamment sur la stimulation de l'activité de l'invertase vacuolaire augmentant ainsi les quantités de glucose et fructose dans la feuille de maïs (Trouverie et al. 2003). L'accumulation de ces hexoses, et d'autres molécules comme la proline, permettrait de maintenir la turgescence cellulaire et de protéger les membranes plasmiques, les structures subcellulaires et les protéines en cas de déficit hydrique (Morgan, 1984 ; Maggio et al. 2002). Dans certains cas, ceci conduirait à un maintien d'une croissance minimale *via* notamment un maintien de la photosynthèse et de la turgescence (Lockhart, 1965 ; Meyer et Boyer, 1972 ; Morgan, 1984). La diminution en sucres disponibles suite à la réduction de la photosynthèse limiterait la croissance des organes par leur rôle trophique mais également par leur rôle de molécules 'signal' (Jang et Sheen, 1994 ; Wang et Ruan, 2013).

De récentes études ont aussi montré que l'ABA était capable d'inhiber directement le débourrement (Leduc et al. 2014 ; Yao et Finlayson, 2015). Une des hypothèses formulées quant à son mécanisme d'action repose sur une possible inhibition par l'ABA de la biosynthèse/transport de l'auxine dans le bourgeon et de certains acteurs du cycle cellulaire (Yao et Finlayson, 2015). Le contrôle du débourrement serait lié au changement de la disponibilité en sucres pour le bourgeon (Henry et al. 2011 ; Demotes-Mainard et al. 2013 ; Barbier et al. 2015). Portemer (2009) a pu montrer une corrélation entre l'induction du débourrement par le stress hydrique chez le rosier et une accumulation de saccharose et de fructose dans la sève xylémienne, suggérant ainsi l'implication des sucres dans le contrôle du débourrement.

En plus de l'ABA, d'autres hormones peuvent également jouer un rôle dans les réponses au stress hydrique (Peleg et Blumwald, 2011) comme les cytokinines (CKs), antagoniste de l'ABA, qui stimulent le débourrement (Pospíšilová et al. 2000 ; Kudoyarova et al. 2007 ; Reddy et al. 2013 ; Leduc et al. 2014), l'acide salicylique (SA) qui stimule, entre autres, la fermeture des stomates et la production de dérivés réactifs de l'oxygène (ROS, reactive oxygen species) limitant ainsi potentiellement la

croissance (Miura et al. 2014) ou encore l'éthylène (ET) qui inhiberait la croissance (Wilkinson et Davies, 2010).

Les réponses physiologiques à l'excès d'eau sont en partie dépendantes de l'intensité et de la durée du stress. Que cela soit lors de la submersion des racines, d'une submersion partielle des organes aériens ou d'une submersion complète les réponses peuvent impliquer différentes hormones telles que l'ET, l'ABA ou encore les GAs (voir pour revue Voesenek et Bailey-Serres, 2015). Chez le riz, l'ET stimulerait des gènes impliqués dans la tolérance à la submersion conduisant, entre autres, à une diminution en ABA et une augmentation en GAs. Ceci expliquerait la stimulation de la croissance observée en cas de submersion partielle chez cette espèce. L'excès d'eau peut également entraîner une fermeture des stomates (Vartapetian et Jackson, 1997 ; Armstrong et Drew, 2002). Yu et al. (2015b) ont montré chez le peuplier que l'application d'une submersion partielle pendant 50 jours conduisait à une diminution des échanges gazeux et du contenu en chlorophylle, réduisant ainsi potentiellement le taux photosynthétique. La baisse en sucres pourrait ainsi expliquer la diminution de la croissance chez les plantes soumises à ce type de stress.

b. Impact de la lumière sur l'architecture

Les plantes transforment, *via* la photosynthèse, l'énergie lumineuse en énergie carbonée indispensable pour leur croissance et leur développement. Une modification de l'environnement lumineux, que cela soit au niveau de la quantité et/ou de la qualité, peut alors influencer l'architecture d'une plante (voir pour revues Leduc et al. 2014 ; Demotes-Mainard et al. 2016 ; Huché-Thélier et al. 2016). Un des premiers mécanismes observés qui permet d'appréhender l'effet de la quantité de lumière sur l'architecture est le phototropisme. Ce phénomène se réfère à une croissance asymétrique d'un organe en direction de la lumière, dans le cas où celle-ci est distribuée inégalement, conduisant à la réorientation dudit organe (lino, 1990). L'effet de la quantité de lumière sur la croissance a également été étudié sur quinze espèces d'arbres tropicaux (Poorter, 1999). Il a été montré que le taux de croissance le plus élevé correspondait au niveau intermédiaire d'intensité lumineuse (25-50% de la lumière incidente). Par ailleurs, une corrélation positive entre l'intensité lumineuse et le taux de débourrement a été décrite, entre autres, chez le sapin baumier, le pin sylvestre, l'épicéa, le frêne, *Vaccinium hirtum* et le rosier (Zieslin et Mor, 1990 ; Bartlett et Remphrey 1998 ; Niinemets et Lukjanova 2003 ; Kawamura et Takeda, 2004). Le rosier est particulièrement sensible à la quantité de lumière perçue. Girault et al. (2008) ont montré chez six cultivars de rosier appartenant aux espèces *R. hybrida*, *R. chinensis* et *R. wichurana* un besoin strict de lumière pour déclencher le débourrement pour une culture de plantes décapitées et défoliées. De plus, ces auteurs ont montré que le bourgeon est le siège de la perception de la lumière. Par ailleurs,

Demotes-Mainard et al. (2013) ont montré chez *R. hybrida* 'Radrazz' une augmentation de +34 à +45% du taux de débourrement de la partie médiane de l'axe primaire de plantes soumises à une contrainte lumineuse temporaire (PAR faible suivi d'un PAR fort) comparativement aux plantes cultivées en confort lumineux pendant toute la période de culture (figure 5).

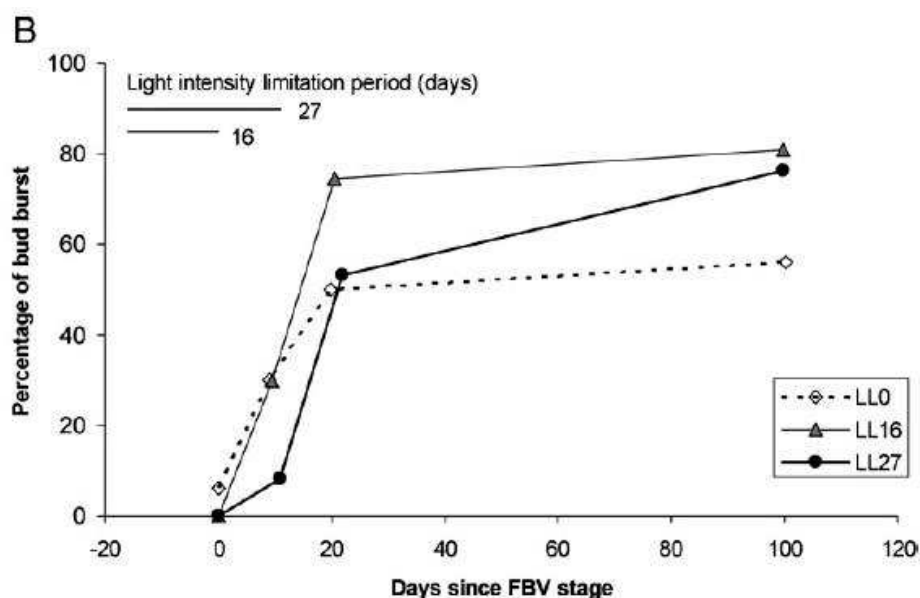


Figure 5. Pourcentage de débourrement au cours du temps chez des plantes de *Rosa hybrida* 'Radrazz' soumises à une contrainte lumineuse (PAR faible) pendant 16 ou 27 jours (d'après Demotes-Mainard et al. 2013).
FBV : stade de fleur visible.

En plus de la quantité de la lumière, la qualité de celle-ci est déterminante comme l'ont montré Evers et al. (2006) sur le blé et Muleo et al. (2001) sur le prunier. Pour étudier l'effet de la qualité de la lumière sur l'architecture du pétunia, Gautam et al. (2015) ont utilisé une bâche de culture absorbant le rouge lointain (FR), augmentant ainsi le ratio rouge clair : rouge sombre (R : FR). Ils ont obtenu des plantes plus compactes avec une réduction de l'élongation des tiges. Cependant, lorsque l'intensité lumineuse était faible et que l'éclairage sous la bâche était complétementée par de la lumière bleue les auteurs ont pu observer une stimulation de l'élongation des tiges et de la hauteur des plantes. Une étude similaire réalisée sur le poinsettia (Mata et Botto, 2009) a montré que les plantes cultivées sous un fort ratio R : FR étaient plus compactes mais que le diamètre des tiges et le nombre de tiges latérales restaient inchangés. Chez le chrysanthème et le rosier, l'application de lumières rouge (60%) et bleue (40%) ont permis de réduire la hauteur des plants (Ouzounis et al. 2014). Alors que la lumière bleue n'a aucun effet sur la ramification du rosier (Abidi et al. 2013), elle a entraîné une augmentation du nombre d'axes chez plusieurs espèces dont le chrysanthème (Mortensen et

Strømme, 1987 ; Huché-Thélier et al. 2016). Par ailleurs, un faible ratio R : FR a entraîné une diminution de -10 à -15% chez quatre espèces de graminées (Williamson et al. 2012). Chez le rosier, alors que R favorise le débourrement, le rouge lointain FR l'inhibe (Girault et al. 2008), suggérant un rôle majeur du ratio R : FR dans le processus de ramification chez cette espèce.

Cependant les processus physiologiques mis en jeu sont encore mal connus. Parmi les différentes voies de signalisation hypothétiques, trois acteurs sont reconnus pour jouer un rôle dans la régulation de la croissance et du débourrement : les photorécepteurs, les hormones et les sucres (figure 6).

La lumière module la croissance, notamment par la régulation de la division cellulaire et de l'expansion cellulaire *via* des photorécepteurs (Okello et al. 2016). Les photorécepteurs sont divisés en trois grandes familles principales : les cryptochromes qui peuvent percevoir les UV-A et la lumière bleue, les phototropines qui perçoivent la lumière bleue et les phytochromes qui perçoivent la lumière rouge et les changements de la lumière rouge et du ratio R : FR (Casal, 2013). On ne traitera dans cette partie que les voies de réponses impliquant les phytochromes. Ceux-ci ont été les premiers à être décrits chez *A. thaliana*. Au nombre de cinq chez cette espèce, nommés A, B, C, D et E, ils sont principalement situés dans le cytoplasme sous forme inactive. Lorsqu'ils sont activés par le rouge clair ils sont transloqués dans le noyau où ils peuvent alors déclencher les voies de signalisation en interagissant avec des facteurs de transcription appelés PIFs pour Phytochrome Interacting Factor (Chen et al. 2004 ; Galvão et Fankhauser, 2015). Les phytochromes A, B et C sont conservés entre les espèces (Franklin et Quail, 2010). Il a souvent été démontré que le phytochrome B (phyB) interviendrait dans la perception du ratio R : FR (Reddy et Finlayson 2014 ; Leduc et al. 2014). Sous lumière blanche (i.e fort ratio R : FR) des mutants phyB d'*A. thaliana* présentent des élongations des tiges et des pétioles supérieures à celles observées chez les sauvages, indiquant le rôle de phyB dans la régulation négative de la croissance (Reed et al. 1993). Ceci est confirmé par de Lucas et al. (2008) qui ont montré que phyB régulait négativement l'élongation des cellules de l'hypocotyle chez *A. thaliana* (ratio R : FR élevé) en déstabilisant PIF4 qui, lui, stimule l'élongation de cet organe.

Il faut toutefois noter que l'effet de la lumière est souvent médié par la régulation des voies de biosynthèse ou de signalisation des hormones. En effet, de Lucas et al. (2008) ont montré qu'en cas de faible ratio R : FR, les protéines DELLAs (répresseur de la voie de signalisation des GAs) inhibent

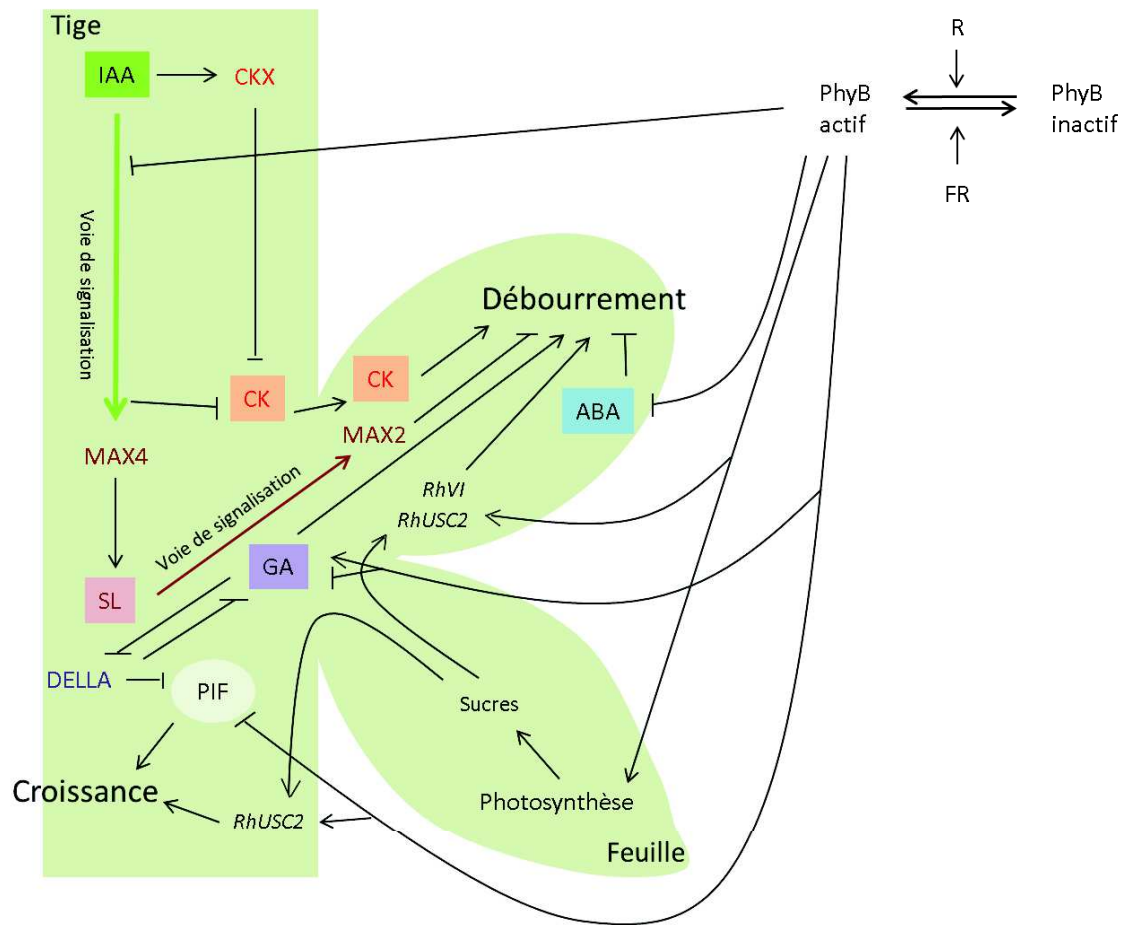


Figure 6. Représentation des voies de signalisation impliquées dans la régulation des processus de croissance et de débourrement. Suite à l'activation du phytochrome B (phyB) par un fort ratio R : FR (rouge clair : rouge sombre), celui-ci régulerait positivement le débourrement *via* une inhibition de la voie de signalisation de l'auxine (IAA). Cela entraînerait une inhibition de la voie de biosynthèse et de signalisation des strigolactones (SL) *via* les gènes *MAX4* et *MAX2*. Par ailleurs, cela entraînerait une accumulation de cytokinines (CKs) par une stimulation de la biosynthèse et une inhibition de leur dégradation par les cytokinines oxydases (CKXs). Parallèlement, phyB agirait négativement sur l'acide abscissique (ABA) stimulant ainsi également le débourrement. Le rôle des GAs dans la régulation de la croissance et du débourrement est complexe puisque, dépendant des études, phyB peut stimuler ou inhiber l'accumulation de GAs. Les GAs stimulent le débourrement et la croissance *via* la dégradation des protéines DELLAs qui inhibent l'expression des facteurs de transcription stimulant la croissance (PIF ; Phytochrome Interacting Factor). PhyB peut également déstabiliser directement les PIFs. L'activation de phyB peut conduire à la stimulation de la photosynthèse et donc l'accumulation de sucres disponibles pour le débourrement et la croissance. Le transport des sucres et le clivage du saccharose en glucose et fructose serait stimulés par phyB. En effet, celui-ci stimule l'expression des gènes *RhSUC2* et *RhVI* codant pour des transports de sucres et une invertase vacuolaire respectivement (Basé sur Lucas et al. 2008 ; Finlayson et al. 2010 ; Girault et al. 2010 ; Henry et al. 2011 ; Choubane et al. 2012 ; Reddy et Finlayson 2014 ; Leduc et al. 2014 ; Demotes-Mainard et al. 2016 ; Barbier et al. 2015).

l'activité de PIF4 et donc réduisent l'élongation de l'hypocotyle. En cas de forte concentration de GAs, les protéines DELLAs sont déstabilisées et les GAs peuvent agir en favorisant la croissance. L'AUX intervient également dans la régulation de la croissance en réponse à un stimulus lumineux. Ce rôle a largement été illustré, notamment dans le cas du phototropisme avec la mise en place d'un gradient latéral d'AUX vers la partie ombrée de la plante (voir pour revue Christie et al. 2013). La croissance est alors plus importante dans la région ombrée permettant la réorientation de l'organe vers la zone éclairée.

Récemment, Reddy et Finlayson (2014) ont montré que l'intégration du signal lumineux par phyB contrôle également la ramification par l'intermédiaire d'AUX chez *A. thaliana*. La forme active de phyB réprimerait l'action inhibitrice d'AUX sur le débourrement. Chez cette même espèce, l'ABA régulerait négativement le débourrement en réponse à un faible ratio R : FR (Reddy et al. 2013). Chez le rosier, Choubane et al. (2012) ont montré l'implication positive des GAs dans le débourrement de bourgeons axillaires de plantes de rosier décapitées et cultivées à la lumière. D'autres hormones telles que les strigolactones (SLs), inhibitrices du débourrement, et les CKs, stimulatrices du débourrement, interviendraient également dans la régulation de la ramification *via* le ratio R : FR (Finlayson et al. 2010 ; Su et al. 2011). Une expérience menée sur des doubles mutants phyB/*MORE AXILLARY GROWTH* (MAX) MAX2 ou MAX4 (gènes impliqués dans la voie de signalisation et la biosynthèse des SLs) a montré que la ramification n'était affectée que si ces gènes étaient fonctionnels (Finlayson et al. 2010). PhyB réprimerait l'expression des gènes MAX2 et MAX4 stimulant ainsi le débourrement (Demotes-Mainard et al. 2016). Les preuves de l'implication des CKs dans la voie de contrôle du débourrement par phyB sont indirectes. En effet, Il a été montré que l'expression des *CYTOKININ OXIDASE* impliqués dans le catabolisme des CKs était stimulée par un ratio R : FR faible (phyB inactif ; Demotes-Mainard et al. 2016). Au contraire, lorsque phyB est actif (rapport R : FR élevé), il stimulerait l'activité des CKs, et donc le débourrement, en inhibant la voie de signalisation de l'AUX.

Une autre voie de signalisation permettant la régulation de l'architecture de la plante implique les sucres solubles. Les sucres contrôlent positivement la croissance et le débourrement *via* leur rôle trophique et signal (Wang et Ruan, 2013 ; Henry et al. 2011 ; Rabot et al. 2012 ; Barbier et al. 2015). Or, la quantité et la qualité de la lumière peuvent influencer la photosynthèse et donc la quantité de photoassimilats (Leduc et al. 2014 ; Girault et al. 2010 ; Demotes-Mainard et al. 2016 ; Huché-Thélier et al. 2016). Un faible ratio R : FR, une faible expression de phyB ou une exposition à la lumière bleue peuvent diminuer le contenu en chlorophylle dans les feuilles et donc le taux net d'assimilation chez plusieurs espèces (Demotes-Mainard et al. 2016). De plus, chez les mutants phyB, l'ouverture des stomates est réduite limitant ainsi les apports en CO₂ pour la photosynthèse (Demotes-Mainard et al. 2016). Chez le rosier, Girault et al. (2010) ont montré chez des plantes décapitées que le

photocontrôle du débourrement dépendrait en partie de la photorégulation du métabolisme des sucres. Cette hypothèse est renforcée par l'observation (i) d'une augmentation de l'expression du gène *RhSUC2*, codant pour un transport de sucres, dans les bourgeons qui débourrent et les tiges exposées à la lumière (Henry et al. 2011) et (ii) d'une photo stimulation de l'activité de l'invertase vacuolaire dans le bourgeon (Girault et al. 2010). En étudiant l'activité promotrice du gène codant l'invertase vacuolaire (*RhVI1*), Rabot et al. (2012) ont démontré que la lumière et le saccharose ont un effet synergique sur l'expression de ce gène.

c. Impact de la stimulation mécanique sur l'architecture

Les plantes se développant à l'extérieur sont constamment soumises à des stimuli mécaniques engendrés par des facteurs tels que le vent, la pluie, le passage d'animaux ou encore les plantes avoisinantes (voir pour revues Braam, 2005 ; Coutand et al. 2010 et Moulia et al. 2015). A court terme, deux types de réponses très rapides, voire immédiates, au stimulus mécanique existent : le thigmotropisme et la thigmonastie. Le thigmotropisme est caractérisé par une réponse dépendante de la direction du stimulus. Cette réponse peut être illustrée par le comportement des plantes grimpantes dont le développement s'adapte aux supports rencontrés (Jaffe et Galston, 1968). A la différence du thigmotropisme, la thigmonastie est une réponse indépendante de la direction du stimulus et dépend de la structure de l'organe. Un des exemples le plus connu de thigmonastie est la réponse de *Mimosa pudica*, ou encore sensitive, dont les feuilles se replient au moindre contact quelle que soit la direction du stimulus (Simons, 1981 ; Malone, 1994). A long terme, les plantes peuvent répondre aux stimuli mécaniques par des changements morphogénétiques, phénomène appelé thigmomorphogenèse (Jaffe, 1973). La thigmomorphogenèse conduit généralement à une réduction de la longueur des tiges et à une augmentation du diamètre de celles-ci (Biddington, 1986). A l'inverse, elle peut également favoriser la flexibilité des tissus comme cela a été montré chez le haricot (Jaffe et al. 1984). Ces changements morphogéniques permettraient à la plante de mieux supporter l'augmentation des contraintes mécaniques comme le vent (Telewski et Jaffe, 1986). Un des premiers facteurs ayant permis d'appréhender et de décrire la thigmomorphogenèse est l'effet du vent sur les arbres (Metzger, 1983). Les arbres soumis au vent ont souvent une taille réduite, un tronc plus large et un port en drapeau (Jacobs, 1954 ; Telewski et Jaffe, 1986). Reubens et al. (2009) ont observé une diminution de la hauteur de plantes suite aux passages répétés d'un bras mécanique sur la partie supérieure de jeunes plants de chêne pédonculé et de robinier faux-acacia. Des résultats similaires ont été obtenus chez des plantes ornementales comme les asters de Chine, le séneçon cinéraire et le pétunia avec une réduction de croissance plus ou moins importante selon les espèces (Autio et al. 1994). Une étude réalisée chez le rosier *R.*

hybrida 'Radrazz' Knock-Out® (Morel et al. 2012) a montré que la stimulation mécanique sur des jeunes rosiers cultivés en serre augmentait le nombre de ramifications basales et réduisait la longueur des axes primaires et secondaires sans modifier le nombre de métamères.

La perception et la transmission du signal de stress mécanique sont encore mal connues (Fluch et al. 2008). Différentes hormones de croissance, le calcium intracellulaire, les calmodulines, les ROS, les kinases, et bien d'autres acteurs physiologiques joueraient un rôle dans cette signalisation chez les plantes (Mori and Schroeder, 2004 ; Braam, 2005; Chehab et al. 2009 ; Coutand, 2010). Récemment, le rôle du facteur de transcription, nommé PtaZFP2, en réponse à une courbure des tiges a été mis en évidence (Martin et al. 2014). L'étude de peupliers surexprimant ce facteur de transcription a montré que la croissance longitudinale et cambiale était réduite en absence de stimulus mécanique. Il a été montré que la surexpression de ce facteur de transcription réduisait la sensibilité des plantes à la stimulation mécanique. Par ailleurs, Buchanan et al. (2000) ont émis l'hypothèse que les hormones telles que l'ABA ou l'ET pourraient également participer à l'inhibition de la croissance et de la ramification. Ces deux hormones pourraient être responsables d'une fermeture des stomates plus longue entraînant une réduction en CO₂ et donc du taux photosynthétique. La diminution en CO₂ pourrait également être due à une densité stomatique réduite suite à une stimulation mécanique comme cela a été montré chez le chêne (Reubens et al. 2009). La diminution en photoassimilats découlant de la réduction du taux photosynthétique expliquerait alors la diminution de croissance et du débourrement.

d. Impact de la température sur l'architecture

En 1960, Wang a été un des premiers qui suggéra que la durée de culture des plantes pouvait être prédite grâce à la somme des températures journalières. Par la suite, Myneni et son équipe (1997) ont étudié la croissance des plantes dans les latitudes nord entre 1981 et 1991 et en ont conclu que l'augmentation de la croissance des plantes était liée au prolongement des saisons végétatives, et donc, en partie, à l'augmentation de la somme des températures journalières. Depuis, de nombreuses recherches ont porté sur l'effet de la température sur le développement des plantes et sur la notion de plages de températures optimales (Ritchie et NeSmith, 1991 ; Bitá et Gerats, 2013 ; Bahuguna et Jagadish, 2015). Par ailleurs, la différence entre les températures jour/nuit (DIF) peut affecter, chez de nombreuses espèces, la longueur des entre-nœuds, la hauteur de plante, l'orientation des feuilles et des tiges et la ramification (Myster et Moe, 1995). Chez la campanule, le taux de croissance de la tige était supérieur pour une DIF positive (24°C/12°C) comparativement à une DIF négative (12°C/24°C) ou constante (18°C/18°C) (Torre et Moe, 1998). Des résultats similaires ont été obtenus chez le *Kalanchoë* par Jensen (1994). Il a montré que l'application d'une pulse-DIF

négative (20°C/24°C) (la température de nuit élevée n'est appliquée que quelques heures) permettait d'obtenir des plantes plus compactes avec une réduction de la longueur des entre-nœuds et de la hauteur de la plante. Gibson et Paulsen (1999) ont observé une diminution linéaire de la biomasse aérienne chez le blé en fonction de l'augmentation des températures, allant de 20 à 27,5°C. A l'inverse, Fang et al. (2015) ont réalisé une expérience au Nord de la Chine qui a montré que, chez le blé, une élévation de la température moyenne de 2 à 2,5°C tout au long de la culture (température moyenne mensuelle allant de 1.8°C à 22,7°C de novembre à mai) augmentait la biomasse aérienne, le rendement, la hauteur de plante et le nombre d'épis par m². Laza et al. (2015) ont montré chez le riz que l'augmentation de températures nocturnes avait des effets contrastés selon qu'elle était appliquée durant la période de croissance végétative ou reproductive. L'augmentation de la température en période végétative a mené à un accroissement de la hauteur de plante mais n'a eu aucun effet sur le nombre de tiges. En revanche, en période reproductive, les effets sont négatifs avec une diminution de la hauteur de plante et du nombre d'épis par panicule. Chez le pétunia, la hausse de la température moyenne journalière a augmenté la hauteur de plante mais a diminué le nombre de bourgeons florifères (Blanchard et al. 2011).

Des températures extrêmement basses peuvent également avoir des effets négatifs sur le développement des plantes (Alden et Herrmann, 1971 ; Anekonda et al. 2000). Une forte diminution de croissance et de débourrement a été observée pour certains cultivars du genre *Pinus* en période de gel (Viveros-Viveros et al. 2007). Cependant, des effets positifs du froid sont à noter. Chez de nombreuses espèces de ligneux le débourrement est dépendant d'une période de froid pour lever l'endodormance ; on peut citer notamment le sorbier, le poirier ou encore le nectarinier (Gariglio et al. 2006 ; Heide, 2011 ; Takemura et al. 2013). L'augmentation de la période de froid a permis chez le bouleau de diminuer le délai et la température requis pour atteindre 50% du débourrement (Junttila et Hänninen, 2012). Pop et al. (2000) ont montré qu'une température élevée suite à la levée de la dormance accélérât le débourrement chez le saule et le bouleau. L'effet des températures sur la croissance et le débourrement a également été montré chez le rosier avec notamment une diminution de la longueur des tiges et une augmentation du débourrement corrélées à l'augmentation des températures (température maximale 26°C) et une stimulation du débourrement dans les parties basale et médiane de la tige après application d'une période de froid (environ 5°C) (De Vries et Smeets, 1979 ; De Vries et al. 1986 ; Khayat et Zieslin, 1982 ; Marcelis-van Acker, 1995 ; Brun et Mary, 2003 ; Dieleman et Meinen, 2007 ; Djennane et al. 2014).

Les réponses physiologiques associées aux changements de température sont multiples (voir pour revues Mittler et al. 2012 ; Bitá et Gerats, 2013 ; Wingler, 2015 ; Bahugana et Jagadish, 2015). Une hausse de la température peut affecter l'expansion et la division cellulaire (Smertenko et al. 1997) ainsi que la stabilité des membranes, des brins d'ADN et d'ARN ou encore l'efficacité de

réactions enzymatiques. Toutes ces modifications peuvent jouer le rôle de thermosenseur et induire, entre autres, une baisse de la photosynthèse notamment par une diminution de l'efficacité du photosystème II et de l'activité de la rubisco (Barnabás et al. 2008). De plus, l'exposition d'une plante à une température supérieure de 5°C à sa température optimale peut conduire à une augmentation d'hormones inhibitrices de la croissance comme l'ABA (Talanova et al. 2003 ; Bitá et Gerats, 2013). L'application de GAs, stimulatrices de la croissance, sur des mutants d'orge déficients en GAs et résistants aux températures élevées augmentait leur sensibilité aux hautes températures (Vettakkorumakankav et al. 1999). Chez *A. thaliana*, le rôle de l'AUX en réponse à une augmentation de températures ne dépassant pas 30°C a été discuté par de Wit et al. (2014). La hausse de température stimulerait la production d'AUX dans les cotylédons et son transport basipète vers et dans l'hypocotyle (figure 7). L'AUX interagirait alors avec les GAs qui, à leur tour, interagiraient avec les PIFs afin de promouvoir la croissance.

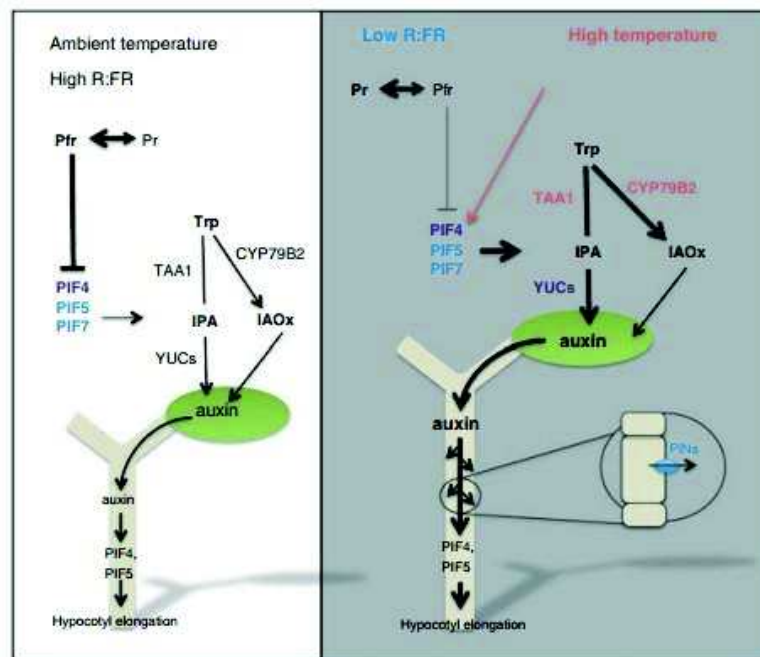


Figure 7. Modèle de l'interaction entre la voie de la signalisation par l'auxine et deux variables climatiques : la température et le ratio R : FR chez une plantule d'*Arabidopsis thaliana*. Une hausse de température ou un faible ratio R : FR conduit à une augmentation de la production d'auxine par l'intermédiaire, entre autres, des facteurs de transcription PIFs (Phytochrome Interacting Factor ; d'après de Wit et al. 2014).

Lors de la période végétative, l'application de froid réduit également la division et l'expansion cellulaire (voir pour revue Wingler, 2015). La première raison pouvant expliquer le ralentissement de ces deux processus est la réallocation des sucres. En effet, la photosynthèse n'est pas toujours inhibée par la baisse des températures (Hurry et al. 1995). Des processus d'acclimatation tels que le

recyclage du phosphate ou la régénération du ribulose biphosphate permettent de maintenir le taux photosynthétique (Kurepin et al. 2013). Il a également été montré chez *A. thaliana* une absence de rétroaction négative des sucres sur la photosynthèse en cas d'acclimatation au froid (Strand et al. 1997). A l'inverse, le taux de photosynthèse peut être réduit chez certaines espèces de conifères et s'accompagne d'une augmentation du stockage dans la feuille de sucres sous forme de réserve métabolisable (Molina-Montenegro et al. 2012). De façon générale, la réallocation et l'accumulation de sucres solubles permettraient d'augmenter la tolérance au froid, réduisant ainsi la quantité de sucres investie pour les processus de croissance. De plus, en cas d'exposition au froid, il est possible d'observer une rigidification des parois limitant par là même l'expansion cellulaire qui repose sur l'extensibilité des membranes. En réponse aux basses températures, la plante peut également modifier l'expression de certains gènes (Shinozaki et al. 2003 ; Chinnusamy et al. 2007). Achard et al. (2008) ont montré que, chez *A. thaliana*, le froid stimulerait l'expression du régulon *CBF1* (C-repeat binding factor 1) – un régulon étant un ensemble de gènes dont l'expression est co-réglée – résultant en la stabilisation et l'accumulation de protéines DELLAs, ce qui conduit, *in fine*, au ralentissement de la croissance. En plus de la régulation de la croissance en réponse à un changement ponctuel de température, les GAs, et plus précisément la diminution du contenu en GAs, interviendraient également dans l'arrêt de croissance observé chez les plantes pérennes en automne (Cooke et al. 2012). Bien que son rôle soit controversé, l'ABA participerait à l'entrée en dormance des bourgeons ainsi qu'au maintien de celle-ci (Shimizu-Sato et Mori, 2001 ; Cooke et al. 2012 ; González-Grandio et Cubas, 2014 ; Zheng et al. 2015). D'autres hormones seraient impliquées comme les CKs et l'AUX (Horvath et al. 2003)

e. Impact des nutriments sur l'architecture

Les êtres vivants sont composés d'eau, de sels minéraux et de matières organiques constamment renouvelés. En plus du CO₂ et de l'eau, les plantes autotrophes - capables de synthétiser toutes les matières organiques nécessaires à leur développement - ont également besoin de minéraux inorganiques tels que l'azote minéral (N), le phosphore (P), le potassium ou encore le calcium. L'augmentation de la population favorise l'intensification des cultures, un appauvrissement des sols ainsi que l'exploitation de sols très peu fertiles. Or, les carences en éléments nutritifs peuvent avoir des conséquences limitantes sur le développement des plantes. Sprengel (1787-1859) fut un des premiers à suggérer qu'une carence en un seul élément minéral indispensable pouvait rendre les sols improductifs. De nombreux chercheurs s'accordent à dire que N et P sont les éléments les plus restrictifs (Agren et al. 2012 ; Bracken et al. 2015). L'enrichissement des sols de cultures en N et P résulte en une croissance supérieure à celle observée avec un enrichissement en N

ou P seulement que ce soit pour les plantes terrestres ou marines (Elser et al. 2007). Une stimulation de la croissance suite à une augmentation en N disponible a également été reportée chez l'abricotier, le poirier et le rosier (Ashok et Rengasamy, 2000 ; Milošević et al. 2013 ; Sah et al. 2014). Lortie et Aarssen (1997) et Umehara et al. (2010) ont montré qu'une carence en N ou P réduisait la ramification. Ceci serait en accord avec l'augmentation de la ramification observée chez le peuplier suite à un apport en N (Cooke et al. 2005 ; Cline et al. 2006). Chez le rosier, une carence en N prolongée de 35 jours suivie d'un approvisionnement en N augmente le taux de débourrement des bourgeons axillaires des zones basale et médiane de la tige tandis qu'elle le diminue dans la zone apicale (Huché-Thélier et al. 2011). Ces conditions de culture ont conduit à une diminution de la qualité visuelle des rosiers avec un port asymétrique et des plantes moins vigoureuses. La diminution du débourrement dans la zone apicale s'expliquerait par une diminution en N dans cette zone. Furet et al. (2014) ont montré que l'effet de la lumière sur le débourrement nécessiterait la présence de l'azote dans le milieu de culture. En effet, sur des plantes de rosier décapitées soumises à une forte luminosité, les bourgeons ne débourraient qu'en présence d'une forte concentration en N. Par contre, certaines espèces, comme le pêcher, semblent être insensibles à un changement de quantité d'apport en N (Génard et al. 1994).

En condition limitante en nutriments, une réallocation de la biomasse vers le système racinaire est généralement observée (Hermans et al. 2006), réduisant ainsi la croissance aérienne. Ce mécanisme permet à la plante d'augmenter l'absorption des nutriments par une exploration du substrat plus importante par le système racinaire. Une déficience en N et P affecte souvent la photosynthèse et la répartition des photoassimilats. Suite à une carence en N ou P, une accumulation de sucres et d'amidon est observée dans les feuilles (Cakmak et al. 1994 ; Paul et Driscoll, 1997 ; Martin et al. 2002). La forte concentration en sucres réprimerait alors des gènes de la photosynthèse réduisant ainsi le taux photosynthétique. Cette diminution serait également due, dans le cas d'une carence en P inorganique dans le cytosol, à une réduction de la quantité d'ATP (adénosine-triphosphate), nécessaire aux processus photosynthétiques (de Groot et al. 2003). Des études ont montré qu'un apport supplémentaire en N conduisait à l'augmentation de la concentration en CKs (Takei et al. 2004) *via* la stimulation des gènes IPTs (isopentonyle transferase). En effet, l'utilisation de la fusion du gène GUS (beta-glucuronidase) aux gènes IPTs a montré que N stimulait l'expression de ces gènes chez *A. thaliana* (Miyawaki et al. 2004), montrant une possible régulation du débourrement par N *via* les CKs, hormones stimulatrices du débourrement. D'autres hormones interviendraient dans la régulation du débourrement en réponse à une variation d'apport en N ou P. Umehara et al. (2010) ont suggéré qu'une carence en P limiterait le débourrement chez le riz *via* notamment une augmentation du contenu en SLs dans la tige. En effet, des mutants déficients en SLs

ou insensibles aux SLs cultivés en conditions limitantes en P ne présentait pas d'inhibition du débourrement. Des résultats similaires ont été observés par Kohlen et al. (2011) chez *A. thaliana* avec des plantes mutées dans la voie de biosynthèse ou de signalisation des SLs. Une déficience en N augmenterait également la quantité en SLs chez le sorgho et le pois ce qui inhiberait le débourrement (Yoneyama et al. 2007, Foo et al. 2013). Récemment, Xu et al. (2015) ont étudié, chez le riz, l'interaction entre la disponibilité en N et trois hormones régulatrices du développement : les CKs, les SLs et l'AUX. L'apport en N a permis de lever la dormance et de stimuler le débourrement *via* les CKs. En effet, une augmentation en N stimulerait les gènes *OsIPT* dans les nœuds, augmentant ainsi la quantité de CKs dont une partie, au moins, serait transportée dans les bourgeons. D'autre part, N aurait un effet stimulateur sur la capacité de transport d'AUX dans les nœuds et sur la quantité d'AUX elle-même indépendamment de la voie des CKs. En condition limitante en N, une stimulation de la synthèse de SLs a été observée dans les racines et dans les nœuds, participant ainsi potentiellement à l'inhibition de la ramification (figure 8).

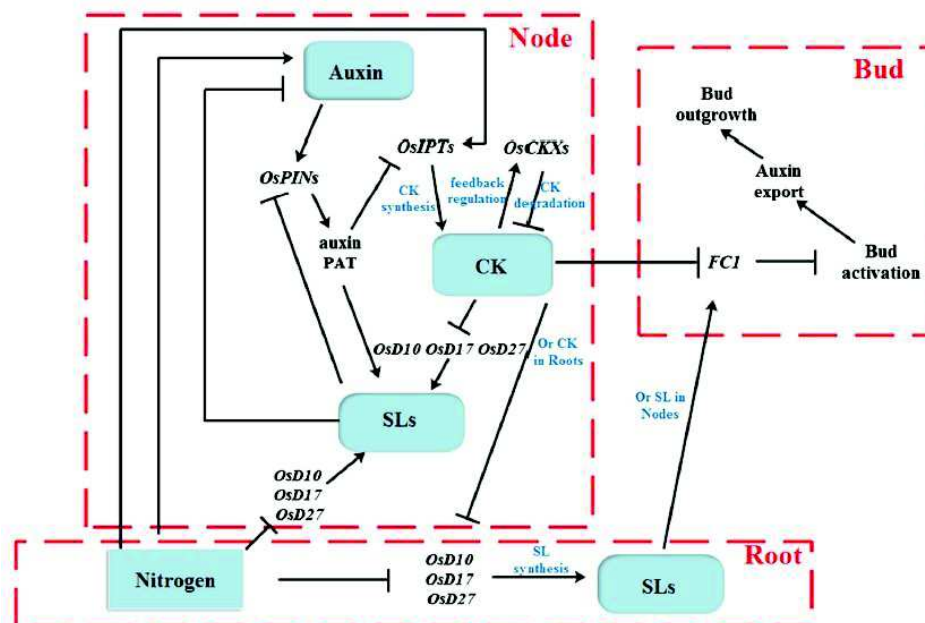


Figure 8. Modèle explicatif de l'interaction entre la disponibilité en azote et l'auxine, les cytokinines et les strigolactones pour le contrôle de la ramification chez le riz (d'après Xu et al. 2015).

III/ Contrôle génétique de l'architecture de la plante

La croissance et le développement des plantes sont également déterminés par les facteurs génétiques qui prédisposent une espèce, un individu, à une architecture spécifique (Hallé et al. 1978). La très grande variabilité génétique existant entre les genres, les espèces et même les individus constitue une formidable ressource génétique exploitable dans les programmes de sélection. Une meilleure connaissance de l'hérédité et de l'héritabilité des variables architecturales permettrait une meilleure maîtrise de l'architecture de la plante et donc, de sa forme.

III.I/ La sélection naturelle et contrôlée des caractères d'intérêt

Le processus de sélection n'est pas nouveau, il est même à la base de l'évolution des espèces. La théorie de la sélection naturelle a été défendue, bien que différemment, dans un premier temps par Lamarck (1744-1829) puis par Darwin (1809-1882). Cette théorie repose sur quatre points :

- toute espèce présente naturellement des variations aléatoires ;
- si cette variation est défavorable, l'individu a de fortes probabilités de disparaître ou de ne pas rencontrer de partenaire sexuel. La descendance est alors réduite ou nulle ce qui entraîne la disparition de cette variation ;
- si cette variation est avantageuse, et par là-même, permet de survivre à une crise écologique ou de rencontrer plus de partenaires sexuels, elle sera diffusée au sein de l'espèce par le biais des descendance ;
- par le biais de ces variations, une espèce peut s'éloigner progressivement de l'espèce souche jusqu'à former une nouvelle espèce.

Ce concept de sélection de variation a été mis à profit par l'homme dès sa sédentarisation, il y a 10 000 ans. Les éleveurs-agriculteurs du néolithique ont domestiqué et sélectionné les plantes en choisissant les plus productives, les plus résistantes, les plus nutritives et celles qui se conservent le mieux. C'est ainsi que débuta l'amélioration contrôlée des plantes de manière empirique. Elle a permis d'améliorer différents traits agronomiques bien que les progrès fussent très lents jusqu'au 20^{ème} siècle (Feyt, 2007). Les travaux de Mendel (1822-1884) sur l'hérédité des caractères chez le pois ont posé les bases des lois de l'hérédité mendélienne. La découverte des principes de l'hérédité ont permis l'essor de la sélection raisonnée sur des bases pragmatiques avec les premiers

croisements de parents choisis. Depuis, les nombreuses avancées scientifiques dans le domaine de la génétique combinées aux progrès continus des techniques ont permis de mieux orienter les programmes d'amélioration des plantes. Cette évolution est flagrante lorsqu'on prend l'exemple du blé avec un rendement moyen en France de 6 à 7 q/ha (quintaux par hectare) en 1800 qui n'a cessé d'augmenter pour atteindre 15 q/ha après la deuxième guerre mondiale, période de la 'révolution verte', puis 70 q/ha de nos jours (Feyt, 2007 ; Brisson et al. 2010). Cela s'explique en partie par la sélection de variétés de blé basée sur des traits architecturaux d'intérêt qui a permis de créer des variétés nanifiées, donc plus résistantes à la verse, et plus productives (Peng et al. 1999).

Un cas de sélection de plante ornementale : le rosier

Le rosier a été domestiqué dès l'Antiquité en Chine, Asie de l'ouest et Afrique du nord (Raymond, 1999 ; Gudin, 2000). Limités à un usage en tant que haie défensive contre les animaux, les rosiers ont été rapidement utilisés comme plantes médicinales et ornementales. Les Romains utilisaient au moins 32 remèdes à base de rose. Même si on considère la possibilité que les rosiers de Chine aient été cultivés en Italie dès le 16^{ème} siècle, ils n'ont été réellement introduits dans le reste de l'Europe qu'à la fin du 18^{ème} siècle (Gudin, 2000), entraînant une augmentation fulgurante du nombre d'hybridations (figure 9). L'ensemble de ces hybrides forme les bases génétiques des 'rosiers modernes' (Raymond, 1999). Plus de 200 espèces et entre 35 000 (Bendahmane et al. 2013) et 50 000 (Lemonnier, 2014) cultivars de rosiers sont actuellement répertoriés au niveau mondial. La majorité de ces espèces appartient au sous-genre *Rosa* du genre *Rosa* ; ce sous-genre étant divisé en 10 sections (*Banksianae*, *Indicae*, *Bracteatae*, *Laevigatae*, *Carolinae*, *Caninae*, *Cinnamomeae*, *Rosa*, *Pimpinellifoliae*, *Synstylae* ; Wissemann, 2003). Les travaux de Hurst (1941) et Wylie (1954) ont montré que tous les cultivars connus proviendraient de 10 espèces : *R. canina*, *R. chinensis*, *R. foetida*, *R. gallica*, *R. gigantea*, *R. moschata*, *R. multiflora*, *R. phoenicea* Boiss., *R. rugosa* et *R. wichurana*.

Roses anciennes

Les premières roses cultivées en Europe étaient des variétés 'non remontantes' (Maia et Vénard, 1976), c'est-à-dire ne fleurissant qu'une fois par an au printemps. Parmi elles, la rose musquée (*R. moschata*, diploïde), la rose gallique (*R. gallica*, tétraploïde) et la rose blanche (*R. alba*, hexaploïde issue du croisement *R. canina* x *R. gallica*). Les roses de Damas (*R. damasceana*,

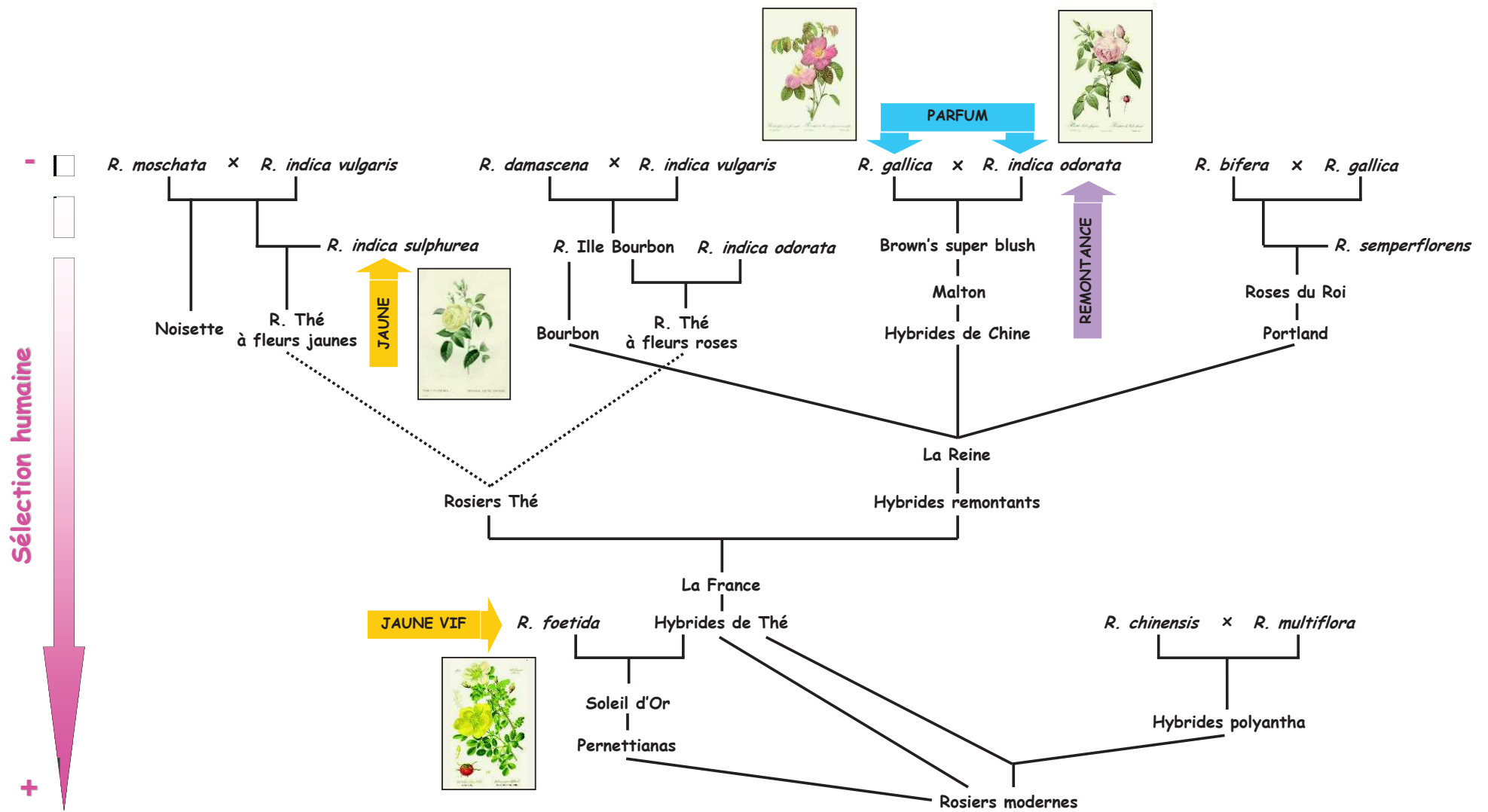


Figure 9. Histoire de la sélection du rosier (Gallais et al. 1992)

tétraploïde) proviendraient du croisement *R. gallica* x *R. moschata* pour le groupe à floraison estivale et du croisement *R. gallica* x *R. phoenicia* pour le groupe dont la floraison est prolongée jusqu'en automne. Ces roses de Damas sont utilisées actuellement pour la production d'huile essentielle servant à la production de parfum. Le croisement (*R. rubra* x *R. moschata*) x *R. alba* donna naissance au rosier cent feuilles (*R. centifolia*, tétraploïde) qui fut longtemps considéré comme la plus parfaite des roses (Maia et Vénard, 1976).

L'introduction des roses de Chine à la fin du 18^{ème} siècle marqua un tournant dans la domestication des rosiers. Deux types de rosiers ont été ramenés de Chine, les Bengales peu parfumés et les Thé très parfumés. Ces deux types sont remontants, caractère absent des roses cultivées en Europe. Le nombre exact d'espèces de rosiers introduites est inconnu, au moins une douzaine est reconnue (Lemonnier, 2014) contrairement aux quatre initialement décrites par Hurst (1941). Un des premiers rosiers miniatures cultivés en Europe fut une forme naine d'un rosier de Bengale ne faisant pas plus de 30 cm. Les roses Thé comprendraient peu d'espèces dont *R. x odorata* qui serait issue du croisement *R. gigantea* x *R. chinensis f. spontanea* et des rosiers jaunes tels que le 'thé jaunâtre' (*R. indica* 'Ochroleuca'), caractère également absent des rosiers européens. Les différentes roses Thé auraient disparu mais leur patrimoine génétique, ainsi que celui des Bengales, s'est transmis à beaucoup de rosiers modernes (figure 9).

Les rosiers Noisettes sont le fruit d'une hybridation entre *R. moschata* et une rose de Chine, probablement 'Old Blush', réalisée par John Champneys aux Etats-Unis. C'est son voisin, Philippe Noisette, qui envoya soit des plants issus de ce croisement soit des graines récoltées sur ces plants à son frère Louis, pépiniériste en France. Les Noisettes sont caractérisés, entre autres, par un port nouveau, compact avec de nombreuses petites fleurs et une remontée de floraison. Quinze nouvelles variétés ont été créées à partir des roses Noisettes dès 1825, majoritairement par le rosieriste français Vibert.

Les rosiers Bourbons sont apparus à la Réunion (anciennement appelée Ile Bourbon) par hybridation naturelle entre la rose de Damas d'automne et le rosier de Chine 'Old Blush'. Comme pour le groupe des Noisettes, la principale nouveauté est la remontée de floraison. Le groupe des Bourbons fut véritablement lancé en 1825 par la création de 'Gloire des Rosomanes'. Cinquante ans après, c'était des centaines de rosiers qui composaient le groupe des Bourbons.

La cohabitation des groupes Noisettes, Bourbons, Bengales, Thé et espèces européennes mena à de nouvelles hybridations donnant naissance aux Hybrides remontants et aux Rosiers Thé. Les Hybrides remontants se distinguent par une floraison remontante, de grandes fleurs parfumées et colorées. L'ascendance de ce groupe est complexe. 'Rose du Roi' (1819), représentant du groupe des hybrides de Portland - issu du croisement (*R. bifer* x *R. gallica*) x *R. semperflorens* -, aurait été croisé aux groupes des Bourbons et des hybrides de Chine donnant ainsi naissance au groupe des

Hybrides remontants. La première variété, 'La Reine', fut obtenue en 1842 par Laffay. Les rosiers Thé sont issus des croisements entre les rosiers Noisettes et *R. indica sulphurea* et entre les rosiers Bourbons et *R. x odorata*

Le nombre de cultivars explosa entre 1800 et 1900, notamment grâce à l'engouement de l'impératrice Joséphine (1763-1814) qui créa une collection de rosiers du monde entier dans sa demeure à Malmaison (Lemonnier, 2014).

Roses modernes

Premières roses modernes, les hybrides de thé sont le résultat de croisements entre Roses Thé et Hybrides remontants et ont tenu une place très importante au cours du 20^{ème} siècle. Le premier rosier moderne remontant créé par Guillot en 1867 fut baptisé 'La France'. La couleur jaune vif fut introduite en 1900 en croisant les hybrides de thé à l'espèce *R. foetida* 'Persiana'. Ces croisements donnèrent naissance au groupe des Pernetianas. La première variété fut issue du croisement *R. foetida* 'Persiana' x 'Antoine Ducher' et fut nommée 'Soleil d'Or' par son créateur Pernet-Duchet. Ce groupe est caractérisé par des plantes soit à port érigé comme 'Soleil d'Or', soit à port buissonnant comme 'Rayon d'Or' (Pernet-Duchet, 1910). Les Polyanthas se sont développés en parallèle des Hybrides de thé par hybridation entre *R. multiflora* et un mutant nain du groupe des Bengales. Croisés avec des Hybrides de thé ils donneront naissance aux Floribundas, avec des plantes et des fleurs plus grandes. Des rosiers couvre-sols apparaissent également suite à la réalisation de croisements avec des espèces sarmenteuses comme *R. wichurana* (Lemonnier, 2014).

La création variétale joue un rôle majeur dans cette course aux nouvelles variétés mais elle est utilisée de manière plus ou moins empirique (Gudin, 2000). En effet, la création d'une nouvelle variété de rosier repose sur l'hybridation de géniteurs choisis pour la complémentarité de leurs caractères d'intérêt. Cette sélection est basée sur la caractérisation morphologique. La sélection des hybrides débute dès l'année suivante, lors de la première floraison, et conduit à l'élimination de près de 99% des hybrides obtenus après pollinisation. Tout comme la sélection des géniteurs, elle repose sur l'expertise des sélectionneurs. Les hybrides choisis sont ensuite mis en culture à plus grande échelle et la sélection se poursuit sur de nombreuses années (environ 8 ans) pour obtenir un nombre réduit d'hybrides qui pourront alors, peut-être, devenir de nouvelles variétés commercialisées. Une meilleure connaissance de l'hérédité et l'héritabilité permettrait de mieux orienter les programmes de sélection.

III.2/ Identification des loci contrôlant les caractères d'intérêt

a. Concepts d'hérédité et d'héritabilité

Lorsque Mendel a décrit pour la première fois les lois de l'hérédité chez le pois il a utilisé des caractères simples, soit des caractères qualitatifs, à deux modalités comme la couleur de la cosse (verte ou jaune) et de la fleur (blanche ou violette) ou encore la forme de la gousse (gris et lisse ou blanc et ridé) mettant en évidence la transmission de caractères dominants et récessifs à la descendance. Ces caractères simples, ayant peu de modalités, sont très souvent gouvernés par un seul gène. Il est possible de suivre aisément leur ségrégation dans la descendance en se basant sur le phénotype (figure 10). Cependant, des caractères tels que les traits architecturaux sont complexes, soit des caractères quantitatifs, et ne sont pas soumis directement aux lois mendéliennes. Suite aux travaux de Mendel, Galton (1822-1911) s'intéressa à l'hérédité d'un caractère quantitatif en étudiant la taille de graines de pois. Il montra qu'une relation linéaire existait entre la taille des graines des parents et celles des descendants. Par la suite, Fisher (1890-1962) a étendu le modèle mendélien de l'effet du gène unique au concept de génétique quantitative de l'effet de plusieurs gènes ; chaque gène répondant individuellement aux lois mendéliennes. Les caractères quantitatifs à variation continue sont sous la gouvernance de plusieurs gènes. Parmi les gènes contrôlant un trait quantitatif continu on peut distinguer dans certains cas les gènes majeurs ayant des effets forts sur le phénotype et les gènes mineurs ayant des effets plus faibles sur celui-ci. Nilsson-Ehle montra en 1908 l'existence du phénomène de transgression qui qualifie l'apparition dans les générations issues d'un croisement de valeurs supérieures ou inférieures aux parents. C'est ensuite en 1926 que Morgan (1866-1945) proposa une vision linéaire du chromosome où chaque gène occupe une place précise appelée locus ; un locus étant une zone du génome codante ou non codante. Les différents travaux portaient jusqu'alors uniquement sur l'observation du phénotype, la découverte du support de l'hérédité qu'est l'acide désoxyribonucléique (Avery et al. 1944) et de sa structure (Watson et Crick, 1953) a révolutionné les connaissances sur l'hérédité et son mode de transmission au 20^{ème} siècle.

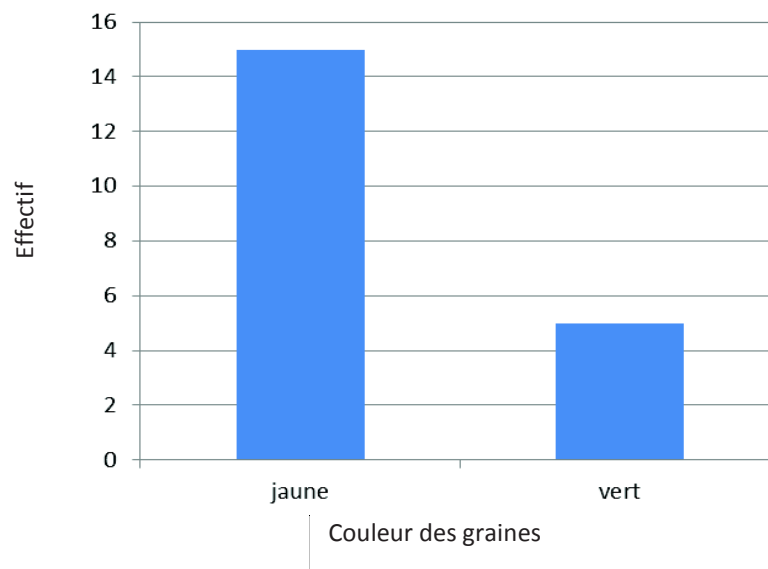


Figure 10. Ségrégation d'un caractère qualitatif dans une descendance avec l'exemple de la couleur des graines de pois.

Le concept d'héritabilité a été décrit pour la première fois par Lush en 1940 dans le cadre de la sélection animale (voir pour revues Nyquist et Baker, 1991 ; Visscher et al. 2008 ; Holland et al. 2002). Pour un caractère quantitatif donné, la valeur du phénotype est la résultante des variances génotypiques, environnementales, de leur interaction et de la résiduelle. L'héritabilité au sens large (H^2) est la part de la variance phénotypique expliquée par la variance d'origine génétique, c'est une évaluation relative de la variabilité génétique. La variance génotypique est constituée de la variance des effets additifs (effets moyens des gènes, part transmissible à la descendance), de dominance et d'épistasie. L'héritabilité au sens étroit (h^2) ne considère que la part de la variance phénotypique expliquée par la variance des effets additifs, c'est une évaluation relative de la variabilité génétique transmissible. L'héritabilité est une notion relative à une population et à un milieu donné. Un trait fortement héritable sera moins influencé par l'environnement et sera alors d'autant plus intéressant pour les sélectionneurs.

Les traits simples tels que la hauteur de plante sont généralement fortement hérithables et sont régulés par peu de gènes à forts effets. Au contraire, des traits complexes comme le rendement sont faiblement hérithables et sont contrôlés par plusieurs gènes interagissant entre eux, avec le fond génétique et l'environnement (Edmeades et al. 2004). De nombreuses études ont porté sur le calcul de l'héritabilité de traits architecturaux chez le blé, le riz, le maïs (Zhao et al. 2006 ; Abdolshahi et al.

2015 ; Ogunniyan et Olakojo, 2015), le pin de Monterey (Lin et al. 2013) ou encore le pommier (Segura et al. 2006).

Récemment, des études ont révélé chez le rosier que plusieurs traits architecturaux étaient fortement héréditaires. Kawamura et al. (2011 et 2015) ont montré que l'hérédité au sens large de traits architecturaux tels que le nombre et la longueur d'entre-nœuds, la forme de la plante, la hauteur de plante, le diamètre des tiges, était élevée variant de 0,75 à 0,93. Crespel et al. (2014) ont travaillé sur six traits architecturaux et ont mis en évidence une hérédité au sens large allant de 0,48 pour la longueur des axes longs à 0,98 pour le nombre de métamères des axes longs. De même, Gitonga et al. (2014) ont travaillé sur la hauteur de plante, le nombre de tiges, la ramification et la longueur de tiges et ont calculé des hérédités au sens large allant de 0,73 à 0,86. L'analyse génétique des différents traits architecturaux du rosier pourrait permettre d'identifier les régions chromosomiques impliquées dans le contrôle des caractères d'intérêt.

b. Identification et localisation des QTLs contrôlant les caractères d'intérêt

Différentes méthodes ont été élaborées afin d'identifier les gènes ou les régions chromosomiques (Quantitative Trait Locus, QTL) impliqués dans le contrôle d'un caractère d'intérêt. Le principe repose sur la liaison d'une variation phénotypique à un polymorphisme de séquence d'ADN. Cette liaison peut être identifiée par des méthodes dites de 'génétique directe ou classique' qui se base sur l'identification du ou des loci responsables des variations phénotypiques observées. Au contraire, les méthodes dites de 'génétique inverse' s'attachent à comprendre la fonction d'un gène en observant les variations phénotypiques des mutants correspondants (McCallum et al. 2000 ; Gallais et Ricroch, 2006). Une des premières méthodes 'directes' utilisées est l'analyse génétique par cartographie génétique (Pflieger et al. 2001).

Génotypage et construction de cartes génétiques

L'analyse génétique par cartographie a été l'une des premières méthodes utilisées pour identifier et localiser, sur une carte génétique, des QTLs (Knapp et al. 1990). Une carte génétique est une représentation du génome d'une espèce, et plus particulièrement des chromosomes de base ou encore appelés groupes de liaison (LGs), obtenue à partir de marqueurs moléculaires. Un marqueur moléculaire est un fragment d'ADN sous contrôle héréditaire simple qui permet de 'baliser' le génome. Un marqueur idéal doit remplir un certain nombre de critères pour être informatif (Ziegler et al. 1992 ; de Vienne 1998) :

- fort polymorphisme,

- codominance des allèles,
- forte occurrence et répartition homogène dans le génome,
- neutralité (c'est-à-dire qu'il n'est pas soumis à la sélection),
- insensible au milieu (être facilement observable sans ambiguïté),
- détectable facilement, rapidement et à un prix abordable,
- fortement reproductible.

Les premiers marqueurs utilisés pour construire une carte génétique d'espèces végétales furent des marqueurs RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) chez la tomate, le maïs ou encore la pomme de terre (Paterson et al. 1988 ; Helentjaris et al. 1986 ; Lander et Botstein, 1989 ; Tanksley 1992). Très vite de nombreux marqueurs ont été développés (tableau 2) et sont disponibles pour de nombreuses espèces végétales (Semagn et al. 2006 ; Varshney et al. 2009).

Pour la construction de cartes génétiques, les marqueurs microsatellites (SSRs) sont très largement utilisés (Gupta et Varshney, 2000 ; Yu et al. 2015a). Les avantages de ces marqueurs sont multiples : les SSRs sont très souvent co-dominants et facilement transférables chez d'autres espèces, leur utilisation nécessite une faible quantité d'ADN et est facilement automatisable et leur démocratisation rend leur prix abordable (Semagn et al. 2006 ; Kalia et al. 2011). Un marqueur microsatellite est une séquence d'ADN répétée. C'est une répétition en tandem d'un motif court (généralement de 1 à 4 nucléotides ou plus) tel que (A)_n, (CG)_n, (TAT)_n et (GATA)_n, n étant le nombre de répétitions. On parle de séquences répétées ou SSR. Le polymorphisme des SSRs repose sur le nombre de répétitions.

Chez le rosier, les premiers marqueurs moléculaires (RFLP et RAPD) ont été utilisés pour étudier le polymorphisme de populations naturelles et entre variétés (Hubbard et al. 1992 ; Reynders-Aloisi et Bollereau, 1996 ; Debener et al. 1996), les relations phylogéniques (Millan et al. 1996) et pour la construction de cartes génétiques (Debener et Mattiesch, 1999). Les premiers marqueurs SSRs utilisés sur rosier avaient été développés sur d'autres rosacées comme le pêcher, le pommier et le cerisier (Rajapakse et al. 2001). Ils ont ensuite été développés sur le rosier à partir :

- d'ADN génomique issu de *R. multiflora* ; les SSRs ont été nommés 'RMS' (Suss et Schultz, 2003),
- d'ADN génomique issu de *R. hybrida* ; les SSRs ont été nommés 'Rh' (Esselink et al. 2003),
- d'ADN génomique issu de *R. wichurana* ; les SSRs ont été nommés 'Rw' (Zhang et al. 2006),
- d'ADN génomique de rosier issu de *R. wichurana* et d'EST (Expressed Sequence Tag) issus de *R. wichurana* et de *R. hybrida* ; les SSRs ont été nommés respectivement 'Rw' , 'C',

Tableau 2. Récapitulatif des avantages et inconvénients de différents types de marqueurs moléculaires (d'après Verdu, 2014).

Marqueurs	Principe	Avantages	Inconvénients
RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism)	Utilisation d'enzymes de restriction pour digérer l'ADN génomique Transfert sur membrane par Southern blot et hybridation avec des amorces radioactives pour révéler le profil de bandes sur film photographique	Co-dominant Fréquent et répartition homogène Pas besoin de connaître la séquence Reproductible Transférable Locus spécifique	Faible polymorphisme Long et laborieux d'utilisation Cher Pas d'automatisation Grande quantité d'ADN nécessaire Développement de banque d'amorces spécifiques Utilisation de la radioactivité
RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA)	Utilisation d'amorces d'oligonucléotides dessinées aléatoirement pour l'amplification PCR	Fréquent et répartition homogène Pas besoin de connaître la séquence Rapide et facile d'utilisation Automatisation Faible quantité d'ADN nécessaire	Dominant Non reproductible Non transférable
AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism)	Utilisation d'enzymes de restriction pour fractionner le génome Ligation de séquences d'oligonucléotides connues aux extrémités des fragments (adaptateurs) Amplification des fragments par PCR à l'aide d'amorces spécifiques des adaptateurs	Polymorphe Fréquent Pas besoin de connaître la séquence Automatisation Transférable Locus spécifique	Dominant Laborieux Cher Non reproductible Grande quantité d'ADN nécessaire
ISSR (Inter-Simple sequence repeat)	Utilisation d'amorces complémentaires des microsatellites Amplification par PCR des séquences entre deux microsatellites	Polymorphe Fréquent et répartition homogène Pas besoin de connaître la séquence Simple et rapide d'utilisation	Principalement dominant Peu reproductible Multilocus

Suite tableau 2.

Marqueurs	Principe	Avantages	Inconvénients
SSR (Simple Sequence Repeat)	Amplification des microsatellites par PCR via des amorces spécifiques des régions qui l'encadrent	Polymorphe Co-dominant Fréquent et répartition homogène Multiplexable Reproductible Transférable Peu d'ADN nécessaire	Connaître la séquence Difficilement utilisable à haut débit
CAPS (Cleaved Amplified Polymorphic Sequence)	Amplification par PCR de fragments obtenus par restriction enzymatique	Reproductible Facile d'utilisation Faible quantité d'ADN nécessaire	Faible polymorphisme
SCAR (Sequence Characterized Amplified Region)	Amplification d'un fragment d'ADN génomique par des amorces spécifiques Les amorces sont définies après clonage et séquençage des deux extrémités d'une bande obtenue avec un marqueur RAPD	Facile et rapide d'utilisation Reproductible Locus spécifique Faible quantité d'ADN nécessaire	Connaître la séquence
STS (Sequence Tagged Site)	Amplification par PCR d'une région unique du génome à l'aide d'amorces spécifiques développées au départ pour des marqueurs RFLP ou AFLP	Co-dominant Répartition homogène Haut débit Reproductible	Connaître la séquence Laborieux
SNP (Single Nucleotide Polymorphism)	Amplification PCR de fragment d'ADN génomique possédant une base mutée entre deux chromosomes	Co-dominant Fréquent et répartition homogène Très haut débit Peu cher Plusieurs méthodes d'analyse disponibles	Connaître la séquence Développement de banque d'amorces spécifiques Haute qualité d'ADN nécessaire

'CL', 'CT' (contigs plus ou moins longs), et 'H' (séquences non contiguées ; Hibrand Saint Oyant et al. 2008),

- d'ADN génomique issu de *R. x odorata* var. *gigantea* ; les SSRs ont été nommés 'Rog' (Meng et al. 2009),
- d'un BAC contig (Bacterial Artificial Chromosome) issu de *R. multiflora* (Biber et al. 2010),
- d'EST issu de *R. chinensis* 'Old Blush' : les SSRs sont identifiés numériquement (Yu et al. 2015a).

Récemment, des marqueurs SNPs (Single Nucleotide polymorphism), qui permettent de détecter un polymorphisme nucléotidique, ont été développés à partir d'EST de rosiers tétraploïdes (Koning-Boucoiran et al. 2015). Ces SNPs ont été utilisés pour construire une carte génétique à haute densité basée sur la population *R. wichurana* x 'Old Blush' (communication personnelle Fabrice Foucher).

Les distances entre marqueurs et l'ordonnement de ceux-ci sont ensuite calculés. Les distances sont calculées en fonction du taux de recombinaison mesuré en centiMorgan (cM). Le taux de recombinaison dépend du nombre d'évènements de recombinaison ; plus il est élevé, meilleure sera l'estimation de la distance génétique entre deux marqueurs. Selon les populations, le nombre de recombinaisons varie (figure 11). Par exemple, pour les populations de type lignées recombinantes les évènements de recombinaison sont créés artificiellement à chaque génération d'auto-fécondation. Chaque type de population présente ses avantages et ses inconvénients pour la résolution, le temps d'analyse et le nombre d'allèles.

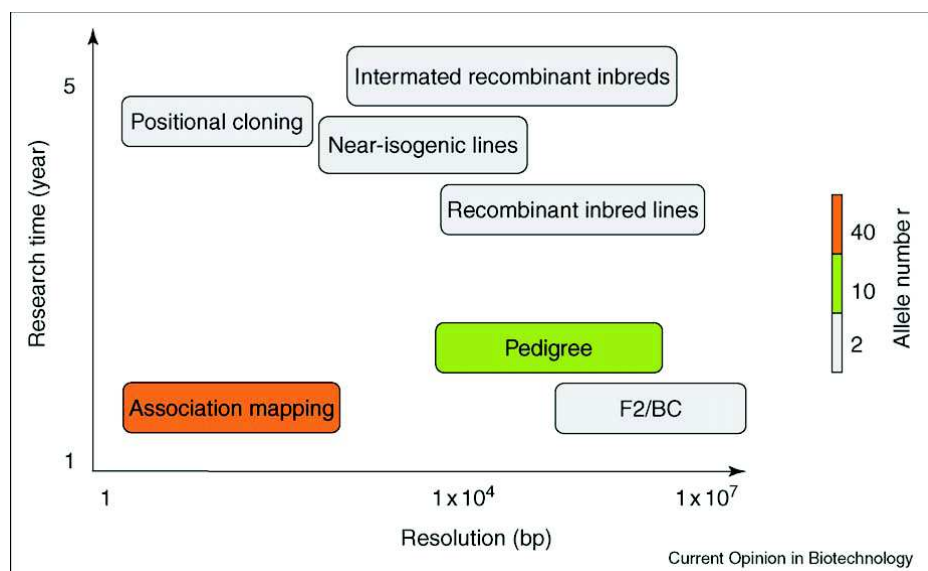


Figure 11. Comparaison schématique des méthodes pour identifier l'association entre une variation phénotypique et un polymorphisme nucléotidique en terme de résolution, de temps d'analyse et du nombre d'allèles chez le maïs (d'après Yu et Buckler, 2006).

Morgan (1866-1945) a montré que lorsque deux gènes sont proches l'un de l'autre sur un chromosome, ils ne ségrègent pas de manière indépendante, ils sont liés génétiquement et forment un LG. Cela s'explique par la plus faible probabilité de crossing-over (CO ; i.e. événements de recombinaison) sur de courte distance. Lorsque le taux de recombinaison dépasse 0,5 les marqueurs sont considérés comme indépendants et sont alors placés sur des LGs différents. Cependant, la mesure de la distance génétique ne peut pas s'appuyer directement sur les taux de recombinaison car ceux-ci ne sont pas additifs (de Vienne et al. 1995). Ceci est en partie dû à l'existence de COs multiples. Plus la distance entre deux marqueurs est grande plus la probabilité d'avoir non pas un, mais deux COs entre eux augmente. Le taux de recombinaison sous-estime alors la distance génétique car les effets des deux COs s'annulent. De plus, il y a une restriction à ce que deux COs se produisent proches l'un de l'autre, ceci étant d'autant plus vrai que la distance considérée est faible : c'est le phénomène d'interférence. Deux types de calculs de distance génétique existent. Tous deux prennent en compte les COs multiples mais se différencient par la prise en compte ou non du phénomène d'interférence. La méthode de calcul de distance de Haldane (1919) considère que chaque crossing-over est indépendant d'un autre et ne prend donc pas en compte le phénomène d'interférence à l'inverse de la méthode de calcul de Kosambi (1944). Les biais inhérents aux interférences seraient minimisés pour la méthode de Kosambi (Huehn, 2010, 2011).

Les distances génétiques et l'ordonnement des marqueurs sont calculés par des logiciels de cartographie tels que Mapmaker®, CarthaGène® ou encore JoinMap®. CarthaGène est un logiciel spécialisé dans la cartographie génétique multi-populations (Schiex et Gaspin 1997 ; de Givry et al. 2005) tandis que MapMaker® (Lander et al. 1987) permet de construire des cartes génétiques à partir de populations F2, de rétrocroisement (BC), d'haploïdes doublés (DH) et de SSD (Single Seed Descent). JoinMap® (Van Ooijen, 2006) est le seul logiciel de cartographie proposant de construire des cartes à partir de populations issues du croisement entre deux parents hétérozygotes notées CP (pollinisation croisée) en plus des autres populations telles que BC, DH, F2 ou encore HAP (haploïde).

Construction de cartes génétiques chez le rosier

La construction d'une carte génétique chez le rosier présente deux difficultés majeures. La première est le niveau variable de ploïdie selon les espèces. Hurst révéla en 1925 la présence de sept chromosomes de base chez le rosier qu'il nomma 'septet'. Rapidement les avancées en cytologie ont permis de mettre en évidence différents niveaux de ploïdie chez le rosier. Le nombre de chromosomes est un multiple de 7 et peut aller de diploïde ($2n=2x=14$) à octoploïde ($2n=8x=56$). La plupart des sections ont différents niveaux de ploïdie. Les roses modernes, *R. hybrida*, sont pour la

plupart tétraploïdes (Roberts et al. 2009). La cartographie génétique des espèces polyploïdes est plus difficile ; elle est due, entre autres, à la complexité des appariements chromosomiques et donc de la ségrégation des caractères (Comai, 2005). Dans un premier temps, pour certaines espèces polyploïdes comme le blé ou la pomme de terre, des cartes ont été créées à partir d'espèces apparentées diploïdes (Bonierbale et al. 1988 ; Kam-Morgan et al. 1989). Depuis, de nombreuses cartes ont été construites en se basant directement sur des espèces polyploïdes en commençant par la canne à sucre (Wu et al. 1992 ; Al-Janabi et al. 1993).

Chez les populations issues du croisement entre deux parents hétérozygotes (CP), il peut y avoir jusqu'à 4 allèles par locus qui ségrégent dans une population CP. Si l'on considère deux locus, et en tenant compte des différents cas de figure (couplage vs. répulsion, dominance vs. codominance, 2, 3 ou 4 allèles par locus, et allèles nuls), il y a 27 configurations parentales élémentaires possibles. Dans un premier temps, deux cartes parentales sont construites à partir des ségrégations dues à la méiose du parent femelle et mâle respectivement. Une carte consensus est ensuite construite en utilisant les marqueurs communs codominants hétérozygotes chez les deux parents.

La première carte génétique du rosier a été réalisée par Debener et Mattiesch en 1999 à l'aide de marqueurs AFLP et RAPD (tableaux 3 et 4). De nombreuses autres ont suivi aussi bien à partir de rosiers diploïdes (Crespel et al. 2002 ; Yan et al. 2005 ; Dugo et al. 2005 ; Linde et al. 2006 ; Hibrand-Saint Oyant et al. 2008 ; Spiller et al. 2011 ; Kawamura et al. 2011 ; Moghaddam et al. 2012 ; Roman et al. 2015) que de rosiers tétraploïdes (Rajapakse et al. 2001 ; Zhang et al. 2006 ; Koning-Boucoiran et al. 2012 ; Yu et al. 2015a). Les cartes de diploïdes ont une longueur comprise entre 260 et 545 cM tandis que celle des cartes de tétraploïdes est comprise entre 682 et 1225 cM. Que cela soit pour les cartes diploïdes ou tétraploïdes la distance moyenne entre marqueurs était comprise entre 1,7 et 7,4 cM. Une forte distorsion de ségrégation a également été observée pour quasiment toutes les cartes de rosier allant de 3,5 à 37,1% pour les cartes mâles et de 11,3 à 30,9% pour les femelles. Ce phénomène a été observé chez de nombreuses autres espèces telles que le maïs, le riz, l'azalée, le peuplier, l'abricotier et le pommier (Gardiner et al. 1993 ; Xu et al. 1997 ; Yin et al. 2004 ; Kenis et Keulemans, 2005 ; Byrne, 2009 ; Olukolu et al. 2009 ; de Keyser et al. 2010). La distorsion de ségrégation peut être due à : (i) une sélection gamétique, (ii) une incompatibilité gamétophytique ou sporophytique ou (iii) une sélection zygotique (Lorieux et al. 1995a, 1995b). Le système d'incompatibilité gamétophytique a été décrit chez plusieurs espèces de rosacées dont l'abricotier (Zuriaga et al. 2012), le cerisier (Matsumoto et al. 2012), le poirier (Okada, 2015) et le rosier (Ueda et al. 1996). Une forte distorsion peut augmenter les difficultés de cartographier les marqueurs concernés (Lorieux et al. 1995a et b, Mergeai et Diouf, 2012).

Tableau 3. Récapitulatif des principales caractéristiques des cartes génétiques réalisées à partir de rosiers diploïdes

Parent	Sexe	Type de population	Nombre d'individus	Type de marqueurs	Nombre de marqueurs utilisés	Distorsion de ségrégation (%)	Distance moyenne entre marqueurs	Longueur de la carte (cM)	Nombre de LGs	Gène d'intérêt cartographié	Référence
93/1-117	femelle	F1	60	RAPD, AFLP, gènes d'intérêt	134	11,3	2,4	326	7	Blfo, Blfa	Debener et Mattiesch (1999)
93/1-119	mâle				144	3,5	2,6	370	7		
93/1-117	femelle	F1	88	AFLP, SSR, PK, RGA, RFLP, SCAR, gènes d'intérêt	271	28,8	1,8	487	7	Blfo, Blfa, Rdr1, Mildew	Yan et al. (2005)
93/1-119	mâle				273	11,7	1,8	490	7		
94/1	intégrée				NA	NA	NA	545	7		
H190	femelle	F1	91	AFLP, gènes d'intérêt	64	50 ¹	3,7	238,4	8	r4, d6	Crespel et al. (2002)
<i>R. wichurana</i>	mâle				90	28,9 ¹	3,1	287,3	6		
Blush Noisette	femelle	F1	96	RAPD, SSR, gènes d'intérêt	87	NA	5,62	388,3	7	Blfo	Dugo et al. (2005)
<i>R.wWichurana</i>	mâle				50	NA	5,83	260	7		
95/13-39	femelle	F1	170	AFLP, SCAR, CAPS, RGA, BAC	141	NA	2,6	370	7	tâche noire, épine, fleur double, rayure blanche	Linde et al. (2006)
82/78-1 - Sp3	mâle				147	NA	2,4	354	7		
97/7	intégrée				233	NA	1,8	418	7		
H190	femelle	F1	91	AFLP, SSR	106	26	4,1	432	7	d6	Hibrand-Saint Oyant et al. (2008)
<i>R. wichurana</i>	mâle				137	10	3,2	438	7		
94/1 (Yan et al. 2005), 97/1 (Linde et al. 2006), HW (Crespel et al. 2002), OBxWOB26 (Shupert et al. 2007)	carte consensus	F1, BC	448	AFLP, SSR, NBS-LRR, protéine kinase, RGA	597	NA	0,88	530	7	Incompatibilité gamétophytique, Rdr1, production de parfum, remontée de floraison	Spiller et al. (2011)
'The Fairy' x <i>R. wichurana</i>	femelle	F1	98	SSR, gènes d'intérêt, SCAR	55	30,9	7,1	391,1	7	RoELF8, RoCOL2, RoFT, RoGID1, RoKSN, RoSPINDLY, RoVIP3, RoDELLA, RoTFL1b, RoGA2ox, MASAKOBP, RoSLEEPY	Kawamura et al. (2011)
	mâle				70	37,1	5,8	406,9	7		
	intégrée				77	50,7	5,4	403	7		

Suite tableau 3.

Parent	Sexe	Type de population	Nombre d'individus	Type de marqueurs	Nombre de marqueurs utilisés	Distorsion de ségrégation (%)	Distance moyenne entre marqueurs	Longueur de la carte (cM)	Nombre de LGs	Gène d'intérêt cartographié	Référence
<i>Rosa</i> 'Yesterday'	femelle	F1	90	AFLP, SSR, gènes d'intérêt	273	NA	1,9	526	7	Blfa, Blfo	Moghaddam et al. (2012)
<i>R. wichurana</i>	mâle				322	NA	1,7	536	7		
H190 x <i>R. wichurana</i>	intégrée	F1	209	SSR, gènes d'intérêt	63	NA	7,4	468	7	RoVIP3, RoDELLA, RoSPINDLY, RoKSN, RoLf35, RoIAA, RoFD	Roman et al. (2015)

BC : backcross ; Blfo : fleur double ; Blfa : couleur rose des fleurs ; Rdr1 : résistance à la tâche noire ; Mildew : oïdium ; r4/ RoKSN : remontée de floraison ; d6 : fleur double ; RoELF8 : répression de la floraison ; RoCOL2 : réponses à la photopériode ; RoFT : promoteur de la floraison ; RoGID1 : récepteur des GAs ; RoSPINDLY : activation des protéines DELLAs ; RoVIP3 : répression de la floraison liée aux GAs ; RoDELLA : répresseur de la voie de signalisation des GAs ; ToTFL1b : répression de la floraison ; RoGA2ox : catabolisme des GAs ; MASAKOBP : contrôle du développement floral ; RoSLEEPY : régulation de la voie de signalisation des GAs ; RoLf35 : gène impliqué dans le contrôle de la floraison ; RoIAA : impliqué dans la voie de signalisation des GAs ; RoFD : contrôle de la floraison. NA : données non disponibles. ¹ : taux de distorsion calculé avant la sélection des marqueurs cartographiés

Tableau 4. Récapitulatif des principales caractéristiques des cartes génétiques réalisées à partir de rosiers tétraploïdes

Parent	Sexe	Type de population	Nombre d'individus	Type de marqueurs	Nombre de marqueurs utilisés	Distorsion de ségrégation (%)	Distance moyenne entre marqueurs	Longueur de la carte (cM)	Nombre de LGs	Gène d'intérêt cartographié	Référence
82-1134	femelle	F2	52	AFLP, isozyme, morphologiques, SSR	167	NA	4,1	682	14	Epines sur le pétiole	Rajapakse et al. (2001)
86-7	mâle				171	NA	5,3	902	15		
82-1134	femelle	F2	52	AFLP, isozyme, morphologiques, SSR	256	NA	3,6	920	20	Epines sur le pétiole	Zhang et al. (2006)
86-7	mâle				286	NA	2,7	770	14		
P540	femelle	F1	184	AFLP, NBS, SSR	172	11,6	6,3	1 081	28		Koning-Boucoiran et al. (2012)
P867	mâle				209	18,2	5,9	1 225	30		
<i>Rosa chinensis</i> 'Yunzheng Xiawei'	femelle	F1	189	AFLP, SSR	209	12,4	3,5	737	7		Yu et al. (2015a)
<i>Rosa</i> 'Sun City'	mâle				166	6	4,5	752	7		
'Yunzheng Xiawei' x 'Sun City'	intégrée				295	10,5	2,9	874	7		

NA : données non disponibles

En effet, la distorsion de ségrégation influencerait le calcul de la distance génétique entre deux marqueurs ainsi que l'ordonnement des marqueurs sur un même LG.

Détection de QTLs

L'identification des QTLs repose sur la liaison statistique entre le polymorphisme des marqueurs et les variations phénotypiques mesurées. L'utilisation de logiciels spécifiques tels que MapQTL[®] (Van Oijen, 2004) ou R[®] (package Rqtl) permettent d'analyser conjointement ces deux informations et de révéler les liaisons statistiques. Plusieurs méthodes d'analyse sont disponibles et dépendent, entre autres, de la normalité de distribution des données phénotypiques. Dans le cas de données dites 'non normales', il est possible de réaliser un test non-paramétrique de Kruskal-Wallis (KW) qui teste individuellement l'association entre un marqueur et un phénotype. Dans le cas de données ayant une distribution dite normale, une analyse Interval Mapping (IM) suivie du Multiple QTL Mapping (MQM) (MAPQTL[®]) ou Composite Interval Mapping (CIM) (R[®], Rqtl) est réalisée. Dans un premier temps il est nécessaire de calculer un seuil minimal de détection déterminant la prise en compte ou non de l'effet génétique détecté. Le seuil est calculé par un test de permutation basé sur un ré-échantillonnage aléatoire des données. Plus le nombre de permutations est important plus l'estimation du seuil sera robuste. La plupart du temps, ce test est réalisé avec 1000 permutations (Kawamura et al. 2011 ; Fabbrini et al 2012) mais certaines études montent jusqu'à 10 000 permutations (Bartholomé et al. 2013). Dans un second temps, la méthode IM permet, pour chaque position sur le génome, de calculer le LOD (log of odds ratios) score. C'est le logarithme en base 10 du rapport de la vraisemblance de la présence d'un QTL sur la vraisemblance de l'absence de QTL (Lander et Botstein, 1989). Si le LOD est de 4 cela signifie qu'il y a 10 000 fois plus de probabilité d'avoir un QTL à la position indiquée que de ne pas l'avoir. L'inconvénient de cette méthode est qu'elle ne permet pas toujours de détecter le ou les QTLs à effets faibles qui peuvent être masqués, sur un même LG, par un QTL à effets forts (Lander et Botstein, 1989 ; Knapp 1991). Pour ce faire, il est possible de sélectionner les marqueurs les plus proches des QTLs détectés et de les définir comme co-facteurs. L'effet des QTLs préalablement détectés sera alors pris en compte dans le modèle permettant ainsi d'augmenter la puissance de détection de QTL. Cette méthode permet de mettre en évidence de nouveaux QTLs à effets plus faibles et, si tel est le cas, de distinguer deux QTLs sur un même groupe de liaison (Jansen 1993,1994 ; Jansen et Stam, 1994). Cette méthode est appelée méthode MQM et est très similaire à la méthode CIM développée initialement par Zeng (1994). Un QTL est caractérisé par un LOD, par le pourcentage de variation phénotypique du caractère expliqué par le QTL noté R^2 et par un intervalle de confiance. Une autre méthode de détection de QTL est également disponible sur le logiciel R avec le package Rqtl, il s'agit de la

méthode stepwise. Cette méthode prend en compte les QTLs et leurs interactions (épistasie) et est basée sur une comparaison de modèles grâce au 'LOD score pénalisé' (Manichaikul et al. 2009). Au LOD score est ajouté une pénalité dépendant du nombre de QTLs et d'interactions QTL x QTL. Le modèle ayant le LOD score pénalisé le plus élevé et donc le plus vraisemblable est choisi. La méthode de recherche forward/backward est utilisée. Dans un premier temps, des modèles successifs sont construits par incrémentation en ajoutant à chaque étape un QTL jusqu'à un nombre maximal de QTLs défini au préalable par l'utilisateur. Le LOD score pénalisé est calculé pour chaque modèle avec ou sans interaction. Dans un second temps, les QTLs sont éliminés un à un pour retourner au modèle nul. Les différents modèles sont alors comparés et le plus vraisemblable est choisi.

Chez le rosier, la détection de QTL a porté, entre autres, sur la résistance aux maladies (Linde et al. 2006 ; Dugo et al. 2005) et l'architecture de la plante (Dugo et al. 2005 ; Yan et al. 2007 ; Kawamura et al. 2011, 2014, 2015 ; tableau 5). Yan et al. (2007) ont révélé quatre QTLs pour le nombre d'entre-nœuds, quatre également pour l'épaisseur de la tige, trois pour la longueur des tiges et cinq pour le taux de croissance. Kawamura et al. (2011) ont montré que six QTLs communs (chevauchement des intervalles de confiance de plusieurs QTLs) contrôlaient 10 traits architecturaux de l'inflorescence. En 2014, Kawamura et al. ont détecté, en plus des QTLs proches des six QTLs communs détectés en 2011, un QTL sur le LG6 impliqué dans le contrôle de la répartition de la floraison le long des axes de l'inflorescence. Kawamura et al. (2015) ont mesuré cinq traits architecturaux (forme et hauteur de la plante, angle d'insertion et diamètre des tiges et longueur moyenne des entre-nœuds) et ont révélé seize QTLs se regroupant en huit QTLs majeurs.

Positionnement des gènes candidats sur une carte génétique

L'approche gène candidat consiste à proposer des séquences nucléiques connues, appelées « gènes candidats », dont la fonction pourrait correspondre au gène majeur ou au QTL auquel on s'intéresse. Cette approche est constituée de trois étapes successives (voir pour revue Pflieger et al. 2001). Premièrement, des gènes candidats sont sélectionnés et proposés en se basant sur des études moléculaires et physiologiques sur des espèces proches ou des espèces modèles (gènes candidats fonctionnels) ou en choisissant des gènes proches de la région chromosomique étudiée (gène candidats positionnels) dans la mesure où le génome est disponible. Deuxièmement, il est nécessaire de rechercher des polymorphismes moléculaires afin de positionner le ou les gènes candidats sur la carte génétique ou de rechercher des associations statistiques entre les polymorphismes du gène candidat et les variations phénotypiques parmi des individus sans lien de parenté. Troisièmement, la

Tableau 5. Liste des QTLs impliqués dans le contrôle de variables architecturales chez le rosier.

Parent	Ploïdie	Sexe	Caractère	Nombre de QTLs associés	LG (basé sur Spiller et al. 2011)	Variabilité expliquée (%)		Etude
						Site 1	Site 2	
94/1	diploïde	intégrée	NI	4	2	22	23	Yan et al. (2007)
					3	20	13	
					6	19	13	
					7	13	15	
			ST	4	1	-	20	
					2	20	16	
					5	16	-	
					6	31	19	
			SL	3	1	16	-	
					2	35	28	
					5	13	13	
					2	13	17	
'The Fairy' x <i>R. wichurana</i>	diploïde	intégrée	GR	5	4	13	-	Kawamura et al. (2011)
					5	-	15	
					6	18	-	
					7	15	-	
			FLW	3	4	26,7		
					3	21,3		
					1	10,1		
					4	21,4		
			NBF2	4	3	17,2		
					1	10,1		
					7	9		
					3	28,4		
			LF2	3	4	16,3		
					7	10,7		
					7	19,2		
					4	19,1		
			LF1	3	3	15,6		
					3	33,1		
					7	11,1		
					1	10,2		
			LV1	4	6	7		
					1	28,7		
					4	25,5		
					4	24		
			NF2	2	1	22,2		
					2	13,1		
					4	42,1		
					2	12,1		
			NF1	3	1	9,4		
					7	7,2		

Suite tableau 5.

Parent	Ploïdie	Sexe	Caractère	Nombre de QTLs associés	LG (basé sur Spiller et al. 2011)	Variabilité expliquée (%)	Etude
'The Fairy' x <i>R. wichurana</i>	diploïde	intégrée	Z1kdist	3	4	28,5	Kawamura et al. (2014)
					3	20,5	
					5	8,5	
			Z2kdist	3	6	22,5	
					1	17,6	
					2	17,1	
			Z3kdist	2	4	14,7	
3	12,9						
Z4kdist	2	7	26,6				
		3	8,7				
Z5kdist	1	1	24,4				
'The Fairy' x <i>R. wichurana</i>	diploïde	intégrée	BIV	2	2	35,9	Djennane et al. (2014)
					3	30,2	
'The Fairy' x <i>R. wichurana</i>	diploïde	intégrée	Frm	6	4	21,4	Kawamura et al. (2015)
					2	14,1	
					7	6,6	
					5	5,8	
					3	5,7	
					6	5	
			Hgt	5	5	17,3	
					2	13	
					6	7,8	
					7	6,9	
			Ang	2	3	6,3	
					4	32,9	
			Dia	2	7	9	
5	31,6						
IntL	1	2	20,6				
		5	35,7				

NI : nombre d'entre-nœuds ; ST : épaisseur de la tige ; SL : longueur de la tige ; GR : taux de croissance ; FLW : nombre total de fleurs produites par les inflorescences de l'ordre 1 ; NBF2 : nombre d'axes d'ordre 3 sur les axes les plus longs d'ordre 2 se développant sur l'inflorescence d'ordre 1 ; LF1 : longueur moyenne des entre-nœuds des axes inflorescentiels d'ordre 1 ; LF2 : longueur d'entre-nœuds des axes les plus longs d'ordre 2 se développant sur l'inflorescence d'ordre 1 ; LV1 : longueur moyenne des entre-nœuds des axes végétatifs de l'ordre 1 ; NF1 : nombre de nœuds sur les axes inflorescentiels de l'ordre 1 ; NF2 : nombre de nœuds sur les axes les plus longs d'ordre 2 ; NV1 : nombre de nœuds sur les axes végétatifs d'ordre 1 ; Zkdist : analyse séquentielle du profil de floraison de rameaux ; BIV : nombre d'axes d'ordre deux comparé au nombre de bourgeons portés par les axes d'ordre 1 ; Frm : forme de la plante ; Hgt : hauteur de la plante ; Ang : angle d'insertion des axes par rapport à l'horizontal ; Dia : diamètre de la tige ; IntL : longueur moyenne des entre-nœuds.

validation définitive du rôle du gène candidat repose sur des approches comme la transformation génétique ou encore l'étude de mutants.

Cette approche a été utilisée pour des espèces comme le riz pour les caractères de l'angle d'insertion des talles et du nombre de talles (Jin et al. 2008), le peuplier pour la reprise du débourrement (Frewen et al. 2000) ou encore le rosier pour le contrôle de la remontée de floraison (Iwata et al. 2012). Ces auteurs ont montré que le gène *RoKSN*, orthologue du gène *TFL1* (terminal flower-1) qui réprime la transition florale chez *A. thaliana*, co-localisait avec le gène RB (Recurrent Blooming, gène majeur récessif). L'étude de mutants pour le caractère de remontée de floraison a pu démontrer que la transcription de *RoKSN* était bloquée par l'insertion d'un rétrotransposon chez les rosiers remontants. Randoux et al. (2014) ont réalisé une validation fonctionnelle par une complémentation d'un mutant *TFL1* d'*A. thaliana* et une expression ectopique de *RoKSN* chez un rosier présentant une remontée de floraison. La complémentation conduisit à une floraison tardive et une croissance indéterminée des plants d'*A. thaliana* et l'expression ectopique conduisit à une absence de floraison ainsi qu'à un changement de la croissance et de la ramification. D'autres études ont pu mettre en évidence des co-localisations de gènes impliqués dans le contrôle du développement de l'inflorescence chez *A. thaliana* avec des QTLs contrôlant le développement inflorescentiel chez le rosier (Kawamura et al. 2011, 2015). Des gènes impliqués dans le contrôle de l'initiation florale (*RoVIP3*, *VERNALIZATION INDEPENDENCE 3*, *RoSPINDLY*, *RoDELLA*) et de la remontée de floraison (*RoKSN*) co-localisent avec un des QTLs impliqués dans le contrôle de la date de floraison (récemment, Roman et al. 2015). Ils ont également observé que le gène *RoSLEEPY*, qui régule la voie de signalisation des GAs (hormone stimulatrice de croissance) chez *A. thaliana*, co-localisait avec le QTL contrôlant l'élongation des organes végétatifs. Des résultats similaires ont été obtenus par Kawamura et al. (2015) avec une co-localisation du gène *RoSLEEPY* avec le QTL contrôlant la longueur moyenne des entre-nœuds. Ces auteurs ont également montré qu'un gène intervenant dans la voie de signalisation de l'AUX (stimulatrice de la croissance et inhibitrice du débourrement), *RoAXR*, co-localisait avec les QTLs impliqués dans la forme et la hauteur de la plante. Ceci est conforté par les résultats de Yan et al. (2007) et Spiller et al (2011) pour lesquels ce gène était localisé à proximité du QTL contrôlant la vigueur de la plante. Djennane et al. (2014) ont cartographié quatre gènes *RwMAX* intervenant dans la voie de régulation des SL et ont pu montrer qu'un des QTLs impliqués dans le contrôle de la ramification co-localisait avec *RwMAX2*. Ces résultats sont en accord avec le rôle récemment découvert des SLs dans la régulation du débourrement (Domagalska et Leyser, 2011).

Si la séquence génomique de l'espèce étudiée est connue il est possible de rechercher directement les gènes candidats dans les intervalles de confiance des QTLs. Ceci a, par exemple, été réalisé chez le riz (Lim et al. 2014) où le séquençage des séquences d'ADN et d'acides aminés associé

à l'analyse des profils de méta-expression a mis en évidence 15 gènes candidats pour 11 QTLs impliqués dans la hauteur de plante, la longueur et la largeur des feuilles, la longueur des panicules et le nombre de talles. Des études similaires ont été conduites chez le peuplier pour la formation des bourgeons et la reprise du débourrement (Frewen et al. 2000 ; Fabbrini et al. 2012). Ce type de démarche nécessite d'avoir un nombre d'individus élevé et une carte suffisamment dense.

Séquençage du génome rosier

Depuis le séquençage d'un virus bactériophage par Sanger en 1977, de nombreux génomes ont été séquencés ou sont sur le point de l'être comme celui de la levure *Saccharomyces cerevisiae* (Goffeau et al. 1996), d'*Escherichia coli* (Blattner et al. 1997), de l'humain (International Human Genome Sequencing Consortium, 2004), du peuplier (Tuskan et al. 2006) ou encore du blé (Brenchley et al. 2012).

Les premiers travaux sur le génome du rosier ont débuté par des études transcriptomiques il y a une dizaine d'années. Des ARN (acide ribonucléique) ont été extraits de tissus floraux à plusieurs stades du développement pour obtenir des ESTs par séquençage (Foucher et al. 2008 ; Channelière et al. 2002 ; Guterman et al. 2002). Par la suite, ce travail a été poursuivi à l'aide de puces par Guterman et al. (2002) et Dubois et al. (2011) ; il a permis de mettre en évidence de nombreux nouveaux gènes liés au développement floral. En 2012, Dubois et al. ont travaillé sur 'Old Blush' et ont : (i) séquencé des banques d'ADNc (ADN complémentaire) issus de différents tissus de la plante soumise ou non à des stress biotiques et abiotiques (<http://iant.toulouse.inra.fr/R.chinensis>), (ii) étudié l'expression de certains de ces gènes et (iii) identifié les peptides associés. La même année, Kim et al. (2012) ont publié les résultats de leur analyse transcriptomique à partir de quatre génotypes de rosier *R. hybrida* 'Vital', 'Maroussia', 'Sympathy' et *R. rugosa* 'Heading'. Ils ont séquencé des banques d'ADNc et de miARN de tissus floraux. Ils ont ensuite pu identifier entre 30 et 40 000 unigènes par cultivar ; un unigène étant un ensemble de transcrits issus d'un même locus.

Récemment, plusieurs équipes de recherche se sont regroupées pour former un consortium nommé 'Rose Genome Sequence Initiative' afin d'obtenir une séquence de haute qualité du génome du rosier. Le génome du rosier est plutôt petit (560Mpb) pour environ 30 000 gènes. Pour comparaison le blé a un génome de 17 000 Mpb et plus de 120 000 gènes. Pour ce travail, l'espèce *R. chinensis* 'Old Blush' a été choisie. Plusieurs raisons justifient ce choix. Premièrement, cette espèce est diploïde facilitant ainsi le travail de séquençage et d'assemblage en comparaison à un rosier tétraploïde. Deuxièmement, 'Old Blush' est un ancêtre des roses modernes et a transmis de nombreuses caractéristiques ornementales. Troisièmement, cette espèce est facilement cultivable en serre et est

remontante. Pour finir, une méthode de transformation génétique a été mise au point pour ce cultivar (Vergne et al. 2010).

Récemment le génome de 'Old Blush' a été séquencé (Genoscope, Evry, France). Les séquences, pouvant faire seulement quelques centaines de paires de bases, sont assemblées en contigs lorsqu'elles se chevauchent. A leur tour, les contigs peuvent être assemblés et ordonnés en scaffolds. Environ 80% du génome est couvert avec 20 000 scaffolds (Foucher, communication personnelle). Cependant, la forte hétérozygotie du rosier complexifie l'assemblage, un haploïde de 'Old Blush' a été créé pour être séquencé. Les données de séquençage seront ensuite ancrées sur une carte génétique de haute densité construite à partir du croisement *R. chinensis* 'Old Blush' x *R. wichurana* à l'aide de nombreux marqueurs SSRs et SNPs (Foucher et al. 2015).

L'identification des QTLs/gènes contrôlant les traits d'intérêt est valorisable dans de nombreux domaines d'application de l'amélioration des plantes (voir pour revue Xu et Crouch, 2008). Les connaissances obtenues permettront de mieux identifier les ressources génétiques disponibles et donc, de mieux orienter les programmes de sélection. Ces données peuvent être notamment utilisées dans le cadre de la sélection assistée par marqueurs (SAM). Cette approche est basée sur la sélection d'un phénotype à partir du génotype aux marqueurs associés aux QTLs. La SAM se révèle particulièrement intéressante pour les espèces dont le cycle de développement s'étale sur plusieurs années et ralentit d'autant plus les étapes de la sélection (Freeman et al. 2013). Chez le rosier, l'objectif est de sélectionner précocement dans une descendance les individus qui ont les marqueurs associés au(x) caractère(s) d'intérêt permettant ainsi un gain de temps. Cette méthode peut également représenter une alternative à la mesure coûteuse d'un caractère phénotypique d'intérêt. Chez les rosacées ce type d'analyse est déjà utilisé chez le pommier (Ru et al. 2015) sur un petit nombre de gènes majeurs liés à la résistance aux bioagresseurs tels que *Venturia inaequalis* (Gianfranceschi et al. 1996 ; Tartarini et al. 1999) et *Erwinia amylovora* (Khan et al. 2007) ou encore à la texture de la pomme (Longhi et al. 2013).

IV/ Effets de l'interaction Génotype x Environnement sur l'architecture de la plante

IV.1/ Qu'est-ce que l'interaction Génotype x Environnement ?

Lorsqu'un caractère est observé entre plusieurs génotypes et plusieurs environnements, différents cas sont possibles :

- (i) le caractère peut être identique entre les génotypes et stable dans tous les environnements,
- (ii) il peut être différent selon les génotypes mais stable dans tous les environnements ; l'expression du caractère s'explique donc principalement par l'effet génotype,
- (iii) il peut être identique entre génotypes mais différent selon les environnements ; l'expression du caractère s'explique alors par l'effet environnement,
- (iv) il peut être différent selon les génotypes et les environnements.

Dans ce dernier cas, les réponses phénotypiques (ou encore appelées normes de réaction) diffèrent d'un génotype à un autre. On parle d'interaction Genotype x Environnement (GxE) lorsque les normes de réaction sont différentes, avec des amplitudes de réponses différentes selon les génotypes ou des réponses opposées (figure 12 ; Allard et Bradshaw, 1964 ; Bowman, 1972 ; Via et Lande, 1985). L'interaction GxE est d'autant plus forte lorsque les normes de réaction sont opposées, avec un changement de rang des génotypes entre environnements (un changement de rang signifie que le classement des génotypes dans un environnement 1 est différent dans un environnement 2). L'interprétation de la performance – par exemple en terme de rendement en fleurs coupées – d'un génotype dans une large gamme d'environnements peut dépendre de l'interaction GxE (Gauch et Zobel, 1996). En effet, la présence d'une forte interaction GxE diminue la valeur prédictive des effets génotype et environnement. A l'inverse, ces effets permettent de prédire la performance d'un génotype dans le cas où l'interaction GxE est faible (Sneller et al. 1997). Généralement, l'importance de l'interaction GxE est relativement forte pour les caractères peu héréditaires (Freeman et al. 2013 ; Gitonga et al. 2014). Une meilleure connaissance de l'interaction GxE est donc primordiale pour l'amélioration des schémas de sélection (Allard et Bradshaw, 1964).

De nombreuses études ont porté sur l'effet de l'interaction GxE sur le rendement des espèces de grandes cultures telles que le blé, le colza, l'orge ou encore le riz (Yang et Baker, 1991 ; Jackson et al. 1994 ; Liang et al. 2015). Liang et al. (2015) ont étudié 392 génotypes de riz plantés

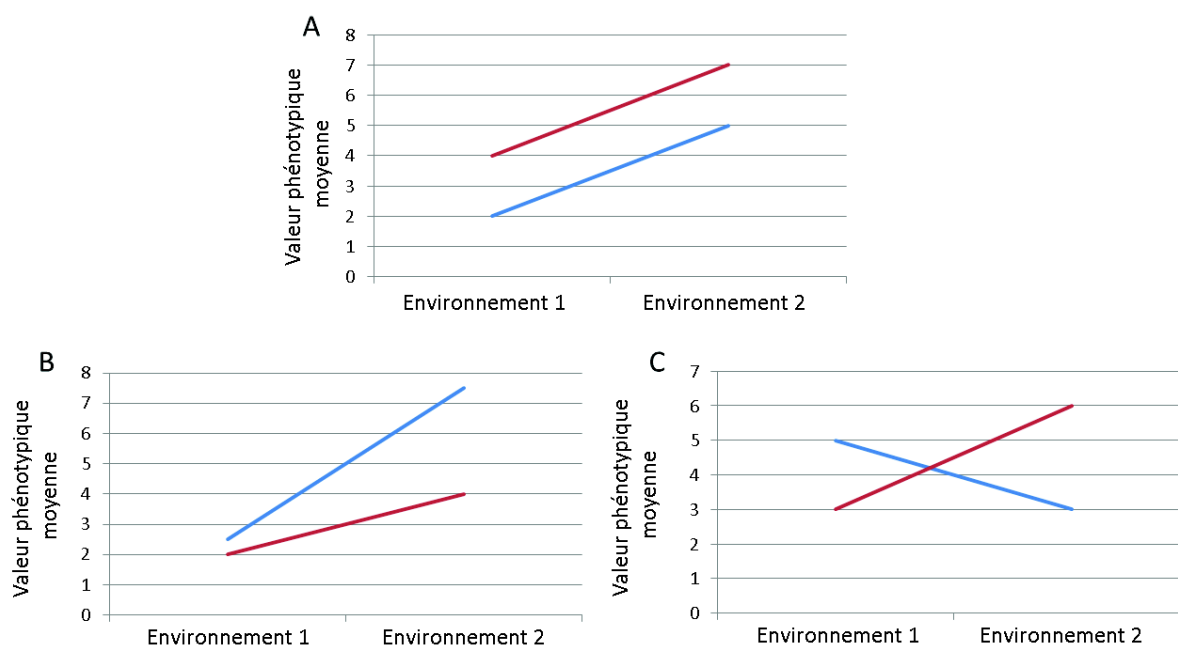


Figure 12. Différents cas de plasticité phénotypique impliquant ou non une interaction Génotype x Environnement (GxE). Les plasticités phénotypiques du génotype 1 (rouge) et du génotype 2 (bleue) sont représentées par des normes de réaction. Dans le cas A, les génotypes répondent de manière similaire au changement d'environnements. Les normes de réaction ont la même inclinaison, il n'y a donc pas d'interaction GxE. Dans le cas B, les réponses des deux génotypes sont différentes avec une amplitude de réponse plus importante pour le génotype 2. Les normes de réaction n'ont pas la même inclinaison indiquant une interaction GxE. L'interaction GxE est plus forte dans le cas C puisqu'en plus d'avoir des inclinaisons différentes, les deux normes de réaction se croisent.

chacun dans huit environnements différents. Ils ont pu mettre en évidence un effet de l'interaction GxE sur le rendement et, entre autres, sur une variable architecturale associée, le nombre de panicules par plante. Des travaux ont également été réalisés sur des arbres afin d'analyser les performances, notamment en terme de hauteur et de diamètre de l'arbre/branche et de nombre de branches, chez le pin maritime (Zas et al. 2004) et le peuplier (Rae et al. 2008 ; Fabbrini et al. 2012). Rae et al. (2008) ont étudié chez le peuplier 210 génotypes issus d'une population F2 sur trois sites européens climatiquement différents. L'interaction GxE était significative pour la hauteur de la plante, le diamètre du tronc, le nombre de branches sylleptiques et le volume du tronc malgré des héritabilités modérées à fortes (0.33-0.52). L'interaction GxE était due à des amplitudes de réponses différentes mais aussi à des réponses opposées des génotypes. Les effets de l'interaction GxE ont également été observés chez des rosacées telles que l'amandier (Yadollahi et al. 2011), le pommier (Liu et al. 2012) et le sorbier (Heide, 2011) pour les variables de hauteur de plante/branche, de circonférence/diamètre de tronc et nombre d'entre-nœuds.

Plusieurs études ont pu mettre en évidence des effets forts de l'interaction GxE sur les traits architecturaux du rosier aussi bien pour la croissance que la ramification. Niu et Rodriguez (2009) ont étudié l'effet du stress hydrique sur quatre espèces de rosiers, *R. x hybrida*, *R. x fortuniana*, *R.*

multiflora et *R. x odorata* et ont montré des effets de l'interaction GxE sur toutes les variables de croissance mesurées. Une interaction GxE a également été observée pour les variables physiologiques mesurées associées au stress hydrique. Les auteurs ont suggéré que les différences observées dans les réponses physiologiques expliquaient les différences de croissance des cultivars en réponse au stress hydrique. L'effet de l'interaction GxE s'expliquait dans cette étude par des normes de réaction différentes et opposées. Des résultats similaires ont été obtenus par Cai et al. (2012) avec quatre autres cultivars de rosier soumis à un stress hydrique. Une autre étude portait sur l'influence de trois ou quatre environnements différents (un site aux Pays-Bas - phénotypage réalisé en été et en hiver - et deux sites au Kenya) sur une population de rosiers tétraploïdes (Gitonga et al. 2014). L'interaction GxE était significative pour le nombre, le diamètre et la longueur des tiges. Elle s'expliquait majoritairement par des amplitudes de réponses différentes pour ces caractères. Une étude a également porté sur l'effet de l'interaction GxE sur la ramification. Girault et al. (2008) ont révélé que le taux de débourrement de six cultivars de rosiers soumis à du rouge clair variait, passant du simple au double pour *R. hybrida* 'Méprille' et *R. wichurana*.

IV.2/ Les bases génétiques de l'interaction GxE

Cinq hypothèses ont été proposées pour expliquer les bases génétiques de l'interaction GxE (voir pour revue, El-Soda et al. 2014) :

- (i) La notion de superdominance : la plasticité phénotypique dépendrait de l'homozygotie et serait négativement corrélée au nombre de loci hétérozygotes ;
- (ii) Les notions de pléiotropie et d'expression différentielle: un gène à effet pléiotrope influence deux caractères phénotypiques et peut avoir une expression, et donc des effets, différents sur chacun d'eux selon les environnements ;
- (iii) La notion d'épistasie : les gènes qui contrôlent la plasticité peuvent modifier l'expression d'autres gènes en fonction de l'environnement ;
- (iv) La notion de liaison génétique : les allèles associés à la plasticité peuvent être liés à des allèles associés au 'fitness' de l'individu ;
- (v) La notion d'épigénétique : l'environnement peut influencer la modification de la chromatine et la méthylation de l'ADN ce qui peut modifier l'expression et la fonction du gène altérant ainsi potentiellement le phénotype associé.

Connaître les bases génétiques de l'interaction GxE, et donc les loci contrôlant la performance des génotypes dans différents environnements, est d'un grand intérêt pour les sélectionneurs. Le but est principalement de sélectionner des génotypes dont la performance est stable pour une large gamme d'environnements mais peut, dans certains cas, être de sélectionner le génotype ayant la meilleure performance dans un environnement donné. L'analyse génétique de l'interaction GxE est généralement abordée par des études de génétique quantitative visant à mettre en évidence les QTLs contrôlant les caractères d'intérêt dans différents environnements, ce qu'on appelle l'interaction QTL x Environnement (QTLxE) (Jansen et al. 1995 ; Malosetti et al. 2004). L'interaction QTLxE peut résulter d'une amplitude différente, voire opposée, des effets des QTLs pour un caractère d'intérêt dans différents environnements ou de la détection d'un QTL uniquement dans un des environnements étudiés (i.e. QTL spécifique ; figure 13 ; Mackay, 2001 ; El-Soda et al. 2014).

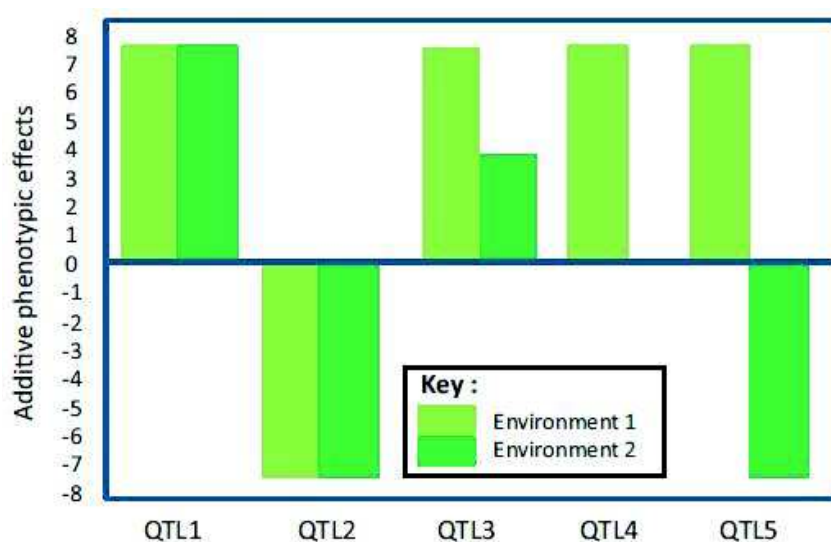


Figure 13. Effets des QTLs spécifiques à un environnement. Les QTL1 et QTL2 sont constitutifs avec des effets phénotypiques additifs positifs et négatifs respectivement indiquant ainsi l'absence d'interaction QTL x Environnement (QTLxE). Le QTL3 montre une interaction QTLxE puisque son effet sur le phénotype est plus important dans l'environnement 1 que dans l'environnement 2. Le QTL4 montre également une interaction QTLxE puisque son effet n'est détecté que dans un des deux environnements. Le QTL5 montre l'interaction QTLxE la plus forte car les effets sont opposés entre les environnements (d'après El-Soda et al. 2014).

Une des premières études portait sur une population de tomates cultivée dans trois environnements différents (Paterson et al. 1991). Parmi les 29 QTLs détectés, 4 l'étaient dans l'ensemble des environnements, 10 dans seulement deux des environnements et 15 dans un environnement unique. Cette variation montre ainsi un fort effet de l'environnement sur le contrôle

des caractères mesurés et met en évidence des interactions QTLxE. Depuis, les études sur les interactions QTLxE se sont multipliées. Des interactions QTLxE ont été mises en évidence chez des espèces céréalières comme le maïs (Dudley et al. 1996), le riz (Wang et al. 2014), le blé (Zhang et al. 2008) ou encore l'orge (Lacaze et al. 2009) pour des variables telles que le rendement, la hauteur de la plante et des organes aériens. Des travaux ont également porté sur les arbres tels que l'eucalyptus (Teixeira et al. 2011 ; Bartholomé et al. 2013 ; Freeman et al. 2013). Freeman et al. (2013) ont mesuré plusieurs caractères, dont le diamètre du tronc, chez quatre familles d'eucalyptus dont 3 populations F1. Les populations F1 étaient plantées sur deux sites différents se distinguant principalement par la disponibilité en eau. Une interaction GxE significative a été mise en évidence pour le diamètre du tronc pour les trois populations ; elle s'explique par des normes de réaction d'amplitudes différentes et opposées. Onze QTLs impliqués dans le contrôle de la croissance ont été détectés parmi les quatre populations ; parmi eux, 38,5% montraient une interaction QTLxE significative.

Chez le rosier, Yan et al. (2007) ont relevé quelques faibles interactions QTLxE pour la longueur des tiges, le diamètre des tiges, le nombre d'entre-nœuds et le taux de croissance sur des rosiers cultivés dans deux sites différents. Tandis que les mêmes QTLs étaient retrouvés pour le nombre d'entre-nœuds sur les deux sites - QTLs stables - certains QTLs étaient spécifiques à un site : un QTL sur trois était spécifique pour la longueur des tiges, deux sur quatre pour le diamètre de la tige et quatre sur cinq pour le taux de croissance.

Contexte et Objectifs

La forme de la plante, et donc son architecture, détermine sa qualité visuelle qui est, pour une plante ornementale en pot, un des critères clés de l'acte d'achat. Elle est aussi une composante majeure du rendement, i.e. le nombre de tiges florales pour la fleur coupée (Kool, 1996). Le contrôle de l'architecture est un processus complexe soumis aussi bien à des facteurs génétiques qu'environnementaux. La forme de la plante peut être contrôlée par la voie génétique *via* la création variétale et/ou le contrôle de l'environnement *via* l'application de techniques culturales telles que la restriction hydrique (Morel, 2001 ; Demotes-Mainard et al. 2013), la modification de la quantité et de la qualité de la lumière (Girault et al. 2008 ; Abidi et al. 2013 ; Demotes-Mainard et al. 2016 ; Huché-Thélier et al. 2016) ou la stimulation mécanique (Morel et al. 2012). Ces méthodes sont, cependant, appliquées de manière plus ou moins empirique par les obtenteurs et les horticulteurs. Les études réalisées sur les déterminismes génétiques et/ou environnementaux de l'architecture n'évaluent que très rarement les réponses génotypiques à différents environnements, i.e. l'interaction Génotype x Environnement (GxE). Pourtant, une meilleure connaissance de l'interaction GxE est primordiale pour mieux raisonner les programmes de création/sélection, mais aussi pour l'utilisation des techniques culturales. Deux travaux récents sur l'interaction GxE pour l'architecture de la plante ont néanmoins été réalisés chez le rosier à partir de huit génotypes cultivés sur deux années consécutives (Crespel et al. 2014) et d'une population cultivée dans quatre environnements différents (un site aux Pays-Bas - phénotypage réalisé en été et en hiver - et deux sites au Kenya ; Gitonga et al. 2014).

Par ailleurs, l'architecture est un caractère complexe difficile à phénotyper. La plupart des études n'utilisent qu'un nombre restreint de variables morphologiques et/ou architecturales facilement mesurables, ne caractérisant que très rarement l'ensemble de l'architecture d'une plante. On peut notamment citer les travaux de Niu et Rodriguez (2009) et Cai et al. (2012) qui ont évalué l'effet du stress hydrique sur la croissance du rosier en mesurant des variables de biomasse (poids sec des tiges, feuilles et racines) ou encore le travail de Yan et al. (2007) qui, dans le cadre d'une analyse génétique, ont étudié l'architecture de rosiers en mesurant seulement quatre variables architecturales (nombre d'entre-nœuds, épaisseur et longueur des tiges et taux de croissance). Récemment, Kawamura et al. (2011, 2014 et 2015) se sont intéressés à l'architecture du rosier à l'échelle de l'axe inflorescentiel et de la plante entière en mesurant 5 à 8 variables architecturales telles que la longueur d'entre-nœuds, la hauteur et la forme de la plante ou encore le diamètre des tiges. Dans notre étude, l'utilisation de la digitalisation 3D devrait permettre de décrire plus précisément et plus exhaustivement l'architecture. Une meilleure connaissance de l'héritabilité, de l'hérédité et de l'interaction GxE sur l'architecture du rosier permettra de mieux maîtriser l'élaboration de la forme du rosier buisson.

C'est dans ce cadre que s'inscrit ce travail de thèse, qui a pour objectif de mieux connaître les déterminismes génétiques et environnementaux, et donc l'hérédité et l'héritabilité des variables architecturales ainsi que l'interaction GxE pour mieux maîtriser l'élaboration de la forme de la plante en prenant pour plante modèle le rosier buisson. Ce travail s'articule autour de deux axes qui constituent les deux chapitres de cette thèse.

Le premier axe de ce travail de thèse vise à caractériser les réponses génotypiques, sur le plan architectural, de différents cultivars de rosiers buissons de formes contrastées à trois facteurs environnementaux : la lumière, l'eau et la stimulation mécanique ; il a donc pour objectif d'évaluer les effets du génotype et de l'environnement, et l'interaction des deux. Pour ce faire, en collaboration avec ASTREDHOR, les effets de la lumière, avec un ratio R : FR élevé, de l'eau, avec des cycles de dessiccation/réhydratation et d'une stimulation mécanique journalière ont été évalués sur cinq cultivars de rosiers. Le facteur eau ayant un fort effet sur l'architecture du rosier (Demotes-Mainard et al. 2013 ; Huché-Thélier et al. 2013), une autre modalité a également été étudiée à l'IRHS. Les réponses de huit génotypes de formes contrastées à une alternance de restriction et de confort hydrique ont été évaluées sur le plan architectural et physiologique. Des perspectives d'applications horticoles pour mieux maîtriser la forme du rosier pourront être proposées.

Le deuxième axe vise à (i) estimer l'héritabilité au sens large de variables architecturales, (ii) identifier les QTLs impliqués dans le contrôle de ces variables et (iii) étudier l'interaction QTL x Année. L'architecture de deux populations connectées issues de trois parents remontants, diploïdes et de formes contrastées a été mesurée sur deux années de culture. Une meilleure compréhension du déterminisme génétique de l'architecture du rosier devrait permettre de mieux orienter les programmes de création/sélection pour la forme de la plante.

CHAPITRE I

**Réponses génotypiques aux facteurs
environnementaux apport en eau, lumière et
stimulation mécanique sur le plan architectural et
physiologique chez le rosier buisson**

La forme globale de la plante est une composante majeure de la qualité visuelle des plantes d'ornement en pot (Boumaza et al. 2009) et résulte de la construction architecturale de la plante. L'architecture est contrôlée empiriquement soit par la création variétale (= facteur génétique) soit par des techniques culturales comme l'application de régulateurs de croissance et/ou le contrôle des facteurs environnementaux, comme la restriction hydrique (Morel, 2001), la modification du spectre lumineux par l'utilisation de films photo-sélectifs (Rajapakse et Kelly, 1994) et la stimulation mécanique (Morel et al. 2012). Ces facteurs permettent de modifier certaines variables architecturales, comme la longueur des métamères, le nombre de ramifications et leur position le long de l'axe (Abidi et al. 2013 ; Morel et al. 2012). Par ailleurs, l'aptitude au débourrement des bourgeons, à l'origine de la ramification, est fortement dépendante du facteur lumière (Girault et al. 2008, 2010 ; Henry et al. 2011 ; Rabot et al. 2012). Cependant, l'étude de l'effet des divers facteurs environnementaux est souvent réalisée à partir d'un cultivar et ne prend pas en compte la diversité génotypique. Pourtant, les réponses de différents cultivars peuvent être d'amplitudes différentes voire opposées (i.e. interaction GxE). Une meilleure compréhension de l'effet génotype, de l'effet de facteurs environnementaux (ici, ratio R : FR élevé, stimulation mécanique et restriction hydrique) et de leur interaction devrait permettre une meilleure maîtrise de l'élaboration de la forme de la plante.

En collaboration avec trois stations expérimentales du réseau ASTREDHOR, STEPP Bretagne, Arexhor Pays de la Loire et GIE Fleurs et Plantes du Sud Ouest, les effets d'un ratio R : FR élevé, d'une stimulation mécanique journalière et de cycles de dessiccation/réhydratation sur l'architecture de cinq cultivars de formes contrastées, ainsi que l'effet génotype et l'interaction GxE ont été évalués. Plusieurs études ont montré que l'apport en eau impactait fortement l'architecture du rosier (Niu et Rodriguez, 2009 ; Cai et al. 2012 ; Demotes-Mainard et al. 2013 ; Huché-Thélier et al. 2013). Plus récemment, Demotes-Mainard et al. (2013) ont montré un fort effet d'une période de restriction hydrique suivie d'une période de confort hydrique sur la ramification d'un cultivar de rosier 'Radrazz' avec une augmentation conséquente du nombre de débourrement comparativement aux plantes cultivées en confort hydrique. Cette modalité a été testée à l'IRHS, mais cette fois-ci sur huit cultivars de forme contrastée allant du port érigé au port rampant. Les réponses de ces cultivars à une alternance de périodes de restriction et de confort hydrique ont été caractérisées sur le plan architectural et physiologique. Des perspectives horticoles, tant sur le plan de l'obtention et de la production, seront proposées.

Ce chapitre a fait l'objet i) d'un article qui sera soumis à HortScience ; ii) d'un article accepté et paru dans *Frontiers in Plant Science* au printemps 2015.

Three Techniques to Control Plant Architecture and Improve Bush Rose Visual Quality

Camille Li-Marchetti^{1,3}, Camille Le Bras³, Daniel Relion³, Tom Hebbinckuys², Oscar Stapel², Jean-Marc Deogratias³, Soulaïman Sakr³, Philippe Morel^{4*}, and Laurent Crespel^{3*}

¹ASTREDHOR, Institut technique de l'horticulture, Paris, France,

²ASTREDHOR Loire-Bretagne, France

³ASTREDHOR Sud-Ouest, France

³Institut de Recherche en Horticulture et Semences - UMR 1345, Agrocampus Ouest, SFR 4207 QuaSaV, 42 rue Georges Morel, 49071 BEAUCOUZE CEDEX, France

⁴Institut de Recherche en Horticulture et Semences - UMR 1345, INRA, SFR 4207 QuaSaV, 42 rue Georges Morel, 49071 BEAUCOUZE CEDEX, France

* authors contributed equally to this manuscript

Correspondence:

Dr. Laurent Crespel

Agrocampus Ouest

Unité Mixte de Recherche 1345, Institut de Recherche en Horticulture et Semences (INRA-Agrocampus Ouest-Université d'Angers), SFR 149 QUASAV

Campus du Végétal

42, rue Georges Morel

49071 Beaucouzé cedex. France

+(33)241225429

Introduction

In recent years, ornamental garden bush roses have been marketed in the spring rather than in the fall. The plants are therefore sold at the beginning of the growing season and even at the onset of flowering, and are necessarily grown in pots. Although they are more expensive, these products are much more attractive to consumers since they convey an immediate decorative effect. However, one of the major criteria of this visual quality is the overall shape of the plant, which must generally be compact, branched and well proportioned (Astredhor, 2009). It is for this reason that for the rose, like for other ornamental plants grown in pots, control of growth and branching is essential.

Industrial horticultural production systems require an optimization of the production area, particularly under shelter, resulting in a densification of crops. Accompanied by relatively high average temperatures, these growing conditions favor leaf expansion and stem elongation, with a risk of etiolation if the overall climatic conditions are poorly controlled, whereas this excessive elongation of the stems sharply depreciates the visual quality of the product. The aim of the horticulturist is therefore to do everything possible to promote well-balanced and controlled plant growth, despite sometimes difficult growing conditions.

The methods normally used to limit stem elongation are pruning, which also leads to an increase in branching, and the application of chemical growth regulators. The latter were commonly used in the past on plants grown in the greenhouse because they are effective, relatively inexpensive in relation to the profit they generate, and quite easy to use when they are well controlled by the user. However, their use is increasingly called into question because of their toxic effects on health and their impact on the environment. Their authorization and their commercialization are therefore threatened on the short term (Heins et al., 2000). Effective alternative methods to replace them exist, but they generally require a high level of technical know-how and knowledge about the physiological functioning of the species cultivated. Without being exhaustive, we can mention the modification of the light spectrum through the use of photoselective films (Rajapakse and Kelly, 1994), the difference of day/night temperatures (DIF; Cockshull et al., 1995), mechanical stimulation (Garner and Langton, 1997) and water restriction (Morel, 2001). The ease with which these methods can be implemented depends on the company's level of technical expertise, the climatic conditions of the region and the production period. Among these methods, DIF has the disadvantage of generating an overconsumption of energy for nighttime heating (Morel et al., 1993), the extra cost of which limits its practical application. As for rose, little research into alternative methods has been done as of this time. We can however mention the use of photoselective film (Cerny et al., 2003), mechanical stimulation (Morel et al., 2012), and temporary water restriction (Demotes-Mainard et al., 2013). In the case of photoselective film, no significant difference was observed. On the other

hand, for the two other methods, a significant reduction of stem length was obtained. Nevertheless, these studies focused on only one cultivar. It therefore appears to be necessary to evaluate these methods on a wider range of bush rose cultivars with contrasted shapes and thus, to assess the Genotype x Environment (GxE) interaction.

The aim of this research was therefore to evaluate the effect of three methods of plant growth control in five rose cultivars ranging from the upright bush rose to the ground cover rose. These methods include the use of a photoselective cover film that increases the red/far-red ratio (R/FR), mechanical stimulation through the repeated passage of a fringed plastic sheet over the apical part of the plants, and water restriction consisting of a succession of wetting and drying phases of the substrate. This study took place at three different experimental sites, each one devoted to a different method.

Materials and Methods

Plant material

Four bush rose cultivars with contrasted shapes ranging from spreading to upright were initially chosen: 'Baipome' Pink Gnome®, 'Old Blush', 'Perle d'Or' and 'The Fairy', in addition to one hybrid with an intermediate shape, Hw336. The latter is derived from a cross between a dihaploid of *Rosa hybrida* L. H190 and a hybrid of *R. wichurana* Crép. (Crespel et al., 2002).

Experimental conditions

Plants were obtained from cuttings of 10-month-old plants grown in pots in the experimental facilities of the IRHS (French Research Institute on Horticulture and Seeds) in Angers. Cuttings consisted of a single metamer from the median zone of the stems. Cuttings were taken in January and planted in plugs (diameter: 35 mm; height: 40 mm) composed of a non-woven fabric containing a mixture of fine peat and perlite. They were placed under a plastic tunnel in a greenhouse for rooting. The average temperature was 18 °C at night and 22 °C during the day, and the relative humidity was maintained at saturation by a fine mist humidifier. After five weeks, the plants were planted in 0.5-L pots. Fifty plants of each cultivar were dispatched in Mar. 2015 to each of the three experimental stations: STEPP Bretagne (designated STEPP; Langueux, France, latitude: 48.514 N, longitude: 2.773 W), AREXHOR Pays de la Loire (designated AREX; Ponts de Cé, France, latitude: 47.475 N, longitude: 0.632 W) and GIE Fleurs et Plantes du Sud Ouest (designated GIE, Villenave d'Ornon, France, latitude: 44.774 N, longitude: 0.54 W). For the three experimental stations, global

solar radiation outside of the greenhouse (Météo France, Beaucauzé, France) was measured to make it possible to calculate the sum radiation (in J/cm²). Moreover, PAR (Photosynthetic Active Radiation) was continuously recorded throughout cultivation for the STEPP station. Daily mean temperature under greenhouse or tunnel was measured for the three stations. All the measurements were carried out between 7 Apr. and 23 June (Table 1).

Table 1 | Climatic characterization of the year 2015.

Month	Thermal time (°C.d)			Cumulative irradiance (J/cm ²)		
	STEPP	AREX	GIE	STEPP	AREX	GIE
April	314.1	403.8	391.9	44814	42638	40004
May	430.5	541.1	543.2	53577	58772	61249
June	364.1	461.3	491.0	52081	50637	72380
Total	1108.7	1406.2	1426.2	150472	152047	173633

Experimental protocol

Plants were repotted in 2-L pots with a substrate composed of 60% of sphagnum peat, 20% of perlite and 20% of coconut fiber with a slow release fertilizer (11N–11P–18K; Faliénor, Vivy, France). Plants were divided into two 25-plant batches: one batch for the control plants (C-plants); one batch for the treated plants (T-plants). Irrigation was applied using drippers for the STEPP and AREX stations and using sub-irrigation for the GIE station. To better control the irrigation, the cultivars were grouped depending on previously assessed water needs (data not shown), ranging from low to high: (i) ‘Perle d’Or’, (ii) Hw336 and ‘Old Blush’ and (iii) ‘The Fairy’ and ‘Baipome’. No supplementary light was provided. Plants were cultivated under an unheated tunnel for the STEPP station and under a heated greenhouse and tunnel for the GIE and AREX stations, respectively. Three cultivation techniques were applied on treated plants: use of a photoselective cover film (STEPP), application of mechanical stimulation (AREX), and application of water restriction (GIE).

The growing techniques were applied when the floral bud of the order 1 axis became visible (VFB1) and stopped when flowers of the order 2 axes started to wither (WF2; Fig. 1).

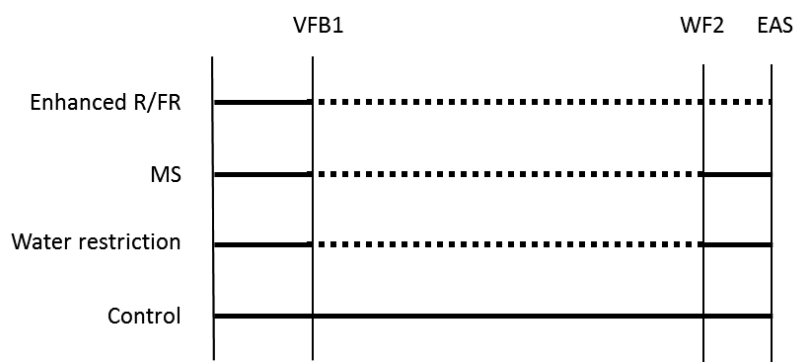


Figure 1 | Application of the enhanced red/far-red ratio (R/FR, STEPP), mechanical stimulation (MS, AREXHOR) and cyclic drought (GIE) treatments based on the developmental stage of the plant [budburst of the rooted cutting, visible flower bud of the order 1 axis (VFB1), withered flowers of order 2 axes (WF2), and elementary architectural structure (EAS) stage]. Treatment applications are indicated by dotted lines, and periods of non-restrictive conditions by continuous lines.

Experiment 1: Photosensitive cover film (PCF)

C-plants were grown under a tunnel covered with a Lumitherm4 transparent film classically used in horticulture (BPI Visqueen, London, United Kingdom) with a thickness of 200 μm , a thermal efficacy of 88%, a light transmission of 90% and a light diffusion of 30%. T-plants were cultivated under a tunnel with a Solatrol film that absorbs far-red light (BPI Visqueen, London, United Kingdom), with a thickness of 200 μm , a thermal efficacy of 65%, a light transmission of 83% and a light diffusion of 20%. The light spectrum of each film was measured with an Avaspec-2048-6RM spectrophotometer (Avantès, Apeldoorn, The Netherlands; Table 2).

Table 2 | Quantity of photons per spectral band ($\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) measured for control and photosensitive (Solatrol®) cover films tested in STEPP.

Cover film	Quantity of photons per spectral band ($\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)			
	PAR (400-700nm)	Blue (400-500 nm)	Red (600-700 nm)	Far red (700-800 nm)
Control	821.4	237.4	294.5	243.4
Photosensitive (Solatrol®)	885.7	252.4	268.3	164.4
Difference (%) ¹	+7.8%	+6.3%	-8.9%	-32.5%

¹Difference between the cover films with respect to control.

Experiment 2: Mechanical Stimulation (MS)

T-plants were subjected to MS, which consisted of regularly passing a fringed plastic sheet (2 kg/m²) back and forth over the plants. The sheet was mounted on a frame driven by an electric motor. A programmer made it possible to trigger the system at a frequency of five passes a day every 2 h, five days a week, with each pass consisting of two back and forth movements. The travelling speed of the sheet was 30 m.h⁻¹. Using a fringed sheet made it possible to avoid raising the frame to compensate for stem growth and to stimulate both apical and lateral axes. Tunnel temperature was set to a minimum of 5 °C and aeration was initiated when air temperature reached 20 °C. C-plants were cultivated in the same conditions but were not subjected to MS.

Experiment 3: Water restriction (WR)

C-plants were well-watered throughout the experiment; sub-irrigation was triggered when the soil water potential reached -10 kPa. T-plants were subjected to water restriction; sub-irrigation was triggered when the soil water potential reached -30 kPa. The water soil potential was measured by a tensiometer (SDEC, Reignac sur Indre, France) in one pot for each treatment and cultivar. The greenhouse temperature was set to a minimum of 5 °C and aeration was initiated when air temperature reached 17 °C.

Architectural measurements and shape assessment

Plant architecture is characterized by two architectural components, the axis and the metamer. Each component was described by architectural variables: morphologically (length, diameter, etc.), topologically (order of branching, etc.) and geometrically (branching angle, etc.). Two types of axes can be distinguished in roses, short axes that are composed of one to four metamers, and long axes that are composed of five metamers or more (Morel et al., 2009). The architectural analysis was carried out at the plant and axis scales. For practical reasons, four of the six architectural variables previously described by Crespel et al. (2013) were selected as they were the easiest to manually measure: (i) at the plant scale, the number of determined axes (i.e., axes ending with flowers or floral buds; NbDetA); and (ii) at the axis scale, the number of metamers on the long axes (NbMet_LA), the length of the long axes (L_LA), and the branching angle of the cord of the long axes in relation to the vertical axis (AngLA/Cord; Fig. 2). The branching angle in relation to the vertical axis was estimated on a scale of 1 for 0-30 °, 2 for 30-60 °, 3 for 60-90 ° and 4 for 90 ° or more. Architectural variables at the axis scale were measured on five long axes randomly selected per plant.

Architectural measurements were performed at the elementary architectural structure (EAS) stage when plants were approximately five-months old and whose order 1 bearing axis had completely developed and branched, leading to a structure whose axes had reached the flowering stage in several weeks (Crespel et al., 2013). It took place from 12 June to 7 July in 2015. Ten plants per cultivar for each treatment were randomly chosen and defoliated. Architectural measurements were carried out manually.

For each genotype, the shape was visually assessed on each plant by two observers using a shape descriptor (SD) defined by the International Union for the Protection of New Varieties of Plants (UPOV), on a scale of 1 for 'upright', to 9 for 'strongly spreading' (UPOV, 2010). Shape assessment was performed at the EAS stage.

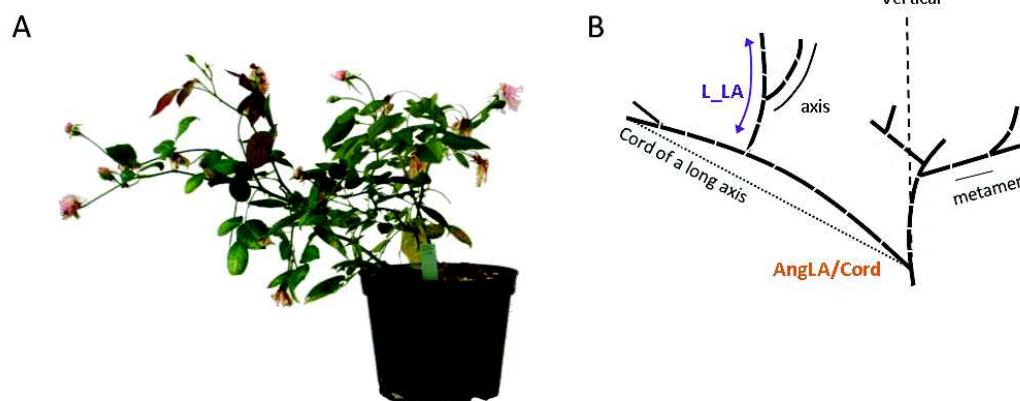


Figure 2 | Plant photography before phenotyping (A); simplified representation with two components (metamer and axis), the representation of the long axe length (L_LA) and of the branching angle of the cord of the long axes in relation to the vertical axis (AngLA/Cord; B).

Statistical analysis

All the data were subjected to a two-way analysis of variance (ANOVA) to determine genotype and treatment effects and their interaction. Multiple comparisons of means (Newman-Keul test) were performed. Differences with $p < 0.05$ were considered to be significant. Data analyses were carried out using R 3.0.2 software.

Results

Evaluation of the genotype, experimental station effects and their interaction on plant architecture

The evaluation of genotype, experimental station effects and their interaction was carried out from control plants. Genotype effects were significant for all of the variables measured. For the genotype effect, the ANOVA revealed different groupings of genotypes depending on the variables (Table 3). For the number of axes determined (NbDetA), four groups were defined, with 'Perle d'Or' characterized by the lowest number of axes (29.6) and 'The Fairy' by the highest number (148.6). For the length of long axes (L_LA), four groups were distinguished, with 'Perle d'Or' characterized by the shortest length (19.3 cm) and 'Baipome' by the longest length (33.7 cm). For the number of metamers on the long axes (NbMet_LA), four groups were found, with 'Old Blush' and 'Perle d'Or' characterized by the lowest number of metamers (11.3) and 'The Fairy' by the highest (20.0). For the branching angle of the long axes (AngLA/Cord), three groups were determined, with 'Old Blush' characterized by the smallest angle (1.9) and 'The Fairy' by the widest angle (2.7). For the shape descriptor (SD), four groups were identified, with 'Old Blush' and 'Perle d'Or' characterized by the lowest score (5.9) and 'The Fairy' by the highest score (7.8).

For the station effect, the ANOVA revealed a significant effect for all of the variables (Table 3), with: for NbDetA, STEPP characterized by the lowest number of axes (48.9) and GIE characterized by the highest number of axes (110.8); for L_LA, STEPP characterized by the shortest length (20.7 cm) and GIE by the longest length (30.8 cm); for NbMet_LA, GIE characterized by the lowest number of metamers (13.8) and STEPP by the highest (15.7); for AngLA/Cord, AREX and STEPP by the smallest angle (2.1) and GIE characterized by the widest angle (2.6); for SD, AREX and STEPP characterized by the lowest score (6.3) and GIE by the highest score (7.4).

The ANOVA revealed a strong genotype x station interaction for all of variables, except for NbMet_LA and SD (Table 3). This was due to different genotype response amplitudes.

Table 3 | Means of four architectural variables and of the shape descriptor measured on the control plants for the three experimental stations: STEPP, AREX and GIE.

Cultivar	NbDetA				L_LA (cm)				NbMet_LA				AngLA/Cord (°)				SD			
	AREX	GIE	STEPP	Mean	AREX	GIE	STEPP	Mean	AREX	GIE	STEPP	Mean	AREX	GIE	STEPP	Mean	AREX	GIE	STEPP	Mean
'Baipome'	159.9	197.7	80.5	146.0A	35.3	37.9	28.1	33.7A	20.2	18.2	21.5	20.0A	2.4	3.1	2.2	2.6C	6.7	8.1	7.1	7.3B
Hw336	49.7	75.4	42.6	56.1B	22.5	28.3	19.4	23.5C	13.7	12.9	14.2	13.6C	2.1	2.4	2.0	2.2B	6.2	7.5	6.3	6.7C
'Old Blush'	48.1	35.4	31.0	38.2C	26.5	30.8	24.5	27.2B	11.4	10.0	12.5	11.3D	2.0	1.9	1.7	1.9A	5.4	6.6	5.6	5.9D
'Perle d'Or'	39.0	29.9	19.2	29.6D	22.0	21.2	14.5	19.3D	11.5	10.5	11.9	11.3D	2.1	2.2	1.9	2.1B	5.5	6.2	5.9	5.9D
'The Fairy'	160.7	215.7	69.4	148.6A	17.3	35.8	16.5	23.3C	16.4	17.5	18.0	17.3B	2.0	3.4	2.4	2.7C	7.6	8.8	6.9	7.8A
Mean	91.5b	110.8a	48.9c		24.7b	30.8a	20.7c		14.5b	13.8c	15.7a		2.1a	2.6b	2.1a		6.3b	7.4a	6.4b	

Means followed by the same lower case letter within the same line are not significantly different (Newman-Keuls test, $p < 0.05$). Means followed by the same upper case letter within the same column are not significantly different (Newman-Keuls test, $p < 0.05$). Means of 10 plants per genotype are shown. Variations are calculated between the two treatments with respect to control.

NbDetA: number of determined axes; L_LA: length of the long axes; NbMet_LA: number of metamers on the long axes; AngLA/Cord: branching angle of the cord of the long axes in relation to the vertical axis; SD: shape descriptor

Table 4 | Mean of four architectural variables and of descriptor of shape measured on control plants (C) and plants subjected to a photosensitive cover film (Solatrol®) treatment (T) of five rose genotypes tested in STEPP.

Cultivar	NbDetA			L_LA (cm)			NbMet_LA			AngLA/Cord			SD	
	C	T	Dif (%)	C	T	Dif (%)	C	T	Dif (%)	C	T	Dif (%)	C	T
'Baipome'	80.5a	83.5a	+3.7	28.1a	30.9a	+10.0	21.5b	24.3a	+13.0	2.2a	2.7b	+22.7	7.3a	7.1a
Hw336	42.6a	43.7a	+2.6	19.4a	19.7a	+1.5	14.2b	16.1a	+13.4	2.0a	2.3b	+15.0	6.7a	6.3a
'Old Blush'	31.0a	29.2a	-5.8	24.5a	21.5a	-12.2	12.5b	10.9a	-12.8	1.7a	2.0b	+17.7	6.3a	5.6a
'Perle d'Or'	19.2a	19.3a	+0.5	14.5a	16.1a	+11.0	11.9a	11.4a	-4.2	1.9a	2.0a	+5.3	6.2a	5.9a
'The Fairy'	69.4a	72.2a	+4.0	16.5a	15.3a	-7.3	18.0a	16.9a	-6.1	2.4a	2.6a	+8.3	6.9a	7.0a
Mean	48.9a	50.1a	+2.5	20.7a	20.8a	+0.5	15.7a	16.0a	+1.9	2.1a	2.3b	+9.5	6.4b	6.7a

Means followed by the same lower case letter within the same line are not significantly different (Newman-Keuls test, $p < 0.05$). Means of 10 plants per genotype are shown. Variations are calculated between the two treatments with respect to control.

NbDetA: number of determined axes; L_LA: length of the long axes; NbMet_LA: number of metamers on the long axes; AngLA/Cord: branching angle of the cord of the long axes in relation to the vertical axis; SD: shape descriptor

Evaluation of the effects of the three cultivation techniques on plant architecture

Experiment 1 (PCF): For the treatment effect, the ANOVA revealed a significant effect for T-plants compared to C-plants for AngLA/Cord and SD, with a difference of +9.5% for AngLA/Cord and of +4.7% for SD (Table 4).

Experiment 2 (MS): For the treatment effect, the ANOVA revealed a significant effect for T-plants compared to C-plants for NbDetA and L_LA, with a difference of -12.1% and -14.2%, respectively (Table 5).

The ANOVA revealed a strong GxE (i.e., cultivation technique) interaction for NbDetA and AngLA/Cord. This was due to different genotype response amplitudes for NbDetA, and opposite responses to treatment for AngLA/Cord. The extreme amplitudes are (for T-plants compared to C-plants): -17.8% ('The Fairy') and -8.3% ('Baipome') for NbDetA; -20.8% ('Baipome') and +10.0% ('Baipome' and 'Old Blush') for AngLA/Cord.

Experiment 3 (WR): For the treatment effect, the ANOVA revealed a significant effect for T-plants compared to C-plants for all of the variables, with a difference of -49.2% for NbDetA, -25.6% for L_LA, -17.4% for NbMet_LA and -19.2% for AngLA/Cord (Table 6).

The ANOVA revealed a strong GxE interaction for all of variables. This was due to different genotype response amplitudes for NbDetA and L_LA, and opposite responses to treatment for NbMet_LA and AngLA/Cord. The extreme amplitudes are (for T-plants compared to C-plants): -68.5% ('Baipome') and -6.0% (Hw336) for NbDetA; -39.6% ('Baipome') and -6.1% ('Perle d'Or') for L_LA; -40.7% ('Baipome') and +3.4% ('The Fairy') for NbMet_LA; -41.2% ('The Fairy') and +5.3% ('Old Blush') for AngLA/Cord.

Table 5 | Mean of four architectural variables and of descriptor of shape measured on control plants (C) and plants subjected to a mechanical stimulation treatment (T) of five rose genotypes tested in AREX.

Cultivar	NbDetA			L_LA (cm)			NbMet_LA			AngLA/Cord			SD	
	C	T	Dif (%)	C	T	Dif (%)	C	T	Dif (%)	C	T	Dif (%)	C	T
'Baipome'	159.9a	146.6b	-8.3	35.3a	29.7b	-15.9	20.2a	20.0a	-1.0	2.4b	1.9a	-20.8	6.7a	6.7a
Hw336	49.7a	44.3b	-10.9	22.5a	19.3b	-14.2	13.7b	15.8a	+15.3	2.1a	2.3a	+9.5	6.2a	6.3a
'Old Blush'	48.1a	43.4b	-9.8	26.5a	21.6b	-18.5	11.4a	11.6a	+1.7	2.0a	2.2a	+10.0	5.4a	5.3a
'Perle d'Or'	39.0a	35.6a	-8.7	22.0a	22.3a	+1.4	11.5a	11.9a	+3.5	2.1b	1.8a	-14.3	5.5a	5.3a
'The Fairy'	160.7a	132.1b	-17.8	17.3a	13.4a	-22.5	16.4a	16.8a	+2.4	2.0a	2.2a	+10.0	7.6a	6.9b
Mean	91.5a	80.4b	-12.1	24.7a	21.2b	-14.2	14.5a	15.1a	+4.1	2.1a	2.1a	0.0	6.3a	6.1a

Means followed by the same lower case letter within the same line are not significantly different (Newman-Keuls test, $p < 0.05$).. Means of 10 plants per genotype are shown. Variations are calculated between the two treatments with respect to control.

NbDetA: number of determined axes; L_LA: length of the long axes; NbMet_LA: number of metamers on the long axes; AngLA/Cord: branching angle of the cord of the long axes in relation to the vertical axis; SD: shape descriptor

Table 6 | Mean of four architectural variables and of descriptor of shape measured on control plants (C) and plants subjected to a water restriction treatment (T) of five rose genotypes tested in GIE.

Cultivar	NbDetA			L_LA (cm)			NbMet_LA			AngLA/Cord			SD	
	C	T	Dif (%)	C	T	Dif (%)	C	T	Dif (%)	C	T	Dif (%)	C	T
'Baipome'	197.7a	62.2b	-68.5	37.9a	22.9b	-39.6	18.2a	10.8b	-40.7	3.1b	2.1a	-32.3	6.8b	8.1a
Hw336	75.4a	70.9b	-6.0	28.3a	25.5b	-9.9	12.9a	12.5a	-3.1	2.4a	2.4a	0.0	6.9b	7.5a
'Old Blush'	35.4a	24.7b	-30.2	30.8a	22.5b	-26.9	10.0a	8.1b	-19.0	1.9a	2.0a	+5.3	6.9a	6.6a
'Perle d'Or'	29.9a	24.2b	-19.1	21.2a	19.9a	-6.1	10.5a	7.5b	-28.6	2.2b	1.9a	-13.6	6.2a	6.2a
'The Fairy'	215.7a	99.5b	-53.9	35.8a	23.8b	-33.5	17.5a	18.1a	+3.4	3.4b	2.0a	-41.2	6.1b	8.8a
Mean	110.8a	56.3b	-49.2	30.8a	22.9b	-25.6	13.8a	11.4b	-17.4	2.6b	2.1a	-19.2	7.4a	6.6b

Means followed by the same lower case letter within the same line are not significantly different (Newman-Keuls test, $p < 0.5$). Means of 10 plants per genotype are shown. Variations are calculated between the two treatments with respect to control.

NbDetA: number of determined axes; L_LA: length of the long axes; NbMet_LA: number of metamers on the long axes; AngLA/Cord: branching angle of the cord of the long axes in relation to the vertical axis; SD: shape descriptor

Discussion

The four architectural variables and the UPOV shape descriptor used in this study allowed us to distinguish between five cultivars, as was previously shown by Crespel et al. (2013), with the most extreme values attributed to 'Old Blush' for the upright form and to 'The Fairy' for the ground cover. A strong station effect was revealed for all of the stations, with generally weaker growth and branching for the STEPP station. Therefore, the plants grown at the STEPP station have approximately twice as few axes as those grown at the AREX and the GIE stations, with a length difference of these axes of approximately 16% et 33%, respectively. The greater length of the axes for plants at the GIE station accentuated their arching and led to a more ground cover-oriented architecture, corresponding to the highest UPOV descriptor value. Growth differences in plants between the AREX and the GIE stations are much less pronounced, with a difference of approximately 17% for the number of axes and of 20% for their length.

This lower growth rate for plants at the STEPP station can be partially explained by a lower temperature sum received by plants during growth, with a difference of 22.3% and of 21.1%, compared to GIE and AREX, respectively.

For Experiment 1 (PCF), the only significant effect of the photoselective cover film was revealed for AngLA/Cord and SD, but the differences compared to control plants were very low (< 7%). From a biological point of view, the use of the photoselective cover film Solatrol® can be considered as having no effect on the architecture of the bush rose cultivars used in this study. Analysis of the light spectrum measured under the two types of film showed that the irradiance differences in the PAR, the blue and the light red were weak (< 9%), whereas they reached 32.5% in the far red. However, this strong absorption of the far-red by the Solatrol® film is not sufficient to modify the rose architecture. Similar results were observed by Cerny et al. (2003) for the rose cultivar 'Cherry Cupido' cultivated under a photoselective cover film, with light absorption characteristics close to those of the Solatrol® film. These results contradict those obtained for other species such as chrysanthemum for which the far-red absorption led to a significant reduction in the elongation of the axes, the effect desired for plants grown in pots (Cerny et al., 2003; Stapel et al., 2007).

For Experiment 2 (MS), a strong mechanical stimulation effect was observed for L_LA, with an average difference of 14.2% compared to the control plants, and reaching 22.8% for 'The Fairy'. An exception was observed for the cultivar 'Perle d'Or' for which no difference was observed. These results are consistent with those obtained by Morel et al. (2012) on rose, as well as on numerous other horticultural species submitted to comparable mechanical stimulations (Autio et al., 1994; Fontana et al., 2003; Garner and Langton, 1997). A mechanical stimulation effect was also revealed for NbDetA, with an average reduction of -12.1%, but that reached -17.8% for 'The Fairy'. These

results are also in agreement with those obtained by Morel et al. (2012) on rose, with an overall reduction of -15% of the number of axes, but with a doubling of the basitome branching. These differences observed on the architecture of the plants did not have a significant impact on the qualitative descriptor SD, with the exception of 'The Fairy' for which the mechanical stimulation led to a more compact form. This cultivar was therefore the one that responded the most to mechanical stimulation. This greater plasticity was already observed for this cultivar in other experimental conditions by Crespel et al. (2014) and Li-Marchetti et al. (2015).

For Experiment 3 (WR), a strong water restriction effect was observed for all of the variables measured, particularly for NbDetA and L_LA, with a reduction of -49.2% and -25.6%, respectively. Similar results were obtained by Cai et al. (2012) on rose, with a decrease in the number of flowering axes of -37.1% for plants submitted to alternating wetting and drying cycles, until wilting occurs. Under continuous stress conditions corresponding to a decrease of half of the irrigation volume of control plants, a reduction in the number of flowering axes and of their length of -39.0% and -22.8%, respectively, was also observed by Sotelo-Cuitiva et al. (2011). A strong effect was also observed in our study for AngLA/Cord, with a straightening out of the axes, probably due to the weaker load born by these axes subsequent to the decrease in branching and axis length. This hypothesis was already suggested by Crespel et al. (2014) and Li-Marchetti et al. (2015) for rose. These strong architectural differences due to water restriction result in a different plant architecture, with a more upright bearing. As has already been observed for mechanical stimulation, 'The Fairy' is one of the cultivars whose response to water restriction is the most pronounced. Nevertheless, 'Baipome' also turned out to be very plastic.

These experiments made it possible to evaluate the performance of three cultivation techniques capable of modifying the architecture of bush rose. It is clearly evident that water restriction was the most effective, followed by mechanical stimulation; the use of a photoselective cover film turned out to be disappointing. The intensity of the effects observed were nevertheless highly dependent on the cultivar, some expressing a stronger response, like 'The Fairy', in contrast to Hw336, highlighting a strong GxE interaction. The use of these techniques as alternatives to chemical growth regulators for the purpose of obtaining compact and branched plants must be evaluated on the basis of these results. Like growth regulators, these techniques make it possible to control the architecture of the plants so that they can be commercialized in agreement with market expectations (esthetic aspect, ease of transport and shelf stocking). Moreover, they make it possible to limit the dwarfing effect over time, allowing the plants to return to normal growth after purchase.

Acknowledgments

The authors would like to thank Anne Pennaneac'h, Loïc Iffat, and Alain Ferre for their active participation in this project as well as INEM, team in charge of the experimental station. We also thank Gail Wagman for the English translation of this article.

References

- Astredhor. 2009. Développement d'une gamme d'espèces ligneuses à fleurs pour les balcons et terrasses. 1ère éd. Astredhor, Paris, 142p.
- Autio, J., I. Voipio, and T. Koivunen. 1994. Responses of aster, dusty miller, and petunia seedlings to daily exposure to mechanical stress. *Hortscience* 29:1449-1452.
- Cai, X.Y., T. Starman, G.H. Niu, C. Hall, and L. Lombardini. 2012. Response of selected garden roses to drought stress. *Hortscience* 47:1050-1055.
- Cerny, T.A., J.E. Faust, D.R. Layne, and N.C. Rajapakse. 2003. Influence of photoselective films and growing season on stem growth and flowering of six plant species. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 128:486-491.
- Cockshull, K.E., F.A. Langton, and C.R.J. Cave. 1995. Differential effects of different DIF treatments on chrysanthemum and poinsettia. *Acta Hort.* 378:15-25.
- Crespel, L., M. Chirollet, C.E. Durel, D. Zhang, J. Meynet, and S. Guzin. 2002. Mapping of qualitative and quantitative phenotypic traits in *Rosa* using AFLP markers. *Theor. Appl. Genet.* 105:1207-1214.
- Crespel, L., C. Le Bras, D. Relion, and P. Morel. 2014. Genotype x year interaction and broad-sense heritability of architectural characteristics in rose bush. *Plant Breed.* 133:412-418.
- Crespel, L., M. Sigogne, N. Dones, D. Relion, and P. Morel. 2013. Identification of relevant morphological, topological and geometrical variables to characterize the architecture of rose bushes in relation to plant shape. *Euphytica* 191:129-140.
- Demotes-Mainard, S., L. Huche-Thelier, P. Morel, R. Boumaza, V. Guerin, and S. Sakr. 2013. Temporary water restriction or light intensity limitation promotes branching in rose bush. *Sci. Hortic.* 150:432-440.
- Fontana, E., S. Nicola, J. Hoeberechts, D. Saglietti, G. Piovano, I. Amprimo, G. Bassetti, G. Bozzano, A. Crotti, and F. Gualco. 2003. Application of brushing to control plant growth in greenhouse. II. Results on carnation bedding plants. *Italus Hort.* 10:95-98.
- Garner, L.C. and F.A. Langton. 1997. Brushing pansy (*Viola tricolor* L.) transplants: a flexible, effective method for controlling plant size. *Sci. Hortic.* 70:187-195.
- Heins, R.D., B. Liu, and E.S. Runkle. 2000. Regulation of crop growth and development based on environmental factors. *Acta Hort.* 513:17-26.
- Li-Marchetti, C., C. Le Bras, D. Relion, S. Citerne, L. Huche-Thelier, S. Sakr, P. Morel, and L. Crespel. 2015. Genotypic differences in architectural and physiological responses to water restriction in rose bush. *Front. Plant Sci.* 6:14.
- Morel, P. 2001. Growth control of *Hydrangea macrophylla* through water restriction. *Acta Hort.* 548:51-58.
- Morel, P., L. Crespel, G. Galopin, and B. Moulia. 2012. Effect of mechanical stimulation on the growth and branching of garden rose. *Sci. Hortic.* 135:59-64.

- Morel, P., G. Galopin, and N. Dones. 2009. Using architectural analysis to compare the shape of two hybrid tea rose genotypes. *Sci. Hortic.* 120:391-398.
- Morel, P., M. Loiseau, J. Granger, J.C. Laury, and S. Chaigneau. 1993. Contrôler la croissance des plantes par les alternances de températures: mythe ou réalité? *PHM Revue Horticole*, 337: 63-69.
- Rajapakse, N.C. and J.W. Kelly. 1994. Influence of spectral filters on growth and postharvest quality of potted miniature roses. *Sci. Hortic.* 56:245-255.
- Sotelo-Cuitiva, Y.M., H. Restrepo-Diaz, A. Garcia-Castro, A. Ramirez-Godoy, and V.J. Florez-Roncancio. 2011. Effect of kaolin film particle applications (Surround WP) and water deficit on physiological characteristics in rose cut plants (Rose spp. L.). *Am. J. Plant Sci.* 2:354-358.
- Stapel, O., L. Beunel, A. Ferre, and M. Younsi. 2007. Light filters for regulating the growth of plants under shade. *PHM Revue Horticole* 496:18-26.
- UPOV. 2010. Guidelines for the conduct of tests for distinctness, homogeneity and stability; rose, *Rosa* L. <http://www.upov.int/edocs/tgdocs/en/tg011.pdf>. Accessed 15 November 2015.

Genotypic Differences in Architectural and Physiological Responses to Water Restriction in Rose Bush

Camille Li-Marchetti^{1,2}, Camille Le Bras², Daniel Relion², Sylvie Citerne³, Lydie Huché-Thélier⁴
Soulaiman Sakr^{2§}, Philippe Morel^{4§} & Laurent Crespel^{2*§}

Running title: Genotypic responses to water restriction in rose

¹ASTREDHOR, Institut technique de l'horticulture, Paris, France,

²Agrocampus Ouest, Unité Mixte de Recherche 1345, Institut de Recherche en Horticulture et Semences (INRA-Agrocampus Ouest-Université d'Angers), Angers, France

³INRA, Institut Jean-Pierre Bourgin Centre de Versailles-Grignon, Unité Mixte de Recherche 1318 (INRA-Agro-ParisTech-CNRS), Versailles, France.

⁴INRA, Unité Mixte de Recherche 1345, Institut de Recherche en Horticulture et Semences, (INRA-Agrocampus Ouest-Université d'Angers), Beaucouzé, France

[§] authors contributed equally to this manuscript

Correspondence:

Dr. Laurent Crespel

Agrocampus Ouest

Unité Mixte de Recherche 1345, Institut de Recherche en Horticulture et Semences (INRA-Agrocampus Ouest-Université d'Angers), SFR 149 QUASAV

2 rue André Le Nôtre

49045, Angers cedex 01, France

+(33)241225429

Abstract

The shape and, therefore, the architecture of the plant are dependent on genetic and environmental factors such as water supply. The architecture determines the visual quality, a key criterion underlying the decision to purchase an ornamental potted plant. The aim of this study was to analyze genotypic responses of eight rose bush cultivars to alternation of water restriction and re-watering periods, with soil water potential of -20 and -10 kPa respectively. Responses were evaluated at the

architectural level through 3D digitalization using six architectural variables and at the physiological level by measuring stomatal conductance, water content, hormones [abscisic acid (ABA), auxin, cytokinins, jasmonic acid and salicylic acid (SA)], sugars (sucrose, fructose and glucose) and proline. Highly significant genotype and watering effects were revealed for all the architectural variables measured, as well as genotype x watering interaction, with three distinct genotypic architectural responses to water restriction - weak, moderate and strong - represented by Hw336, 'Baipome' and 'The Fairy', respectively. The physiological analysis explained, at least in part, the more moderate architectural response of 'Baipome' compared to 'The Fairy', but not that of Hw336 which is an interspecific hybrid. Such physiological responses could be related to: (i) the maintenance of the stimulation of budbreak and photosynthetic activity in 'Baipome' during water restriction periods due to a higher concentration in conjugated cytokinins (cCK) and to a lower concentration in SA; (ii) a better resumption of budbreak during the re-watering periods due to a lower concentration in ABA during this period. When associated with the six architectural descriptors, cCK, SA and ABA, which explained the genotypic differences in this study, could be used as selection criteria for breeding programs aimed at improving plant shape and tolerance to water restriction.

Keywords

Architectural analysis, genotype x environment interaction, *Rosa*, water restriction tolerance, hormones

Introduction

The shape of a plant and, therefore, its architecture determine its visual quality, a key criterion underlying the decision to purchase an ornamental potted plant. It is also a key factor in terms of yield, i.e., the number of floral stems for a cut flower (Kool 1996). Plant architecture is the result of the positioning of aerial organs in space according to organization rules specific to each species. It depends on two processes, growth and branching, which are controlled by genetic and environmental factors, including the quantity and quality of light (Kawamura and Takeda 2002; Niinemets and Lukjanova 2003; Evers et al., 2006; Girault et al., 2008; Rameau et al., 2015), temperature (Khayat and Zieslin 1982; Battey 2000) as well as water supply (Cameron et al., 2006; Burnett and van Iersel 2008; Demotes-Mainard et al., 2013; Huché-Thélier et al., 2013). Climate forecast models consider an average global rise in temperature of approximately 2°C between now and 2100, accompanied by an increase in the frequency of heat waves and droughts (IPCC, fifth assessment, 2013).

There are many plant responses to water deficit (Chaves and Oliveira 2004; Kooyers et al., 2015). They can be characterized by morphological and therefore, architectural modifications which could be explained by physiological adjustments. At the morphological level, water deficit can lead to a reallocation of the biomass and, therefore, a modification of the size of different organs, with an inhibition of stem growth, inhibition of root growth, and a decrease in the leaf surface (Chaves and Oliveira 2004; Jaleel et al., 2008; Niu and Rodriguez 2009). At the physiological level, these responses are mediated, among other things, by changes in hormonal balances (Peleg and Blumwald 2011). Therefore, an increase in the concentration of abscisic acid (ABA) is observed, leading to stomatal closure to reduce water losses in the plant due to transpiration (Wilkinson and Davies 2002; Acharya and Assmann 2009). In addition to ABA, other hormones are also involved in the plant's responses to water deficit, including cytokinins (CKs; Ha et al., 2012), salicylic acid (SA; Horvath et al., 2007) and jasmonic acid (JA; Brossa et al., 2011). Responses to water deficit may also give rise to the synthesis of osmoprotectors such as proline (Delauney and Verma 1993; Maggio et al., 2002), osmoregulators such as soluble sugars (Watanabe et al., 2000) and photosynthetic adjustments (Flexas and Medrano 2002). Responses within the same species can vary from one genotype to another, as has already been shown for cereal species: wheat (Moinuddin et al., 2005), barley (Rizza et al., 2004) and soybean (Hufstetler et al., 2007). More recently, Granda et al. (2014) revealed two responses among nine clones (i.e cultivars in horticulture) of *Eucalyptus globulus* submitted to water stress. One was characterized by the implementation of mechanisms aimed at maintaining a high water content, accompanied by a reduction in plant growth, whereas the other was characterized by a reduced water content, osmotic adjustments and an increase in growth.

Few studies have focused on the effect of a water deficit on plant architecture. For example, to assess the effect of a water deficit on plant architecture, the length and/or the diameter of the stems were measured for *E. globulus*, *Pinus sylvestris* and *Catharanthus roseus* (Jaleel et al., 2008; Pearson et al., 2013; Granda et al., 2014), and the number of metamers, the number and length of stems were measured for *Cotinus coggyria* and *Forsythia x intermedia* (Cameron et al., 2006; Cameron et al., 2008).

The phenotyping of plant architecture is long and laborious. It can be broken into architectural components: axes and metamers, where a metamer is the unit formed by an internode, a node, its axillary bud and a leaf (White 1979). These components can be described by architectural variables: morphologically (length, diameter, etc.), topologically (order of branching, etc.) and geometrically (branching angle, etc.; Godin et al., 1999a). This architectural analysis was first applied to trees such as walnut (Barthélémy et al., 1995) and birch (Caraglio 1996), and more recently to rose by Morel et al. (2009) and Crespel et al. (2013). According to Crespel et al. (2013), six variables were necessary and sufficient to describe the architecture and its variation in rose (Fig. 1).

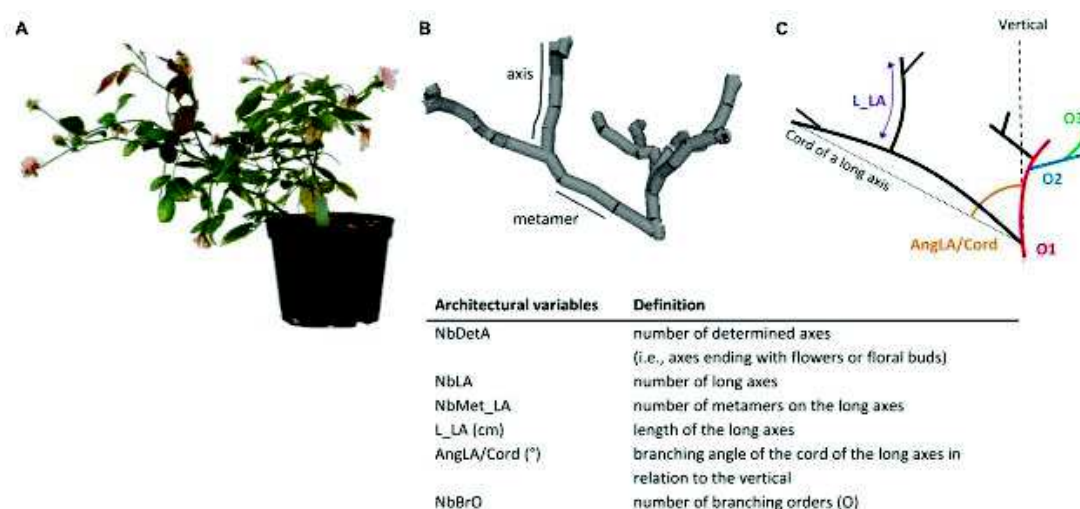


FIGURE 1 | Plant photography before phenotyping by 3D digitalization (A); plant architecture with two components (metamer and axis; B); simplified representation with three branching orders: Order 1 (O1), Order 2 (O2), and Order 3 (O3; C).

Available studies on the effect of water deficit on rose are marked by a limited number of genotypes (ranging from 1 to 4 depending on study), phenotypic variables (dry weight of stems, leaves and roots, number of flowers and buds, flower development), and physiological variables (water content, gas exchanges, chlorophyll fluorescence, carbohydrate content, ion content, proline content, malondialdehyde content, superoxide dismutase and ascorbate peroxidase activities) (Williams et al., 2000; Jin et al., 2006; Bolla et al., 2009; Niu and Rodriguez 2009; Cai et al., 2012). Different responses were observed between genotypes. Nevertheless, no measurement was made to assess the effect of water deficit on plant architecture.

The aim of our study was to assess genotypic responses to the application of an alternation of water restriction periods and re-watering periods on the architecture of plants aged from 5 to 6 months, for eight rose genotypes with contrasted shapes. The architecture of the plants was characterized on the basis of six variables defined by Crespel et al. (2013). In order to explain the architectural differences revealed between genotypes, a physiological analysis that included the measurement of stomatal conductance, water content and contents in hormones, sugars and proline was carried out.

Improving our knowledge of genotypic responses to water deficit is a first step towards a better characterization of genitors for breeding programs, aiming to the creation of cultivars that are tolerant to water restriction without significant effect on plant shape.

Materials and Methods

Plant material

Five bush roses cultivars with contrasting shapes ranging from spreading to upright were initially chosen: 'Baipome' Pink Gnome[®], 'Blush Noisette', 'Old Blush', 'Perle d'Or' and 'The Fairy', in addition to three hybrids with intermediate shapes, Hw20, Hw154 and Hw336. The latter are derived from a cross between a dihaploid of *Rosa hybrida* L. H190 and a hybrid of *R. wichurana* Crép. (Crespel et al., 2002).

Experimental conditions

Plants were obtained from cuttings of 10-month-old plants grown in pots in the experimental facilities of the IRHS (French Research Institute on Horticulture and Seeds) in Angers. Cuttings consisted of a single metamer from the median zone of the stems. Cuttings were taken in January and planted in plugs (diameter: 35 mm; height: 40 mm) composed of a non-woven fabric containing a mixture of fine peat and perlite. They were placed under a plastic tunnel in a greenhouse for rooting. The average temperature was 18°C at night and 22°C during the day, and the relative humidity was maintained at saturation by a fine mist humidifier. After five weeks, the plants were planted in 0.5-L pots and then in 2-L pots a month later. The experiment was conducted in a greenhouse on 4.5-m² benches equipped with a nutrient solution tank, with one cultivar per bench and 60 plants per cultivar. The soil water potential was measured by a tensiometer and sub-irrigation was triggered when a defined threshold was reached. Mineral nutrition was provided by fertilization with a liquid fertilizer (N-P₂O₅-K₂O, 3:2:6, pH=6.5, electro-conductivity=1.2 mS.cm⁻¹). Minimum air temperature was maintained at 18°C, with aeration at 20°C. Relative humidity was maintained at 70%. No complementary lighting was applied. For each cultivar, plants were randomly divided into two batches: a control treatment, characterized by water comfort, and a water restriction (WR) treatment, each one composed of 30 plants.

Water restriction experiment

For the control treatment, the soil water potential was maintained at -10 kPa throughout the experiment. For the WR treatment, plants were subjected to two successive water restriction periods (WRPs) of 14 days each, WRP1 and WRP2, respectively (Fig. 2). During these two WRPs, the soil water potential was maintained at -20 kPa by manual watering. WRP1 was applied when the floral

bud of the order 1 axis became visible (VFB1), and WRP2 when the floral buds of the order 2 axes were visible (VFB2). Since the beginning of the WRP depends on the phenological stage, WRP were not necessarily synchronized between cultivars. After each WRP, plants were well-watered [corresponding to well-watered periods (WWPs)] at a soil water potential of -10 kPa, WWP1 and WWP2, respectively. For each treatment and cultivar, the soil water potential was measured by a tensiometer and sub-irrigation was triggered when a defined threshold was reached. The soil water potential, alternation of WRP/WWP and the duration were chosen according to a previous study made by Demotes-Mainard et al. (2013) on rose.

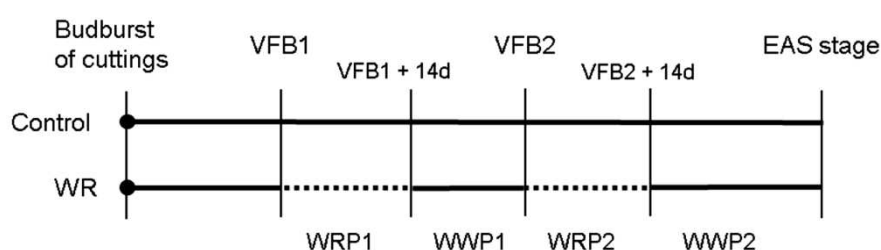


FIGURE 2 | Application of the water restriction (WR) treatment based on developmental stage of the primary axis [bud burst of the rooted cutting, visible flower bud of the order 1 axis (VFB1), visible flower bud of the order 2 axes (VFB2) and elementary architectural structure (EAS) stage]. 14-days (14d) periods of water restriction (WRP1 and WRP2) are indicated by dotted lines and periods of re-watering (WWP1 and WWP2) by continuous lines.

Architectural measurements

Plant architecture is characterized by two architectural components, the axis and the metamer. Each component was described by architectural variables: morphologically (length, diameter, etc.), topologically (order of branching, etc.) and geometrically (branching angle, etc.). Two types of axes can be distinguished in roses, short axes that are composed of 1-4 metamers, and long axes that are composed of five metamers or more (Morel et al., 2009). The architectural analysis was carried out at the plant and axis scales, based on six architectural variables that previously proved to be sufficient to describe the plant architecture (Crespel et al., 2013): (i) at the plant scale, the number of determined axes (i.e., axes ending with flowers or floral buds; NbDetA) and the number of long axes (NbLA); (ii) at the axis scale, the number of metamers on the long axes (NbMet_LA), the length of the long axes (L_LA), the branching angle of the cord of the long axes in relation to the vertical axis (AngLA/Cord), and the number of branching orders (NbBrO; Fig. 1).

Architectural measurements were performed at the elementary architectural structure (EAS) stage (Crespel et al., 2013) and took place from 21 May to 8 July 2013. Plants that had reached this stage were stored for no longer than one week at 2°C in a dark cold chamber in order to prevent their growth and branching (Girault et al., 2008, Djenane et al., 2014) and avoid any experimental bias. Ten plants per cultivar for each treatment were randomly chosen and defoliated. Architectural measurements were carried out using a Fastrack digitizer (Polhemus, Colchester, VT, USA) and data were recorded using PiafDigit software (Donès et al., 2006). This software makes it possible to both store measurements made at the two observation scales and to construct a 3D real-time representation of the plant architecture. Data are coded in MTG (multi-scale tree graph) format (Godin and Caraglio 1998). Variables were extracted from these data using AMAPmod software (Godin et al., 1999b).

Architectural data analysis

All the data were subjected to a two-way analysis of variance (ANOVA) to determine genotype and watering effects and their interaction. Multiple comparisons of means (Newman-Keuls test) were performed. Differences with $p < 0.05$ were considered to be significant. Data analyses were carried out using R 3.0.2 software. The percentages of the differences between WR-treated plants and the control for each architectural variable were calculated and summed as absolute values. Each value was then normalized by dividing by the value corresponding to the least responsive genotype, Hw336. The intensity of the architectural response to water restriction of each genotype was then assessed based on these ratios.

Physiological measurements

Among the eight genotypes used of architectural analysis, three cultivars were selected for the physiological characterization: 'Baipome', Hw336 and 'The Fairy' since they were representative of the three different intensities of architectural responses observed in this study (see Results). Thirteen water stress-related variables were measured as described below.

Stomatal conductance (g_s)

Stomatal conductance (g_s) was measured *in situ* every 2 days from the onset of WRP1 to 15 days after the beginning of WWP2 using a porometer (AP4, Delta-T Devices, Cambridge, UK) for the WR-treated plants. g_s was measured at mid-morning on the two youngest completely developed leaves

of five plants per cultivar and treatment. Microscopic observations were carried out on the upper and lower surfaces of the leaves. Since no stomata were found on the upper surface, all the measurements were made on the lower surface. For the control plants, measurements were made at the same time as for WR-treated plants to avoid experimental bias due to environment effect. g_s was thus considered as a qualitative water stress-related indicator for each cultivar independently of the others.

Water stress-related indicators

For each water stress-related indicator, measurements were carried out throughout the experiment as follows (Fig. 2):

- the last day of WRP1 and WRP2;
- the last day of WWP1;
- 15 days (sufficient duration for recovery) after the beginning of WWP2.

For the control plants, measurements were made at the same time as WR-treated plants.

Relative water content (RWC)

Two of the youngest completely developed leaves were randomly collected from three plants per cultivar and treatment. Two 1-cm-diameter foliar discs per leaf were weighed immediately after sampling to determine fresh mass. The discs were placed in distilled water and kept in the dark at 4°C for 12 hours and then re-weighed to record turgid weight. Dry mass was weighed after lyophilization of the foliar discs. Relative water content (RWC) was calculated as follows:

$$RWC = ((\text{fresh weight} - \text{dry weight}) / (\text{turgid weight} - \text{dry weight})) * 100$$

After collection of foliar discs, the remains were immediately frozen in liquid nitrogen and kept at -80°C. They were then lyophilized and ground into a fine dust, which was thereafter used for analysis of hormone, sugar and proline content.

Hormone content

For each sample, 10 mg of freeze-dried powder were extracted with 0.8 mL of acetone/water/acetic acid (80/19/1 v:v:v). ABA, SA, JA and indole-3-acetic acid (IAA) stable labeled isotopes used as internal standards were prepared as described in Le Roux et al. (2014). Two ng of each standard were

added to the sample. For CKs, 10 stable labeled isotopes were used as internal standards and added as follows: 1 ng of $^2\text{H}_5$ -t-Z7G (*trans*-zeatin-7-glucoside), 1 ng of $^2\text{H}_5$ -t-Z9G (*trans*-zeatin-9-glucoside), 1 ng of $^2\text{H}_5$ -t-ZOG (*trans*-zeatin O-glucoside), 1 ng of ^{15}N -t-Z (*trans*-zeatin), 1 ng of $^2\text{H}_5$ -t-ZROG (*trans*-zeatin riboside O-glucoside), 1 ng of $^2\text{H}_5$ -t-ZR (*trans*-zeatin riboside), 1 ng of $^2\text{H}_6$ -iPRMP (isopentenyl adenosine monophosphate), 1 ng of $^2\text{H}_6$ -iP (isopentenyl adenine), 1 ng of $^2\text{H}_5$ -t-ZRMP (*trans*-zeatin riboside monophosphate), 0.1 ng of ^{15}N -iPR (isopentenyl adenosine). The extract was vigorously shaken for 1 min, sonicated for 1 min at 25 Hz, shaken for 10 minutes at 4°C in a Thermomixer (Eppendorf®), and then centrifuged (8,000 g, 4°C, 10 min). The supernatants were collected and the pellets were re-extracted twice with 0.4 mL of the same extraction solution, then vigorously shaken (1 min) and sonicated (1 min; 25 Hz). After the centrifugations, the three supernatants were pooled and dried (final volume: 1.6 mL).

Each dry extract was dissolved in 140 µL of acetonitrile/water (50/50 v/v), filtered and analyzed using a Waters Acquity Ultra-Performance Liquid Chromatograph coupled to a Waters Xevo Triple quadrupole mass spectrometer (UPLC-ESI-MS/MS). The compounds were separated on a reverse-phase column (Uptisphere C18 UP3HDO, 100*2.1 mm*3 µm particle size; Interchim, France) using a flow rate of 0.4 mL min⁻¹ and a binary gradient: (A) 0.1% acetic acid in water (v/v); and (B) acetonitrile with 0.1% acetic acid. For CKs, the solvent gradient was applied as follows: (time, % A): (0 min., 95%), (12 min., 40%), (13 min., 0%), (16 min., 95%); and the column temperature was 40°C. For ABA, SA, JA and IAA, we used the following binary gradient (time, % A): (0 min., 98%), (3 min., 70%), (7.5 min., 50%), (8.5 min., 5%), (9.6 min., 0%), (13.2 min., 98%), (15.7 min., 98%). Mass spectrometry was conducted in electrospray and Multiple Reaction Monitoring scanning mode (MRM mode), in positive ion mode for IAA, and in negative ion mode for the other hormones. Relevant instrumental parameters were set as follows: capillary 1.5 kV (negative mode), source block and desolvation gas temperatures of 130°C and 500°C, respectively. Nitrogen was used to assist the cone and desolvation (150 L h⁻¹ and 800 L h⁻¹, respectively), argon was used as the collision gas at a flow rate of 0.18 mL min⁻¹.

Samples were reconstituted in 140 µL of 50/50 acetonitrile/H₂O (v/v) *per* mL of injected volume. The limit of detection (LOD) and the limit of quantification (LOQ) were extrapolated for each hormone from calibration curves and samples using the Quantify module of MassLynx software, version 4.1.

Sugar content

Sucrose, glucose and fructose contents were determined by high-performance liquid chromatography (HPLC) using a Carbowpac PA-1 column (Dionex Corp., Sunnyvale, CA, USA), according to Vandecasteele et al. (2011). Ten mg of powder from each sample were homogenized with 1.3 mL

of 80% aqueous ethanol at 80°C for 30 min. They were then centrifuged at 5500 rpm for 5 min at 4°C. Supernatants were collected and the solvent was removed using a SpeedVac concentrator. Remaining pellets were re-suspended in 0.6 mL water. After appropriate dilution, extracts were analyzed along with standards (glucose: 10 mg L⁻¹; fructose: 10 mg L⁻¹; sucrose: 20 mg L⁻¹; raffinose: 40 mg L⁻¹; stachyose: 40 mg L⁻¹; melizitose: 40 mg L⁻¹).

Proline content

Proline content was determined by an acquity ultraperformance liquid chromatograph with diode array detection (UPLC-DAD system, Waters, Milford, MA, USA), according to Jubault et al. (2008). A methanol–chloroform–water-based extraction was performed on 10 mg of powder from each sample as described by Gravot et al. (2010). Each extract was dried under vacuum. Dry residues were resuspended in 50 µl of ultrapure water and 10 µl were used for the derivatization using the AccQ-Tag Ultra Derivatization Kit (Waters, Milford, MA, USA). 3-aminobutyric acid was used as the internal standard.

Physiological data analysis

Data collected were divided as follows: (A) data obtained at the end of WRP1 and WRP2 that characterize plant responses to water restriction; and (B) data obtained during WWP1 and WWP2 at least 15 days after the beginning of the re-watering, which characterize the recovery capacity of the plant. Each group of data was analyzed separately along with its corresponding control data. When using a large number of variables it is often not clear which ones are relevant and/or redundant to describe the observed variability. Therefore, data were first subjected to a principal component analysis (PCA) to select variables that (i) best explain the physiological variability and (ii) are the least correlated among themselves (Ky et al., 2013; Granda et al., 2014; Takahashi et al., 2014). PCA is a well-established dimensionality reduction method (Eklöv et al., 1999; Pagola et al., 2009; Verbanck et al., 2013) that makes it possible to describe a multidimensional dataset using a small number of variables while retaining as much information as possible. The reduction is achieved by transforming the original variables into a new set of independent continuous variables, referred to as the principal components (PCs).

The selected variables were subjected to a Kruskal-Wallis test to evaluate the genotype and watering effects and to a Mann-Whitney-Wilcoxon test for comparisons of means. Differences with $p < 0.05$ were considered to be significant. Data analyses were carried out using R 3.0.2 software.

Results

Genotype and watering effects and their interaction on plant architecture

Genotype and watering effects as well as their interaction (ANOVA) were significant for all the architectural variables measured.

For the watering effect, a significantly lower effect was revealed for WR-treated plants compared to control plants for all the variables (Table 1), with a difference of -34.2% for NbDetA, -19.8% for L_LA, -15.5% for AngLA/Cord, -6.7% for NbLA, -6.3% for NbBrO and -5.2% for NbMet_LA. For the genotype effect, the analysis revealed different groupings of genotypes depending on the variables (Table 1). For NbDetA, six groups were defined, with Hw154 and 'Perle d'Or' (group A) characterized by the lowest numbers (21.0 and 32.0 respectively) and 'Baipome' (group F) with the highest number of axes (273.9). For L_LA, four groups were found, with Hw154 (group A) characterized by the shortest long axes (14.3 cm) and 'Old Blush' and 'Blush Noisette' (group D) with the greatest length (21.9 and 22.0 cm respectively). For AngLA/Cord, five groups were determined, with Hw154 (group A) characterized by the smallest angle (52.0°) and 'Baipome' (group E) with the widest angle (89.2°). For NbLA, five groups were identified, with 'Perle d'Or' and Hw154 (group A) characterized by the lowest number of long axes (12.8 and 13.7 respectively) and 'Baipome' (group E) with the highest number (54.4). For NbBrO, three groups were distinguished, with Hw154, 'Perle d'Or' and 'Old Blush' (group A) characterized by the lowest order number (4.2, 4.2 and 4.3 respectively) and 'Baipome' and Hw336 (group C) by the highest order number (5.2). For NbMet_LA, five groups were established, with Hw154, 'Blush Noisette' and 'Old Blush' (group A) characterized by the lowest number of metamers on long axes (9.7, 9.9 and 10.0 respectively) and 'Baipome' (group E) with the highest number (14.2).

There was a strong interaction between genotype and watering for all the variables measured (Fig. 3). The interactions were due to different genotype response amplitudes for all variables and even significant opposite responses to WR treatment for NbDetA, NbMet_LA and NbLA. The extreme amplitudes were (for WR-treated plants compared to control plants): for NbDetA, -62.6% (Hw20) and +58.1% ('Perle d'Or'); for L_LA, -47.8% ('BlushNoisette') and -6.8% (Hw20); for AngLA/Cord, -29.2% ('The Fairy') and +1.2% (Hw336); for NbLA, -44.7% (Hw20) and +68.8% ('Blush Noisette'); for NbBrO, -15.4% (Hw20) and 0.0% ('Perle d'Or'); for NbMet_LA, -20.9% ('BlushNoisette') and +10.5% ('Old Blush').

The intensity of the architectural response to water restriction of each genotype allowed us to distinguish three groups (Fig. 4). Compared to Hw336 that only slightly responded, Hw154, 'Old Blush', 'Perle d'Or' and 'Baipome' had moderate responses (2 to 4-fold), and 'The Fairy', Hw20, and 'Blush Noisette' had the strongest responses (5 to 6-fold).

TABLE 1 | Means of six architectural variables measured on control plants and plants subjected to a water restriction treatment (WR) of eight rose genotypes.

Genotypes	NbDetA				L_LA (cm)				AngLA/Cord (°)			
	Control	WR	Mean	Variation (%)	Control	WR	Mean	Variation (%)	Control	WR	Mean	Variation (%)
'Baipome'	337.7	210.0	273.9 A	-37.8	23.5	18.3	20.9 AB	-22.1	99.2	79.3	89.2 A	-20.1
'Blush Noisette'	68.9	72.6	70.8 D	5.3	28.9	15.1	22.0 A	-47.8	86.4	66.2	76.3 C	-23.4
'The Fairy'	242.7	94.1	168.4 B	-61.2	21.8	18.2	20.0 BC	-16.5	98.6	69.8	84.2 B	-29.2
'Old Blush'	54.7	42.2	48.5 E	-22.9	23.6	20.2	21.9 A	-14.4	74.6	71.5	73.1 CD	-4.2
'Perle d'Or'	24.8	39.2	32.0 F	58.1	20.9	19.0	20.0 BC	-9.1	71.9	64.4	68.1 D	-10.4
Hw20	106.0	39.7	72.9 D	-62.6	19.1	17.8	18.4 C	-6.8	78.3	61.9	70.1 D	-20.9
Hw336	154.9	149.2	152.1 C	-3.7	20.0	17.6	18.7 C	-12.0	82.2	83.2	82.7 B	1.2
Hw154	23.0	19.0	21.0 F	-17.4	15.9	12.6	14.3 D	-20.8	54.5	49.5	52.0 E	-9.2
Mean	126.6 a	83.3 b		-34.2	21.7 a	17.4 b		-19.8	80.7 a	68.2 b		-15.5

Genotypes	NbLA				NbBrO				NbMet_LA			
	Control	WR	Mean	Variation (%)	Control	WR	Mean	Variation (%)	Control	WR	Mean	Variation (%)
'Baipome'	52.8	55.9	54.4 A	5.9	5.5	4.9	5.2 A	-10.9	14.8	13.5	14.2 A	-8.8
'Blush Noisette'	27.6	46.6	37.1 B	68.8	4.7	4.6	4.7 B	-2.1	11.0	8.7	9.9 E	-20.9
'The Fairy'	41.4	24.7	33.1 C	-40.3	4.8	4.2	4.5 BC	-12.5	13.2	13.0	13.1 B	-1.5
'Old Blush'	37.0	29.9	33.5 C	-19.2	4.4	4.1	4.3 C	-6.8	9.5	10.5	10.0 E	10.5
'Perle d'Or'	11.9	13.7	12.8 E	15.1	4.2	4.2	4.2 C	0.0	11.0	10.6	10.8 D	-3.6
Hw20	30.4	16.8	23.6 D	-44.7	5.2	4.4	4.8 B	-15.4	11.4	10.1	10.7 D	-11.4
Hw336	36.1	33.9	35.0 BC	-6.1	5.2	5.1	5.2 A	-1.9	11.9	11.4	11.6 C	-4.2
Hw154	14.1	13.2	13.7 E	-6.4	4.2	4.1	4.2 C	-2.4	10	9.5	9.7 E	-5.0
Mean	31.4 a	29.3 b		-6.7	4.8 a	4.5 b		-6.3	11.6 a	11 b		-5.2

Means followed by the same lowercase letter within the same line are not significantly different (Newman-Keuls test, $p < 0.05$). Means followed by the same uppercase letter within the same column are not significantly different (Newman-Keuls test, $p < 0.05$). Means of ten plants per genotype and watering treatment are shown. Variations are calculated between the two watering treatments with respect to control.

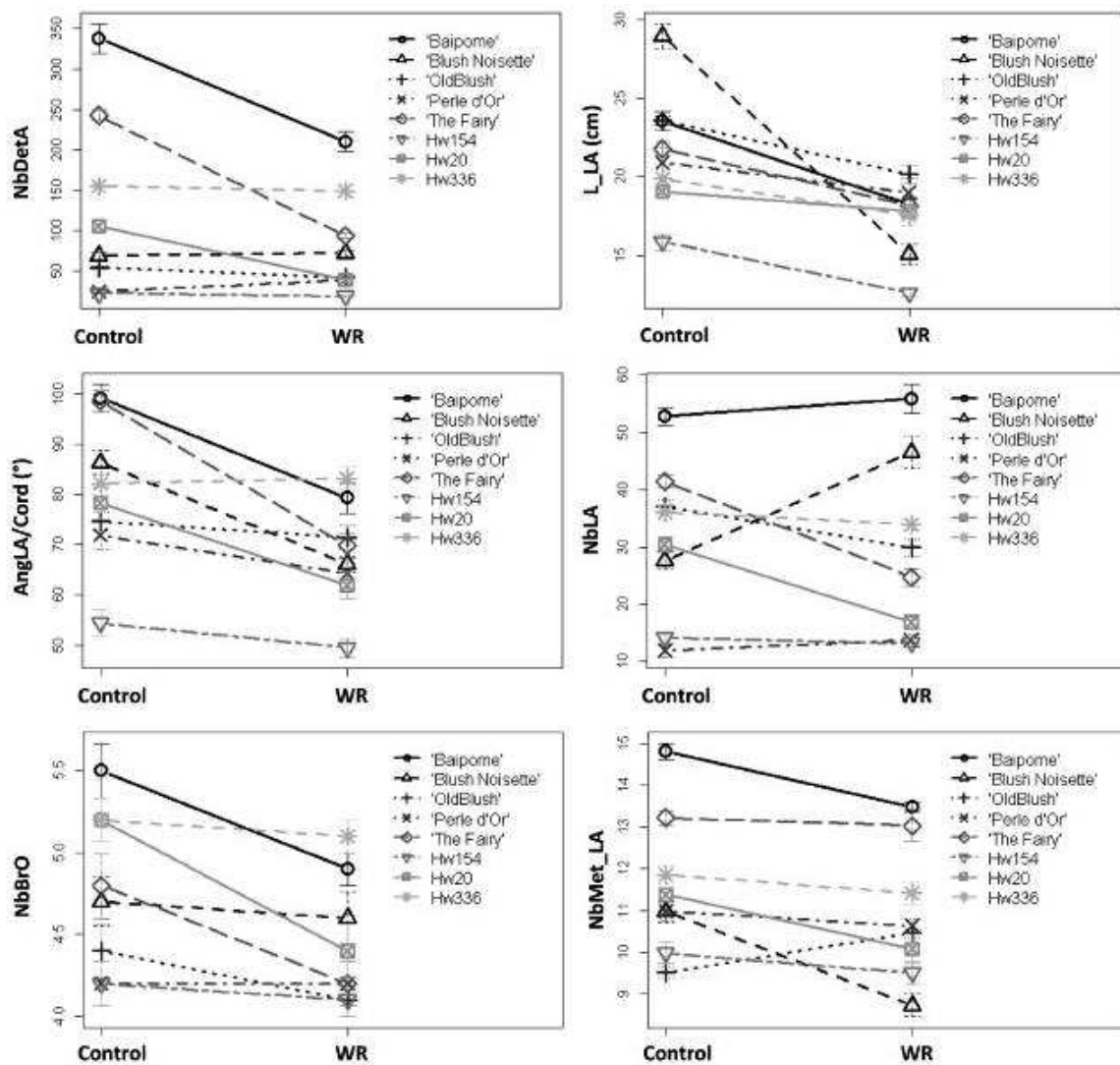


FIGURE 3 | Mean of six architectural variables measured on control plants and plants subjected to a water restriction (WR) treatment of eight rose genotypes. Mean and standard error (SE) of 10 plants per genotype and treatment are shown.

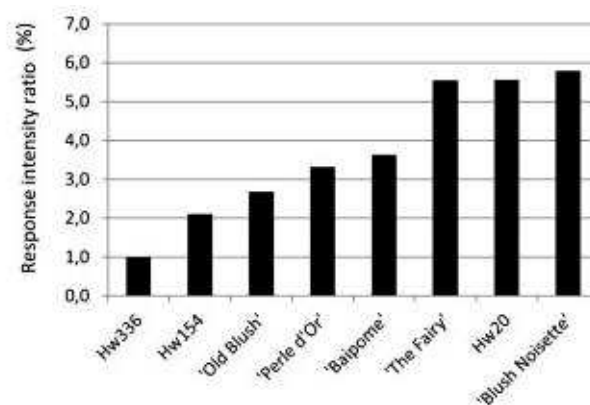


FIGURE 4 | Intensity of the architectural response per genotype.

Assessment of plant transpiration by stomatal conductance

For each genotype, g_s declined progressively as water restriction duration persisted whether in WRP1 or WRP2, compared to control plants. After 15 days of re-watering, g_s gradually went back up to the control values (Fig. 5).

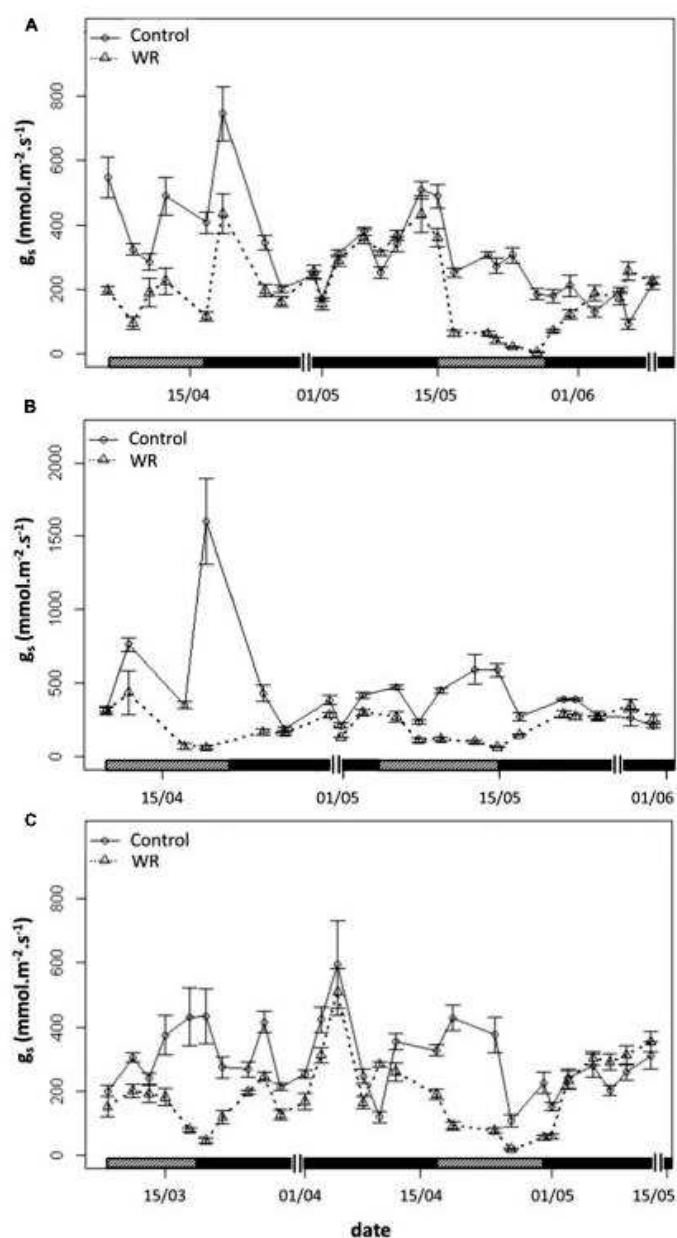


FIGURE 5 | Stomatal conductance (g_s) during water restriction (WRP) and re-watering (WWP) periods. All measurements were carried out on the two youngest leaves completely developed of control plants () and plants subjected to a WR treatment () for the three genotypes 'Baipome' (A), 'The Fairy' (B), and Hw336 (C). Hatched bars indicate WRP1 and WRP2 periods and closed bars indicate WWP1 and WWP2 periods. A double line (||) delimits the 15-days period after each re-watering. Mean and SE of five plants per genotype and treatment are shown.

Selecting the most relevant water stress-related variables

Twelve water stress-related variables were measured at the end of each WRP (dataset A) and at least 15 days after the beginning of each WWP (dataset B) for control plants and WR-treated plants. They were then subjected to a PCA (Fig. 6). For the analysis of dataset A, the first two PCs accounted for 32.0% and 22.7%, respectively, or 54.7% of the total variability. For the analysis of dataset B, the first two PCs accounted for 30.9% and 25.1%, or 56.0% of the total variability.

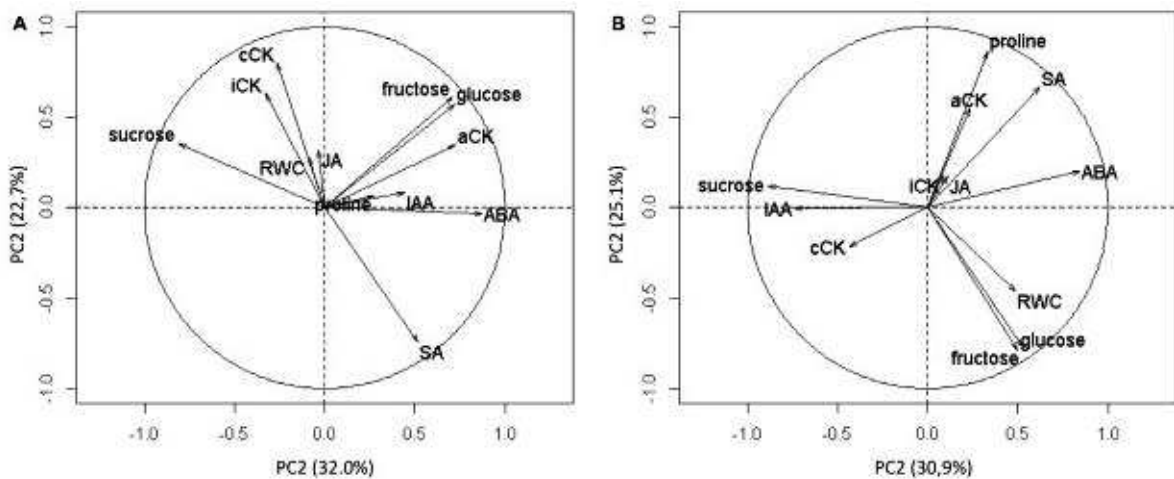


FIGURE 6 | Circles of correlations of the principal components 1 (PC1) and 2 (PC2) of the principal component analysis (PCA) built using 12 physiological variables. The variables were measured during WRP1 and WRP2 periods (A) and during WWP1 and WWP2 periods (B).

For each of the two analyses, relevant variables were selected based on one criterion: to contribute the most to the major component formation.

For the analysis of dataset A, ABA (19.6%) and sucrose (17.1%) were selected for PC1, and conjugated cytokinin (cCK) (21.4%), SA (18.3%) and intermediate cytokinin (iCK) (18.3%) were selected for PC2 (Table. 2). For the analysis of dataset B, ABA (20.2%) and sucrose (22.2%) were chosen for PC1, and proline (25.5%), glucose (19.2%) and fructose (18.7%) were chosen for PC2. Since glucose and fructose were highly correlated ($r = 0.99$) and thus gave redundant information, fructose was arbitrarily selected.

Therefore, the most explanatory variables of the observed variability for water restriction were ABA, sucrose, cCK, SA and iCK, and the ones best explaining the observed variability for re-watering were ABA, sucrose, fructose and proline.

The Kruskal-Wallis test showed no significant difference either between the two WRPs or between the two WWPs for these variables. Thus, data obtained within each group were pooled for further analyses.

TABLE 2 | Contribution of the 12 physiological variables to the formation of principal components (PC) 1 and 2 of the PCA of the datasets A (A) and B (B).

(A)	Variables	Contribution of variables (%)	
		PC1	PC2
	aCK	13.1	6.2
	iCK	2.0	18.2
	cCK	2.9	21.4
	sucrose	17.1	4.4
	glucose	14.0	10.4
	fructose	13.5	12.1
	ABA	19.6	0.0
	SA	7.7	18.3
	IAA	7.1	0.4
	JA	0.1	2.5
	RWC	0.8	5.1
	proline	2.3	1.0

(B)	Variables	Contribution of variables (%)	
		PC1	PC2
	aCK	2.1	9.1
	iCK	0.1	3.6
	cCK	6.2	0.5
	sucrose	22.2	0.1
	glucose	7.7	19.2
	fructose	8.5	18.7
	ABA	20.2	0.5
	SA	11.5	12.3
	IAA	13.3	0.0
	JA	0.1	3.2
	RWC	4.4	7.4
	proline	3.7	25.5

Selected variables are in bold.

Genotype and watering effect on selected water stress-related variables for WRP

A significant watering effect was shown for ABA content, with an increase in plants subjected to water restriction compared to control plants (+118.3%; Table 3). A significant increase of +154.5%, +115.0% and +106.7% for 'Baipome', Hw336 and 'The Fairy', respectively, was observed. However, no significant genotype effect was revealed for ABA content. Although standard deviations were high, a significant watering effect was shown for sucrose content, with a decrease in plants subjected to water restriction compared to control plants (-68.6%; Table 3). A significant decrease of -79.9%, -70.8% and -65.2% for Hw336, 'The Fairy' and 'Baipome', respectively, was observed. No significant genotype effect was shown for sucrose contents.

No significant watering effect was shown for SA content. However, a significant genotype effect was revealed, with a SA content three times higher for 'The Fairy' and Hw336 compared to 'Baipome'. Although no significant watering effect was shown for cCK content, a significant decrease was observed only for 'The Fairy' (-70.1%). A genotype effect was revealed, with a cCK content 2-3 times higher for 'Baipome' compared to 'The Fairy' and Hw336.

No significant watering and genotype effect was shown for iCK content.

Genotype and watering effect on selected water stress-related variables for WWP

No significant watering effect was shown for any of the selected variables (Table. 4). However, a significant genotype effect was revealed for ABA and proline contents. ABA content was two times higher in 'The Fairy' than in 'Baipome' and Hw336, and proline content was five times higher in 'The Fairy' and Hw336 than in 'Baipome'.

TABLE 3 | Absciscic acid (ABA), salicylic acid (SA), sucrose, conjugated cytokinin (cCK) and intermediate (iCK) mean contents of three genotypes ('Baipome', 'The Fairy' and Hw336) determined in control plants and treated-plants during water restriction periods (WRPs).

Genotypes	ABA (ng/mg DW)			SA (ng/mg DW)			sucrose (mg/L)			cCK (ng/g DW)			iCK (ng/g DW)		
	Control	WRP	Mean	Control	WRP	Mean	Control	WRP	Mean	Control	WRP	Mean	Control	WRP	Mean
'Baipome'	4.4 a	11.2 b	8.1 A	6.4 a	12.9 a	9.9 A	494.4 a	171.9 b	318.5 A	19.7 a	25.1 a	22.6 A	31.9 a	24.9 a	28.1 A
'The Fairy'	7.5 a	15.5 b	11.1 A	27.8 a	41.2 a	33.9 B	325.7 a	95.0 b	220.8 A	15.7 a	4.7 b	10.7 B	19.3 a	19.9 a	19.6 A
Hw336	6.0 a	12.9 b	9.4 A	26.6 a	34.5 a	30.6 B	210.1 a	42.3 b	126.3 A	8.2 a	6.3 a	7.2 B	24.1 a	19.0 a	21.7 A
Mean	6.0 a	13.1 b		20.7 a	28.5 a		342.4 a	107.4 b		14.6 a	12.8 a		24.7 a	21.5 a	

Means followed by the same lowercase letter within the same line are not significantly different (Wilcoxon test. $p < 0.05$).

Means followed by the same uppercase letter within the same column are not significantly different (Kruskal-Wallis test. $p < 0.05$). Means of three plants per genotype and watering treatment are shown.

DW: dry weight

TABLE 4 | Absciscic acid (ABA), sucrose, fructose and proline mean contents of three genotypes ('Baipome', 'The Fairy' and Hw336) determined in control plants and treated-plants during well-watered periods (WWPs).

Genotypes	ABA (ng/mg DW)			sucrose (mg/L)			fructose (mg/L)			proline (nmol/mg)		
	Control	WWP	Mean	Control	WWP	Mean	Control	WWP	Mean	Control	WWP	Mean
'Baipome'	4.7 a	6.1 a	5.4 A	278.2 a	271.1 a	274.7 A	408.5 a	280.4 a	344.5 A	1.4 a	1.3 a	1.3 A
'The Fairy'	11.7 a	9.9 a	10.8 B	60.7 a	136.2 a	98.4 A	401.2 a	203.0 a	302.1 A	7.5 a	5.6 a	6.6 B
Hw336	6.5 a	4.9 a	5.7 A	212.3 a	384.8 a	298.5 A	197.7 a	155.2 a	176.5 A	5.7 a	7.4 a	6.6 B
Mean	7.4 a	6.8 a		191.7 a	271.6 a		273.0 a	623.8 a		4.7 a	4.7 a	

Means followed by the same lowercase letter within the same line are not significantly different (Mann-Whitney-Wilcoxon test. $p < 0.05$).

Means followed by the same uppercase letter within the same column are not significantly different (Kruskal-Wallis test. $p < 0.05$). Means of three plants per genotypes and watering treatment are shown.

DW: dry weight

Discussion

We showed that the application of the alternation of restriction and re-watering periods led to a significant decrease for all of the architectural variables measured, indicating a strong impact of water supply on the control of plant architecture. This effect was particularly pronounced for L_LA (-19.8%). Similar observations were reported for *R. hybrida* 'Knock-Out', with a decrease in the length of order 1 axes of -13% for a WRP of 21 days, and -15% for a period of 35 days; the water potential of the substrate was -26 kPa (Demotes-Mainard et al., 2013). Similar results were obtained for other species, such as *C. roseus* (Jaleel et al., 2008), *C. coggyria* or *Forsythia x intermedia* (Cameron et al., 2006). The decrease of the length of long axes was mainly due to the decrease in the length of their own metamers since the watering effect on NbMet_LA was weak; the difference was less than one metamer between watering treatments. Similarly, Crespel et al. (2014) showed that NbMet_LA was stable when subjecting the same eight genotypes to different levels of cumulated radiation over two years. Likewise, the application of water restriction on *C. coggyria* and *Forsythia x intermedia* led to a significant decrease in the length of the metamers but had no effect on their number (Cameron et al., 2008).

Strong decrease in the number of axes (-34.2%) was also found following the application of water restriction. The same decrease was observed after the application of a 10-week water restriction (irrigation at 50% of evapotranspiration potential) in *Cornus alba* and *Lonicera periclymenum* (Cameron et al., 2006). Watering effect on NbLA was significant but weak (-6.7%). Morel et al. (2009) showed that the number of long axes decreases with the number of branching orders. Consequently, relatively few long axes were exposed to water restriction which was applied after budbreak on order 2 axes, i.e., at the time of formation of higher order axes. In our study, significant decreases in the number of determined axes were mainly observed for orders 3 and 4 (Supplementary Table S1), as reported in *R. hybrida* 'Radrazz' submitted to drought/re-watering cycles (Huché-Thélier et al., 2013).

The insertion angle of the cord of long axes decreased by -15.5%, revealed by the more upright bearing of plants subjected to water restriction than that of the control plants. This difference could be explained by the lower biomass load (stems and leaves) borne by the long axes, as was already observed in rose (Crespel et al., 2014) and in apricot (Alméras et al., 2004).

In general, the eight genotypes responded similarly to water restriction, with a decrease in the values of the different architectural variables. Nevertheless, a significant genotype x watering interaction was observed for the six architectural variables and was in large part due to the amplitudes of the different responses between genotypes.

The intensities of the architectural response made it possible to distinguish three groups: Hw336, which had a very low response to water restriction; Hw154, 'Old Blush', 'Perle d'Or' and 'Baipome', which had a moderate response; and 'The Fairy', Hw20 and 'Blush Noisette', which had a very strong response. Similarly, Crespel et al. (2014) showed that 'The Fairy' was one of the genotypes that responded the most to the quantity of radiation perceived by the plant, that 'Baipome' responded moderately, and that Hw336 responded very weakly, particularly for the variables AngLA/Cord and NbBrO. The weak response observed for Hw336 could be explained by its strong heterozygotic nature since Hw336 is an interspecific hybrid resulting from a cross between a dihaploid of cultivated rose and a hybrid of *R. wichurana* (Gillespie and Turelli 1989, Scheiner 1993). 'Baipome' is the product of a genetic breeding program to improve water deficit tolerance (Crespel, personal communication), which would explain its more moderate response compared to that of 'The Fairy'. A difference in the intensity of responses to a water deficit between four species (*R. hybrida* 'Dr. Huey', *R. x fortuniana*, *R. multiflora* and *R. x odorata*) of the genus *Rosa* was recently reported (Niu and Rodriguez 2009). However, this effect was assessed on plant growth using only four biomass variables and no architectural variables.

In order to explain the three different intensities of architectural responses between genotypes revealed by our study, a physiological analysis was carried out on 'The Fairy', 'Baipome' and Hw336, arbitrarily selected and representing each of the groups.

Differences were observed between water treatments for WRP and could be mainly explained by ABA and sucrose that contributed the most to the formation of PC1 of the PCA (32.0%). The concentration in ABA in the leaf doubled after the application of water restriction, which is in consistence with the findings of Giday et al. (2014) in potted roses and in other species such as *Mangifera indica* (Zaharah and Razi 2009), *E. globulus* (Granda et al., 2014) and *Vitis vinifera* (Stoll et al., 2000). Stomatal closure due to the accumulation of ABA in the leaf is one of the first responses of the plant to a water deficit (Jones and Mansfield 1970; Wilkinson and Davies 2002; Chaves et al., 2003; Tallman 2004) and could explain the decrease in g_s observed in our study. A significant drop in sucrose content (-68.6%) was also observed in the leaves. It could result from: (i) the decrease in the photosynthetic rate in relation to the drop in g_s (Chaves 1991; Lawlor and Cornic 2002); (ii) the stimulation of sucrose breakdown in the leaf under water deficit conditions (Keller and Ludlow 1993; Trouverie et al., 2003) leading to increased hexoses content (Supplementary Table S2). Glucose and fructose play the role of osmoregulators (Turner 1996) and precursors for the biosynthesis of osmoprotectors like proline and polyamines (Szepesi et al., 2005; Szepesi et al., 2009), required for the tolerance of the plant to water deficit.

Increase of ABA and decrease of sucrose could explain, at least in part, (i) the decrease in the number of bursting buds and therefore, the number of axes and (ii) the decrease in length of long

axes and therefore, of metamers. Indeed, budbreak and shoot growth could be inhibited by an increase in ABA (Cline and Oh 2006; Reddy et al., 2013; Leduc et al., 2014; Sreenivasulu et al., 2012) and a decrease in sucrose, since sucrose was shown to stimulate budbreak in rose (Henry et al., 2011; Rabot et al., 2012; Barbier et al., 2015) and cell elongation (Wang and Ruan 2013). Besides sucrose, cell elongation could have been limited by the decrease of turgor pressure due to water restriction (Urban, 1997).

No significant difference was observed between the water treatments for WWP, suggesting that such responses to water restriction are reversible, as was shown in *Eucalyptus pauciflora* (Kirschbaum 1988), *Quercus pubescens* (Gall 2007) and *Populus x canadensis* (Marron et al., 2003).

Differences were observed between genotypes for WRP and were mainly explained by the SA and the cCK contents that contributed the most to the formation of PC2 of the PCA (25.1%). The SA content was therefore significantly greater (threefold) for 'The Fairy' and Hw336 compared to that of 'Baipome'. Fariduddin et al. (2003) showed that the photosynthetic rate had decreased after spraying highly concentrated SA (10^{-3} M) on the foliage of *Brassica juncea*, whereas it was higher for plants sprayed with low concentrations of SA (10^{-5} M). The photosynthetic rate of 'Baipome' could be thus greater than that of 'The Fairy' and Hw336. The cCK content in the leaves did not significantly vary between the two water treatments for any of the genotypes. Nevertheless, a significant difference was observed between genotypes: it was significantly lower (2-3 fold) for 'The Fairy' and Hw336 compared to 'Baipome'. The CKs are implicated in the growth and branching processes of the plant (Werner et al., 2001; Sakakibara 2006). They are particularly recognized for their role in budbreak stimulation (Dieleman et al., 1997; Nordström et al., 2004; Shimizu-Sato et al., 2009). The higher concentration in cCK in 'Baipome' could therefore explain the greater number of axes formed. Moreover, many studies have shown the implication of CKs in the regulation of plant responses to abiotic stresses such as water stress (Pospíšilová et al., 2000).

In our study, three different CKs content tendencies were observed after application of water restriction.

For 'The Fairy', a significant decrease in the cCK content (-70.1%) was observed. This strong decrease associated with the increase in the ABA content (ABA/cCK = 3.32) could explain the strong decrease in the number of axes observed (-61.2%). For 'Baipome', a non-significant increase in the cCK content (27.4%) was observed. The ABA/cCK ratio (0.44), lower than that of 'The Fairy', could explain the more moderate decrease in the number of axes determined (-37.8%). Moreover, studies have shown that the application of CKs on the plant could stimulate stomatal opening (Ha et al., 2012); reduce the negative effects of water deficit on chlorophyll content and on the rate of photosynthesis (Metwally et al., 1998) and promote the re-establishment of stomatal conductance and the photosynthesis rate upon the return of water comfort (Rulcová and Pospíšilová 2001). This

would suggest that despite water restriction, the photosynthesis rate would be in part maintained by the stimulation of stomatal opening and the protection of the photosynthetic system by the CKs in 'Baipome'. For Hw336, the very low decrease in the number of axes (-3.7%) cannot be explained by the ABA/cCK ratio (2.0), suggesting the existence of other physiological mechanisms involved in the regulation of budbreak in this interspecific hybrid.

Differences were observed between genotypes for WWP and were mainly explained by ABA and proline since these two variables contributed the most to the formation of PC1 (30.9%) and PC2 (25.1%), respectively. The ABA content was higher for 'The Fairy' (twofold) compared to Hw336 and 'Baipome', potentially limiting the resumption of budbreak even when water conditions are favorable. The proline content was higher for 'The Fairy' and Hw336 (fivefold) than for 'Baipome'. Experiments on engineering plants with enhanced proline accumulation showed high drought tolerance in petunia and tobacco (Yamada et al., 2005; Gubis et al., 2007). This seemed not to be the case in our study.

In conclusion, this study showed, for the first time, the differences in genotypic responses to the alternation of WRP and WWP at the level of plant architecture in rose. A decrease in growth and branching was observed, with three groups of architectural responses of differing intensities – weak, moderate and strong. Moderate and strong architectural responses are represented by 'Baipome' and 'The Fairy' respectively, two cultivated modern rose bushes used in gardening. Differences between these two responses could be explained by (for 'Baipome' compared to 'The Fairy'): (i) the higher concentration of cCK in WRP, which could lead to budbreak and increase the rate of photosynthesis due to the stimulation of the stomatal opening and the protection of the photosynthetic system; (ii) the weaker concentration of SA in WRP, which could stimulate the rate of photosynthesis; and (iii) the weaker concentration of ABA in WWP, signifying that a resumption of budbreak would not be limited. Associated with the six architectural descriptors, ABA, SA and cCK, which explained the genotypic differences in our study, could be used as selection criteria for genetic breeding programs aimed at improving plant shape and tolerance to water deficit.

Acknowledgments

The authors would like to thank Rémi Gardet and his team of the Agrocampus Ouest experimental station as well as Gail Wagman for the English translation of this article.

References

- Acharya, B., and Assmann, S. (2009). Hormone interactions in stomatal function. *Plant Mol. Biol.* 69, 451-462.
- Alméras, T., Costes, E., and Salles, J.C. (2004). Identification of biomechanical factors involved in stem shape variability between apricot tree varieties. *Ann. Botany.* 93, 455-468.
- Barbier, F., Péron, T., Lecerf, M., Perez-Garcia, M.-D., Barrière, Q., Rolík, J., Boutet-Mercy, S., Citerne, S., Lemoine, R., Porcheron, B., Roman, H., Leduc, N., Le Gourriérec, J., Bertheloot, J., and Sakr, S. (2015). Sucrose modulates the key hormonal mechanisms controlling bud outgrowth in *Rosa hybrida*. *J. Exp. Bot* In press, doi:10.1093/jxb/erv047
- Barthélémy, D., Blaise, F., Fourcaud, T., and Nicolini, E. (1995). Modélisation et simulation de l'architecture des arbres : bilan et perspectives. *Rev Fr.* XLVII, 71-96.
- Bathey, N.H. (2000). Aspects of seasonality. *J. Exp. Bot.* 51, 1769-1780.
- Bolla, A., Koukourikou-Petridou, M., Voyiatzis, D., and Chimonidou, D. (2009). Physiological responses associated to substrate water availability of Rosa 'Eurored' plants grown in soilless greenhouse conditions. *Sci. Hortic.* 121, 80-83.
- Brossa, R., Lopez-Carbonell, M., Jubany-Mari, T., and Alegre, L. (2011). Interplay between abscisic acid and jasmonic acid and its role in water-oxidative stress in wild-type, ABA-deficient, JA-deficient, and ascorbate-deficient Arabidopsis plants. *J. Plant. Growth Regul.* 30, 322-333.
- Burnett, S., and Van Iersel, M. (2008). Morphology and irrigation efficiency of *Gaura lindheimeri* grown with capacitance sensor-controlled irrigation. *Hortscience* 43, 1555-1560.
- Cai, X., Starman, T., Niu, G., Hall, C., and Lombardini, L. (2012). Response of selected garden roses to drought stress. *HortScience* 47, 1050-1055.
- Cameron, R., Harrison-Murray, R., Atkinson, C., and Judd, H. (2006). Regulated deficit irrigation - a means to control growth in woody ornamentals. *J. Hortic. Sci. Biotech.* 81, 435-443.
- Cameron, R., Harrison-Murray, R., Fordham, M., Wilkinson, S., Davies, W., Atkinson, C., and Else, M. (2008). Regulated irrigation of woody ornamentals to improve plant quality and precondition against drought stress. *Ann. App. Biol.* 153, 49-61.
- Caraglio, Y. (1996). Le développement architectural du merisier. *Forêt Entreprise* 107, 72-80.
- Chaves, M.M. (1991). Effects of water deficits on carbon assimilation. *J. Exp. Bot.* 42, 1-16.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., and Pereira, J.S. (2003). Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 30, 239-264.
- Chaves, M.M., and Oliveira, M.M. (2004). Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *J. Exp. Bot.* 55, 2365-2384.
- Cline, M., and Oh, C. (2006). A reappraisal of the role of abscisic acid and its interaction with auxin in apical dominance. *Ann. Botany* 98, 891-897.
- Crespel, L., Chirollet, M., Durel, C.E., Zhang, D., Meynet, J., and Gudin, S. (2002). Mapping of qualitative and quantitative phenotypic traits in *Rosa* using AFLP markers. *Theor Appl Genet* 105, 1207-1214.

- Crespel, L., Le Bras, C., Relion, D., and Morel, P. (2014). Genotype $\times$ year interaction and broad-sense heritability of architectural characteristics in rose bush. *Plant Breeding* 133, 412-418.
- Crespel, L., Sigogne, M., Donès, N., Relion, D., and Morel, P. (2013). Identification of relevant morphological, topological and geometrical variables to characterize the architecture of rose bushes in relation to plant shape. *Euphytica* 191, 129-140.
- Delauney, A., and Verma, D. (1993). Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant J.* 4, 215-223.
- Demotes-Mainard, S., Huché-Thélier, L., Morel, P., Boumaza, R., Guérin, V., and Sakr, S. (2013). Temporary water restriction or light intensity limitation promotes branching in rose bush. *Sci. Hortic.* 150, 432-440.
- Dieleman, J.A., Verstappen, F.W.A., Nicander, B., Kuiper, D., Tillberg, E., and Tromp, J. (1997). Cytokinins in *Rosa hybrida* in relation to bud break. *Physiol. Plantarum* 99, 456-464. *Plant Cell Environ.*
- Djennane, S., Hibrand-Saint Oyant, L., Kawamura, K., Lalanne, D., Laffaire, M., Thouroude, T., Chalain, S., Sakr, S., Boumaza, R., Foucher, F., and Leduc, N. (2014). Impacts of light and temperature on shoot branching gradient and expression of strigolactone synthesis and signalling genes in rose. *Plant Cell Environ.* 37, 742-757.
- Donès, N., Adam, B., Barthélémy, D., and Germain, E. (2006) PiafDigit software. Available at: <http://www1.clermont.inra.fr/piaf/fr/telechargement/telecharger.php>. (last accessed on April 25, 2011).
- e-phy. Le catalogue des produits phytopharmaceutiques et de leurs usages des matières fertilisantes et des supports de culture homologués en France. <http://e-phy.agriculture.gouv.fr/>. Accessed 17 November 2015
- Eklöv, T., Martensson, P., and Lundström, I. (1999). Selection of variables for interpreting multivariate gas sensor data. *Anal. Chim. Acta* 381, 221-232.
- Evers, J.B., Vos, J., Andrieu, B., and Struik, P.C. (2006). Cessation of tillering in spring wheat in relation to light reception and Red : Far-Red ratio. *Ann. Botany* 97, 649-658.
- Fariduddin, Q., Hayat, S., Ahmad, A. (2003) Salicylic acid influences net photosynthetic rate, carboxylation efficiency, nitrate reductase activity, and seed yield in *Brassica juncea*. *Photosynthetica* 41,281-284.
- Flexas, J., and Medrano, H. (2002). Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Ann. Botany* 89, 183-189.
- Gallé (2007). Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery. *New Phytol.* 174, 799-810.
- Gillespie, J.H., and Turelli, M. (1989). Genotype-environment interactions and the maintenance of polygenic variation. *Genetics* 121, 129-138.
- Giday, H., Fanourakis, D., Kjaer, K.H., Fomsgaard, I.S., Ottosen, C.O. (2014) Threshold response of stomatal closing ability to leaf abscisic acid concentration during growth. *J. Exp. Bot.* 65,4361-4370.
- Girault, T., Bergougnoux, V., Combes, D., Viemont, J.D., and Leduc, N. (2008). Light controls shoot meristem organogenic activity and leaf primordia growth during bud burst in *Rosa* sp. *Plant Cell Environ.* 31, 1534-1544.

- Godin, C., and Caraglio, Y. (1998). A multiscale model of plant topological structures. *J. Theor. Biol.* 191, 1-46.
- Godin, C., Costes, E., and Sinoquet, H. (1999a). A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Ann. Bot.* 84, 343–357. doi:10.1006/anbo.1999.0923.
- Godin, C., Guedon, Y., and Costes, E. (1999b). Exploration of a plant architecture database with the AMAPmod software illustrated on an apple tree hybrid family. *Agronomie* 19, 163-184.
- Granda, V., Delatorre, C., Cuesta, C., Centeno, M., Fernandez, B., Rodriguez, A., and Feito, I. (2014). Physiological and biochemical responses to severe drought stress of nine *Eucalyptus globulus* clones: a multivariate approach. *Tree physiol.* 34, 778-786.
- Gravot, A., Dittami, S.M., Rousvoal, S., Lugan, R., Eggert, A., Collén, J., Boyen, C., Bouchereau, A., Tonon, T. (2010) Diurnal oscillations of metabolite abundances and gene analysis provide new insights into central metabolic processes of the brown alga *Ectocarpus siliculosus*. *New Phytol.* 188,98-110.
- Gubis, J., Vankova, R., Cervena, V., Dragunova, M., Hudcovicova, M., Lichtnerova, H., Dokupil, T., and Jurekova, Z. (2007). Transformed tobacco plants with increased tolerance to drought. *S. Afr. J. Bot.* 73, 505-511.
- Ha, S., Vankova, R., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K., and Tran, L.S.P. (2012). Cytokinins: metabolism and function in plant adaptation to environmental stresses. *Trends Plant Sci.* 17, 172-179.
- Henry, C., Rabot, A., Laloi, M., Mortreau, E., Sigogne, M., Leduc, N., Lemoine, R.M., Sakr, S., Vian, A., and Pelleschi-Travier, S. (2011). Regulation of RhSUC2, a sucrose transporter, is correlated with the light control of bud burst in *Rosa* sp. *Plant Cell Enviro.* 34, 1776-1789.
- Horvath, E., Szalai, G., and Janda, T. (2007). Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling. *J. Plant Growth Regul.* 26, 290-300.
- Huché-Thélier, L., Morel, P., Le Coz, E., Sintès, G., Guillemain, G., and Crespel, L. (2013). Effect of continuous or discontinuous water restrictions on the architecture of two- and five-months-old garden rose (*Rosa hybrida* 'Radrazz'). *Acta hortic.* 990, 363-368.
- Hufstetler, E.V., Boerma, H.R., Carter, T.E., and Earl, H.J. (2007). Genotypic variation for three physiological traits affecting drought tolerance in soybean. *Crop Sci.* 47, 25-35.
- Jaleel, C.A., Manivannan, P., Lakshmanan, G.M.A., Gomathinayagam, M., and Panneerselvam, R. (2008). Alterations in morphological parameters and photosynthetic pigment responses of *Caranthus roseus* under soil water deficits. *Colloid Surface B* 61, 298-303.
- Jin, J., Shan, N., Ma, N., Bai, J. and Gao, J. (2006). Regulation of ascorbate peroxidase at the transcript level is involved in tolerance to postharvest water deficit stress in the cut rose (*Rosa hybrida* L.) cv. Samantha. *Postharvest biol. tec.* 40, 236-243.
- Jones, R., and Mansfield, T. (1970). Suppression of stomatal opening in leaves treated with abscisic acid. *J. Exp. Bot.* 21, 714-719.
- Jubault, M., Hamon, C., Gravot, A., Lariagon, C., Delourme, R., Bouchereau, A., and Manzanares-Dauleux, M. (2008) Differential regulation of root arginine catabolism and polyamine metabolism in clubroot-susceptible and partially resistant *Arabidopsis* genotypes. *Plant Physiol.* 146,2008-2019.

- Kawamura, K., and Takeda, H. (2002). Light environment and crown architecture of two temperate *Vaccinium* species: inherent growth rules versus degree of plasticity in light response. *Can. J. Bot.-Rev. Can. Bot.* 80, 1063-1077.
- Keller, F., and Ludlow, M. (1993). Carbohydrate metabolism in drought-stressed leaves of pigeonpea (*Cajanus cajan*). *J. Exp. Bot.* 44, 1351-1359.
- Khayat, E., and Zieslin, N. (1982). Environmental factors involved in the regulation of sprouting of basal buds in rose plants. *J. Exp. Bot.* 33, 1286-1292.
- Kirschbaum, M.U.F. (1988). Recovery of photosynthesis from water stress in *Eucalyptus pauciflora*-a process in two stages. *Plant Cell Enviro.* 11, 685-694.
- Kool, M. (1996). *System development of glasshouse roses*. PhD thesis, Wageningen.
- Kooyers, N. (2015). The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. *Plant sci.* 234, 155-162.
- Ky, C., Barre, P., and Noirot, M. (2013). Genetic investigations on the caffeine and chlorogenic acid relationship in an interspecific cross between *Coffea liberica dewevrei* and *C. pseudozanguebariae*. *Tree Genet. Genomes.* 9, 1043-1049. doi: 10.1007/s11295-013-0616-x
- Lawlor, D.W., and Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Enviro.* 25, 275-294.
- Leduc, N., Roman, H., François, B., Thomas, P., Huché-Thélier, L., Lothier, J., Demotes-Mainard, S., and Sakr, S. (2014). Light signaling in bud outgrowth and branching in plants. *Plants* 3, 223-250.
- Le Roux, C., Del Prete, S., Boutet-Mercey, S., Perreau, F., Balague, C., Roby, D., Fagard, M., and Gaudin, V. (2014). The hnRNP-Q protein LIF2 participates in the plant immune response. *Plos One* 9, e99343. doi: 10.1371/journal.pone.0099343.
- Maggio, A., Miyazaki, S., Veronese, P., Fujita, T., Ibeas, J., Damsz, B., Narasimhan, M., Hasegawa, P., Joly, R., and Bressan, R. (2002). Does proline accumulation play an active role in stress-induced growth reduction? *Plant J.* 31, 699-712.
- Marron, N., Dreyer, E., Boudouresque, E., Delay, D., Petit, J.M., Delmotte, F., and Brignolas, F. (2003). Impact of successive drought and re-watering cycles on growth and specific leaf area of two *Populus x canadensis* (Moench) clones, 'Dorskamp' and 'Luisa_Avanzo'. *Tree physiol.* 23, 1225-1235.
- Metwally, A., Tsonev, T., and Zeinalov, Y. (1998). Effect of cytokinins on the photosynthetic apparatus in water-stressed and rehydrated bean plants. *Photosynthetica* 34, 563-567.
- Moinuddin, Fischer, R.A., Sayre, K.D., and Reynolds, M.P. (2005). Osmotic adjustment in wheat in relation to grain yield under water deficit environments. *Agron. J.* 97, 1062-1071.
- Morel, P., Galopin, G., and Donès, N. (2009). Using architectural analysis to compare the shape of two hybrid tea rose genotypes. *Sci. Hortic.* 120, 391-398.
- Niinemets, U., and Lukjanova, A. (2003). Total foliar area and average leaf age may be more strongly associated with branching frequency than with leaf longevity in temperate conifers. *New Phytol.* 158, 75-89.
- Niu, G., and Rodriguez, D. (2009). Growth and physiological responses of four rose rootstocks to drought stress. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 134, 202-209.

- Nordström, A., Tarkowski, P., Tarkowska, D., Norbaek, R., Astot, C., Dolezal, K., and Sandberg, G. (2004). Auxin regulation of cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*: a factor of potential importance for auxin-cytokinin-regulated development. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 101, 8039-8044.
- Pagola, M., Ortiz, R., Irigoyen, I., Bustince, H., Barrenechea, E., Aparicio-Tejo, P., Lamsfus, C., and Lasa, B. (2009). New method to assess barley nitrogen nutrition status based on image colour analysis. Comparison with SPAD-502. *Comput. Electron. Agr.* 65, 213-218
- Pearson, M., Saarinen, M., Nummelin, L., Heiskanen, J., Roitto, M., Sarjala, T., and Laine, J. (2013). Tolerance of peat-grown Scots pine seedlings to waterlogging and drought: morphological, physiological, and metabolic responses to stress. *Forest Ecol. Manag.* 307, 43-53.
- Peleg, Z., and Blumwald, E. (2011). Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 14, 290-295.
- Pospíšilová, J., Synková, H., and Rulcová, J. (2000). Cytokinins and water stress. *Biol. Plantarum* 43, 321-328.
- Rabot, A., Henry, C., Ben Baaziz, K., Mortreau, E., Azri, W., Lothier, J., Hamama, L., Boummaza, R., Leduc, N., Pelleschi-Travier, S., Le Gourrierc, J., and Sakr, S. (2012). Insight into the role of dugars in bud burst under light in the rose. *Plant Cell Physiol.* 53, 1068-1082.
- Rameau, C., Bertheloot, J., Leduc, N., Andrieu, B., Sakr, S., and Foucher, F. (2015). Multiple pathways regulate shoot branching. *Front. Plant Sci.* 5. doi: 10.3389/fpls.2014.00741.
- Reddy, S.K., Holalu, S.V., Casal, J.J., and Finlayson, S.A. (2013). Absciscic acid regulates axillary bud outgrowth responses to the ratio of red to far-red light. *Plant physiol.* 163, 1047-1058.
- Rizza, F., Badeck, F.W., Cattivelli, L., Lidestri, O., Di Fonzo, N., and Stanca, A.M. (2004). Use of a water stress index to identify barley genotypes adapted to rainfed and irrigated conditions. *Crop Sci.* 44, 2127-2137.
- Rulcová, J., and Pospíšilová, J. (2001). Effect of benzylaminopurine on rehydration of bean plants after water stress. *Biol. Plantarum* 44, 75-81.
- Sakakibara, H. (2006). Cytokinins: activity, biosynthesis, and translocation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 431-449.
- Scheiner, S.M. (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24, 35-68.
- Shimizu-Sato, S., Tanaka, M., and Mori, H. (2009). Auxin-cytokinin interactions in the control of shoot branching. *Plant Mol. Biol.* 69, 429-435.
- Singh, B., and Usha, K. (2003). Salicylic acid induced physiological and biochemical changes in wheat seedlings under water stress. *Plant Growth Regul.* 39, 137-141.
- Sreenivasulu, N., Harshavardhan, V., Govind, G., Seiler, C., and Kohli, A. (2012) Contrapuntal role of ABA: Does it mediate stress tolerance or plant growth retardation under long-term drought stress? *Gene.* 506, 265-273.
- Stoll, M., Loveys, B., and Dry, P. (2000). Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigated grapevine. *J. Exp. Bot.* 51, 1627-1634.
- Szepesi, A., Csiszar, J., Bajkan, S., Gemes, K., Horvath, F., Erdei, L., Deer, A.K., Simon, M.L., and Tari, I. (2005). Role of salicylic acid pre-treatment on the acclimation of tomato plants to salt- and osmotic stress. *Acta Biol. Szegediensis* 49, 123-125.

- Szepesi, A., Csiszar, J., Gemes, K., Horvath, E., Horvath, F., Simon, M.L., and Tari, I. (2009). Salicylic acid improves acclimation to salt stress by stimulating abscisic aldehyde oxidase activity and abscisic acid accumulation, and increases Na⁺ content in leaves without toxicity symptoms in *Solanum lycopersicum* L. *J. Plant Physiol.* 166, 914-925.
- Takahashi, H., Imamura, T., Konno, N., Takeda, T., Fujita, K., Konishi, T., et al. (2014). The gentio-oligosaccharide gentiobiose functions in the modulation of bud dormancy in the herbaceous perennial *Gentiana*. *Plant cell.* 26, 3949-3963. doi/10.1105/tpc.114.131631
- Tallman, G. (2004). Are diurnal patterns of stomatal movement the result of alternating metabolism of endogenous guard cell ABA and accumulation of ABA delivered to the apoplast around guard cells by transpiration? *J. Exp. Bot.* 55, 1963-1976.
- Trouverie, J., Thevenot, C., Rocher, J.P., Sotta, B., and Prioul, J.L. (2003). The role of abscisic acid in the response of a specific vacuolar invertase to water stress in the adult maize leaf. *J. Exp. Bot.* 54, 2177-2186.
- Turner, N.C. (1996). Further progress in crop water relation. *Advances in Agronomy* 58, 293-338.
- Urban, L. (1997). Introduction à la production sous serre. L'irrigation fertilisante en culture hors sol. Tome 2. Paris: Lavoisier Technique & Documentation.
- Vandecasteele, C., Teulat-Merah, B., Morere-Le Paven, M.C., Leprince, O., Vu, B.L., Viau, L., Ledroit, L., Pelletier, S., Payet, N., Satour, P., Lebras, C., Gallardo, K., Huguet, T., Limami, A.M., Prosperi, J.M., Buitink, J. (2011) Quantitative trait loci analysis reveals a correlation between the ratio of sucrose/raffinose family oligosaccharides and seed vigour in *Medicago truncatula*. *Plant Cell Enviro.* 34 :1473-1487.
- Verbanck, M., Josse, J., and Husson, F. (2013). Regularised PCA to denoise and visualise data. *Stat Comput* 25., 471-486.
- Wang, L., and Ruan, Y.-L. (2013). Regulation of cell division and expansion by sugar and auxin signaling. *Front. Plant Sci.* 4. doi: 10.3389/fpls.2013.00163.
- Watanabe, S., Kojima, K., Ide, Y., and Sasaki, S. (2000). Effects of saline and osmotic stress on proline and sugar accumulation in *Populus euphratica* in vitro. *Plant Cell Tiss. Org.* 63, 199-206
- Werner, T., Motyka, V., Strnad, M., and Schmülling, T. (2001). Regulation of plant growth by cytokinin. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 10487-10492.
- White, J. (1979). The plant as a metapopulation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10, 109-145.
- Wilkinson, S., and Davies, W. (2002). ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant Cell Enviro.* 25, 195-210.
- Williams, M., Rosenqvist, E., and Buchlave, M. (2000). The effect of reducing productio water availability on the post-production quality of potted miniature roses (*Rosa x hybrida*). *Postharvest Biol. Tec.* 18, 143-150.
- Yamada, M., Morishita, H., Urano, K., Shiozaki, N., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K., and Yoshiba, Y. (2005). Effects of free proline accumulation in petunias under drought stress. *J. Exp. Bot.* 417, 1975-1981.
- Zaharah, S.S., and Razi, I.M. (2009). Growth, stomata aperture, biochemical changes and branch anatomy in mango (*Mangifera indica*) cv. Chokanan in response to root restriction and water stress. *Sci. Hortic.* 123, 58-67.

Supplementary material

TABLE S1 | Means of four architectural variables measured on control plants and plants subjected to a water restriction treatment (WR) of eight rose genotypes. NbLA/BrO2: number of order 2 long axes, NbLA/BrO3: number of order 3 long axes, NbLA/BrO4: number of order 4 long axes, NbLA/BrO5: number of order 5 long axes.

Genotypes	NbLA/BrO2		NbLA/BrO3		NbLA/BrO4		NbLA/BrO5	
	Control	WR	Control	WR	Control	WR	Control	WR
'Baipome'	22.3 a	26.5 b	116.1 a	86.9 b	149.3 a	75.1 b	46.9 a	21.5 b
'Blush Noisette'	7.6 a	9.4 a	30.6 a	31.7 a	28.1 a	29.6 a	2.7 a	1.9 a
'The Fairy'	18.4 a	18.1 a	97.8 a	59.5 b	117.4 a	16.0 b	8.9 a	0.5 a
'Old Blush'	11.1 a	10.7 a	24.6 a	23.6 a	16.2 a	7.6 b	2.8 a	0.3 a
'Perle d'Or'	6.2 a	6.2 a	11.8 a	16.3 b	6.6 a	15.5 b	0.2 a	1.2 a
Hw20	5.4 a	5.4 a	23.1 a	19.1 b	47.3 a	13.7 b	29.9 a	1.5 b
Hw336	9.1 a	8.0 a	40.0 a	38.2 a	75.3 a	76.4 a	30.1 a	26.4 a
Hw154	4.5 a	6.0 b	11.1 a	7.8 b	6.9 a	5.1 a	0.5 a	0.1 a

Means followed by the same lowercase letter within the same line are not significantly different (Mann-White-Wilcoxon test, $p < 0.05$). Means of ten plants per genotype and watering treatment are shown.

TABLE S2 | Glucose and fructose mean contents of three genotypes ('Baipome', 'The Fairy' and Hw336) determined in control plants and treated-plants during water restriction periods (WRPs).

Genotype	glucose (mg/L)			fructose (mg/L)		
	Control	WRP	Mean	Control	WRP	
'Baipome'	395,3 a	841,5 a	601,8 A	393,6 a	819,3 a	586,9 A
'The Fairy'	176,0 a	600,6 a	369,0 A	169,5 a	586,5 ab	359,1 A
Hw336	323,4 a	451 a	383,1 A	289,1 a	418,8 b	354,8 A
Mean	290,6 a	657,1 b		276,9 a	634,9 b	

Means followed by the same lowercase letter within the same line are not significantly different (Mann-Whitney-Wilcoxon test, $p < 0,05$). Means followed by the same uppercase letter within the same column are not significantly different (Kruskal-Wallis test, $p < 0,05$). Means of three plants per genotypes and watering treatment are shown.

CHAPITRE II

Détection des QTLs contrôlant des variables architecturales du rosier et évaluation de l'interaction QTL x Année

La forme de la plante, et donc l'architecture, peut être contrôlée par la création variétale. Cependant celle-ci est souvent réalisée de manière empirique. Une meilleure connaissance de l'hérédité et de l'héritabilité au sens large - qui rend compte de l'interaction GxE (dont l'importance a été soulignée dans le premier chapitre) - des variables architecturales permettrait de mieux raisonner les programmes d'amélioration génétique pour l'architecture de la plante et donc, de sa forme.

L'analyse génétique de l'architecture par cartographie a déjà été réalisée chez le rosier par Yan et al. (2007) et Kawamura et al. (2011, 2014 et 2015) mais à partir de populations en ségrégation pour la non remontée de floraison – caractère corrélé avec la forme de la plante (Kawamura et al. 2015) - et quelques variables architecturales (entre quatre et dix, comme le nombre d'entre-nœuds, la longueur des tiges ou encore la hauteur et la forme de la plante) facilement phénotypables manuellement. Entre 11 et 16 QTLs ont été détectés pour ces variables.

Afin de disséquer encore plus finement le déterminisme génétique de l'architecture du rosier, mais aussi afin de prendre en compte les effets de l'année (i.e. environnement, comme il a été démontré dans le premier chapitre) et du fond génétique, deux populations en ségrégation connectées et remontantes ont été créées à partir de trois parents diploïdes et remontants de formes contrastées: 'The Fairy x Old Blush' et 'The Fairy x Perle d'Or'. Ces deux populations ont été phénotypées sur deux années consécutives par digitalisation 3D, approche qui permet de mesurer précisément un grand nombre de variables architecturales – parmi lesquelles certaines sont inaccessibles manuellement - et de prendre en compte l'architecture de la plante dans sa globalité (Morel et al. 2009 ; Crespel et al. 2013, 2014). Les deux populations étant connectées, une carte génétique femelle consensus a été construite permettant ainsi d'augmenter le nombre d'individus considérés pour l'analyse génétique et donc, d'augmenter la puissance de détection de QTL. Cette approche n'a encore jamais été développée chez le rosier.

Dans un premier temps, l'héritabilité au sens large de variables architecturales a été estimée. Puis, une détection de QTL a été entreprise pour chacune des deux années afin d'identifier et de localiser sur les cartes génétiques préalablement construites les loci qui contrôlent les variables architecturales étudiées. Pour finir, l'interaction QTL x Année a été évaluée pour chacune des deux populations.

Ce deuxième chapitre a été rédigé sous forme d'article.

QTL Mapping and QTL x Year Interaction for Plant Architecture in Rose Bush

Introduction

The shape of a plant and, therefore, its architecture determine its visual quality which is a key criterion underlying the decision to purchase an ornamental potted plant. Plant architecture is the result of the positioning of aerial organs in space according to organization rules specific to each species and depends on growth and branching. In addition to direct effect on plant shape, architecture affects yield (Kool, 1996; Kaggwa-Asiimwe et al. 2013), canopy light interception efficiency (Wünsche and Lakso, 2000; Costes et al. 2006) or plant defenses against pest and pathogens (Ando et al. 2007; Gontijo et al. 2010; Costes et al. 2013). Besides genetic factors, plant architecture is influenced by environmental factors, including quantity and quality of light (Kawamura and Takeda, 2002; Niinemets and Lukjanova, 2003; Evers et al. 2006; Girault et al. 2008; Rameau et al. 2015; Crespel et al. 2014), temperature (Khayat and Zieslin, 1982; Battey, 2000) as well as water supply (Cameron et al. 2006; Burnett and van Iersel, 2008; Demotes-Mainard et al. 2013; Huché-Thélier et al. 2013).

Among ornamental plants, rose is one of the most economically important (Debener and Linde, 2009; Akond et al. 2012). A wide rose bush architecture diversity is observed among cultivars ranging from upright to spreading (Gudin, 2000). Influences of environment on rose architecture have recently been reported by Girault et al. (2008) and Li-Marchetti et al. (2015). These authors showed genotypic differences in architectural response to light quantity and quality and water supply respectively. However, one of the main goals of breeders is to obtain genotypes whose traits of interest are stable across environments. When there is a change in performance traits of different genotypes measured in different environments, it is classified as genotype x environment interaction (GxE; Bowman, 1972). It may involve: (i) changes in amplitude of the trait between environments and (ii) changes in rank order for genotypes between environments. A trait that is stable across environments is considered as highly heritable and is, therefore, interesting in plant breeding. Architectural traits tended to be highly heritable stressing the interest of these traits in genetic studies in rose (Kawamura et al. 2011, 2015; Crespel et al. 2014; Gitonga et al. 2014).

Quantitative trait loci (QTLs) and/or major gene mapping is a powerful approach to identify genomic regions involved in the variation of quantitative and qualitative traits. To our knowledge, the genetic bases of architecture traits have only been studied with this approach for diploid roses. Yan et al. (2007) studied a population in segregation (93/119 x 93/117, *Rosa multiflora*-derived genotypes)

cultivated in two experimental sites. Based on a genetic map constructed with ALFP (amplified fragment length polymorphism), SSR (microsatellite), PK (protein kinase), RGA (resistance gene analogues), RFLP (restriction fragment length polymorphism), SCAR (sequence specific amplified region) and morphological markers, they detected 16 QTLs involved in the control of number of internodes, stem thickness, shoot length and growth rate. Among these QTLs, nine were found in both experimental sites and seven were site-specific indicating QTL x Environment (QxE) interaction even though the authors never clearly stated it. Kawamura et al. (2014) studied a population in segregation ('The Fairy' x hybrid of *R. wichurana*) cultivated over two years. Based on a genetic map constructed with SSR and SCAR markers and candidate genes, they identified eleven QTLs for ten inflorescence developmental traits. More recently, Kawamura et al. (2015) detected sixteen QTLs – grouped in eight major QTLs – involved in the control of plant shape and height, branching angle, stem diameter and mean length of internodes from the same population; no QTLxE interaction was revealed in these genetic studies (Kawamura et al. 2014, 2015). Knowledge on the genetic basis of GxE interaction, i.e. QTLxE interaction, for architectural traits in woody plants is rare; QTLxE interaction has been studied for example in eucalyptus (Bartholomé et al. 2013; Freeman et al. 2013) but never in rose.

One of the major difficulties in genetic analysis of the plant architecture is the phenotyping complexity of this trait. Plant architecture is usually phenotyped through manual measurements using a limited set of easily accessible architectural traits. This method does not necessarily allow an exhaustive description of plant architecture. To better assess rose architecture, Crespel et al. (2013) aimed at selecting necessary and relevant architectural variables to describe the rose architecture and its variation using the 3D digitalization process. The 3D digitalization approach enables to measure precisely a large number of architectural variables and makes it possible to take into consideration the entire plant architecture (Morel et al. 2009; Crespel et al. 2013, 2014). Architecture is broken down into architectural components: axes and metamers, where a metamer is the unit formed by an internode, a node, its axillary bud and a leaf (White, 1979). These components can be described by architectural variables: morphologically (length, diameter, etc.), topologically (order of branching, etc.), and geometrically (branching, angle, etc.; Godin et al. 1999a). Combining architectural components description to 3D digitalization should help measuring new architectural variables and thus, uncover QTLs that cannot be identified with traditional measurements (Alonso-Blanco and Méndez-Vigo, 2014; Topp, 2013). Such a genetic analysis is all the more relevant as the genome sequence of the diploid *R. chinensis* 'Old Blush' is currently being unraveled (Foucher et al. 2015). As soon as the genome sequence will be available, potential candidate genes for the detected QTLs may be identified.

The aim of this study was to (i) evaluate phenotypic variability and Genotype x Year interaction (GxY), (ii) estimate broad sense heritability of architectural traits, (iii) identify the QTLs controlling rose architecture and (iv) assess QTLxY interaction by measuring a large set of architectural traits using 3D digitalization on two recurrent flowering rose connected populations in segregation ('The Fairy' x 'Old Blush' and 'The Fairy' x 'Perle d'Or') over two years. As populations shared the female parent ('The Fairy'), a consensus female map was constructed to increase the number of considered individuals and thus, enhance the QTL detection and evaluate the genetic background effect on QTLs. Unravelling genetic determinisms of architectural traits with an emphasis on GxY interaction could enable to introduce these traits into breeding programs to better control plant shape.

Materials and Methods

Plant material and cultivation

Two segregating populations of diploid individuals were generated in 2012. They resulted from two crosses: 'The Fairy' x 'Old Blush' (this population was called FxO) and 'The Fairy' x 'Perle d'Or' (called FxP). All parents are diploid and repeat blooming cultivars. 'The Fairy' and 'Perle d'Or' belong to the *R. hybrida* species whereas 'Old Blush' belongs to the *R. chinensis* species. The female parent 'The Fairy' is a commercial cultivar obtained from the cross 'Paul Crampel' x 'Lady Gay' in 1932 by Ann Bentall, the male parent 'Old Blush' was discovered by Parsons in 1793, and the male parent 'Perle d'Or' was obtained from the cross Polyantha x 'Madame Falcot' in 1875 by Joseph Rambaux. 'The Fairy', 'Old Blush' and 'Perle d'Or' display contrasted shapes ranging from spreading to upright and belong to three distinct architectural profiles (Crespel et al. 2013). 'The Fairy' has a large number of axes and branching orders, and long axes with many metamers. 'Perle d'Or' has few axes, the number of branching orders is low and long axes have few metamers. 'Old Blush' has an intermediary number of axes, a high branching order number and long axes with an intermediary number of metamers.

Fifty individuals belonging to FxO and 47 belonging to FxP were too weak or could not be propagated, and therefore were discarded. Population final size was 132 individuals for FxO and 157 for FxP.

Estimation of ploidy level by flow cytometry

The relative nuclear DNA content of each parent and descendant was determined by flow cytometry to assess ploidy levels of the progenies as described in Crespel et al. (2015), using pea (*Pisum sativum*) as an internal reference. Fresh leaves of approximately 0.5cm² of rose and pea were finely chopped with a sharp razor blade in 400 µL of Cystain UV Precise P extraction buffer (Partec SARL, Sainte Geneviève des Bois, France), at room temperature (20°C). 1.6 ml of Cystain UV Precise P staining buffer containing a DNA fluorochrome marker (40, 6-diamino-2-phenylindole, DAPI) was added. After homogenization, the suspension obtained was filtered with a 30-µm mesh width filter, and then analyzed with a Cell Analyzer II-type (Partec, Munster, Germany) monoparametric cytometer equipped with a mercury vapor lamp (UV excitation: 340 nm; emission: 465 nm). The relative fluorescence intensity of the nuclei is directly proportional to their quantity of DNA. Each measurement was repeated two times from independent extractions. The data was treated using FloMAx (Partec, Munster, Germany) software that converts the position of each fluorescence peak on a linear scale (0–255 canals) and provides the number of the canal that corresponds to the maximum number of events. The relative quantity of nuclear DNA of an individual is expressed by the DNA index, which is the ratio between the positions of the individual's fluorescence peak and the internal reference. It is then compared to those of individuals with known ploidy level.

Experimental conditions

This study was carried out in the experimental facilities of the IRHS (French Research Institute on Horticulture and Seeds) in Angers. The experimental conditions described below were applied in both spring of 2014 and spring of 2015. Plants were obtained from cuttings of 1-year-old plants grown in pots. Cuttings were constituted of a single metamer - unit formed by an internode, a node, its axillary bud and a leaf (White, 1979) - from the median zone of the stems. In January, cuttings were taken off and planted into plugs (diameter 35 mm, height 40 mm) composed of a non-woven fabric containing a mixture of fine peat and perlite. They were placed under a plastic tunnel in a greenhouse for rooting. Average temperature was 18°C at night and 22°C during the day, and the relative humidity was maintained at saturation by a fine mist humidifier. After five weeks the plants were planted in 0.5 L pots and then in 2 L pots a month later. The experiment was conducted in a greenhouse on 4.5m² benches, equipped with a nutrient solution tank. The soil water potential was measured by a tensiometer and sub-irrigation was triggered when a threshold of -10kPa was reached. Mineral nutrition was provided by fertilization with a liquid fertilizer (N-P₂O₅-K₂O, 3:2:6, pH=6.5, electro-conductivity=1.2 mS.cm⁻¹). Minimum air temperature was maintained at 18°C, with

an aeration at 20°C. Relative humidity was maintained at 70%. No complementary lighting was applied. Each individual of segregating populations was represented by a single plant. The number of plants was reduced to the benefit of the number of individuals as proposed by Knapp and Bridges (1990) and recently applied by Pauly et al. (2012) in ray grass. Indeed, as shown by Kawamura et al. (2011) in rose, non-genetic variance is mainly due to intraplant variance rather than the variance between plants and therefore, the number of axes measured must be given priority rather than the number of plants per individual.

The average daily air temperature (in °C.d) was measured to calculate the sum of temperatures according to the method used by Huché-Théliér et al. (2011) to define plant development time in relation to a base temperature of 1.93°C. Similarly, global solar radiation outside of the greenhouse (Météo France, Beaucozéz, France) was daily recorded to calculate the sum radiation for the growing period (in J/cm²).

Architectural data collection

Plant architecture is characterized by two architectural components, the axis and the metamer. Each component was described by architectural variables: morphologically (length, diameter, etc.), topologically (order of branching, etc.) and geometrically (branching angle, etc.). Two types of axes can be distinguished in roses, short axes that are composed of one to four metamers, and long axes that are composed of five metamers or more (Morel et al. 2009). The architectural analysis was carried out at the plant and axis scales based on 41 architectural variables (Table 1), some of which were already described by Crespel et al. (2013).

Architectural measurements were performed at the elementary architectural structure (EAS) stage when plants were approximately five months old with completely developed and branched bearing axis of order 1, leading to a structure with axes that had reached the flowering stage in several weeks (Crespel et al. 2013). Two to three order 2 long axes were selected per plant (Fig. 1). Architectural measurements were made on the selected order 2 axes and their branching. It took place from June 9th to July 9th in 2014 and from June 4th to June 25th in 2015. Plants that have reached the EAS stage were stored, not longer than one week, at 2°C in a dark cold chamber in order to block their growth and branching (Girault et al. 2008; Djennane et al. 2014) and avoid any experimental bias. Each plant was defoliated before phenotyping. Architectural measurements were carried out using a Fastrack® digitizer (Polhemus, Colchester, VT, USA) and data were recorded using PiafDigit software (Donès et al. 2006). This software enables to both store measurements and construct a 3D real-time representation of the plant architecture. Data are coded in MTG (multi-scale tree graph) format

(Godin and Caraglio, 1998). Variables were extracted from these data using AMAPmod software (Godin et al. 1999b).

Table 1 | List of the measured architectural variables, according to the four categories defined (plant description, axis morphology, topology and geometry).

Variable	Code
Plant description	
<i>Category of the number of determined axes</i>	
Number of determined axes (i.e., ending with flowers or floral buds)	NbDetA
Number of order 3 determined axes	NbDetA/BrO ₃
Number of order 4 determined axes	NbDetA/BrO ₄
Number of order 5 determined axes	NbDetA/BrO ₅
Number of metamer	NbMet
Number of long axes (LAs)	NbLA
Number of order 3 LAs	NbLA/BrO ₃
Number of order 4 LAs	NbLA/BrO ₄
Number of short axes (SAs)	NbSA
Number of short 3 SAs	NbSA/BrO ₃
Number of short 4 SAs	NbSA/BrO ₄
Number of short 5 SAs	NbSA/BrO ₅
Axis morphology	
<i>Category of the number of metamers</i>	
Number of metamers of the LAs	NbMet_LA
Number of metamers of the order 2 LAs	NbMet_LA/BrO ₂
Number of metamers of the order 3 LAs	NbMet_LA/BrO ₃
Number of metamers of the order 4 LAs	NbMet_LA/BrO ₄
Number of metamers of the SAs	NbMet_SA
Number of metamers of the order 3 SAs	NbMet_SA/BrO ₃
Number of metamers of the order 4 SAs	NbMet_SA/BrO ₄
Number of metamers of the order 5 SAs	NbMet_SA/BrO ₅
<i>Category of the axes length</i>	
Length of the LAs	L_LA
Length of the order 2 LAs	L_LA/BrO ₂
Length of the order 3 LAs	L_LA/BrO ₃
Length of the order 4 LAs	L_LA/BrO ₄
Length of the SAs	L_SA
Length of the order 3 SAs	L_SA/BrO ₃
Length of the order 4 SAs	L_SA/BrO ₄
Length of the order 5 SAs	L_SA/BrO ₅
Axis topology	
<i>Category of the branching order</i>	
Number of branching orders	NbBrO
<i>Category of the number of branchings along the long axes</i>	
Number of branchings on the LAs	NbBr_LA
Number of branchings on the LAs in the distal zone	NbBrTop_LA
Number of branchings on the LAs in the median zone	NbBrMed_LA
Number of branchings on the LAs in the basal zone	NbBrBas_LA
Axis geometry	
<i>Category of branching angles</i>	
Branching angle of the cord of the LAs in relation to the vertical axis	AngLA/Cord
Branching angle of the cord of the order 2 LAs in relation to the vertical axis	AngLA/Cord/BrO ₂
Branching angle of the cord of the order 3 LAs in relation to the vertical axis	AngLA/Cord/BrO ₃
Branching angle of the cord of the order 4 LAs in relation to the vertical axis	AngLA/Cord/BrO ₄
Branching angle of the cord of the SAs in relation to the vertical axis	AngSA/Cord
Branching angle of the cord of the order 3 SAs in relation to the vertical axis	AngSA/Cord/BrO ₃
Branching angle of the cord of the order 4 SAs in relation to the vertical axis	AngSA/Cord/BrO ₄
Branching angle of the cord of the order 5 SAs in relation to the vertical axis	AngSA/Cord/BrO ₅

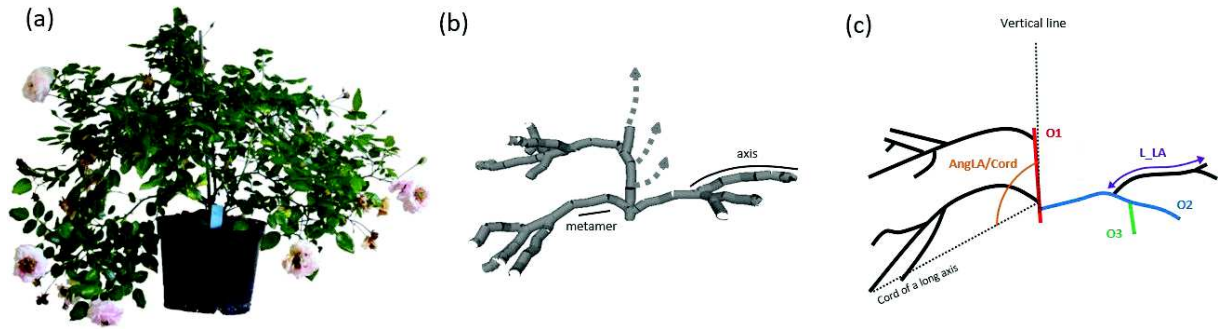


Figure 1 | Plant architectural traits phenotyping. Plant photography before phenotyping by 3D digitalization (a); plant architecture constituted of three selected order 2 axes and their branchings, with two components (metamer and axis), hatched bars represent the rest of plant (b); simplified representation with three branching orders: Order 1 (O1), Order 2 (O2) and Order 3 (O3), the representation of the long axes length (L_LA) and of the branching angle of the cord of the long axes in relation to the vertical axis (AngLA/Cord) (c).

Phenotypic data analyses

Statistical analysis was performed on raw data of each experiment using R 3.0.2 software. For each trait, an analysis of variance (ANOVA) was carried out to evaluate genotype and year effects, Genotype x Year interaction (GxY).

Broad-sense heritability

The broad-sense heritability (H^2) of each variable was estimated as being the ratio of the genotypic variance (σ_G^2) to the phenotypic variance (σ_P^2). The components of the phenotypic variance were calculated on the basis of the analysis of variance of the expected mean squares (ANOVA), as described by Nanson (1970) and used by Gitonga et al. (2014). The phenotypic variance was therefore calculated as follows:

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_{GY}^2/Y + \sigma_\epsilon^2/rY$$

where σ_{GY}^2 is the variance of the genotype x year interaction, σ_ϵ^2 is the residual variance, Y is the number of years, and r is the number of repetitions. When architectural variables had a distribution too far from normal, heritability was not estimated and they were not considered for further analyses.

Selection of architectural traits for the QTL analyses

Architectural variables with heritability value higher than 0.2 were considered as heritable (Gallais, 1989) and were selected. Furthermore, when using a large number of variables it is often not clear which ones are relevant and/or redundant to describe the observed variability. Therefore, phenotypic data were first subjected to a principal component analysis (PCA) to select variables that (i) best explain the phenotypic variability and (ii) are the least correlated among themselves (Fabbrini et al. 2012). This was conducted using mean values per plant and not per structure for each architectural variable. PCA was undertaken for each year and for (i) each population and (ii) both populations together before QTL analysis on parental and consensus female maps respectively. When an architectural variable was only selected for one year it was automatically considered for both years so that QTL x Year interaction could be evaluated.

Genotypic data collection

DNA extraction

Young leaves of each individual of segregating populations and parents were collected and stored at -80°C. Samples were then immersed in liquid nitrogen and finely ground. Genomic DNA was extracted using NucleoSpin® 96 Plant II Kit (Macherey-Nagel, Düren, Germany) following the manufacturer's protocol and using a Zephyr® SPE workstation (Perkin Elmer, Waltham, MA, USA) on the ANAN platform (SFR Quasav, Structure Fédérative de Recherche Qualité et Santé du Végétal, University of Angers, Angers, France). Finally, DNA was quantified using a NanoDrop spectrophotometer (Nanodrop ND-1000, Thermo Fischer Scientific, Waltham, MA, USA).

Marker analysis

A total of 79 molecular markers were used in this study. 77 microsatellites (SSR) markers belonging to several SSR sets (listed in Table S1): (i) genomic and EST-SSR of rose (Hibrand-Saint Oyant et al. 2008); (ii) non-coding SSR developed by WIPO (World Intellectual Property Organization: <http://patentscope.wipo.int/search/en/WO2003097869>); (iii) genomic SSR obtained by Meng et al. (2009); (iv) SSR from other *Rosaceae* and two genes *RhBRC1* (branching repressor; Braun et al. 2012, Leduc et al. 2014) and *RhSUC2* (sucrose transporter; Henry et al. 2011) were used to construct the genetic maps (Table S2).

For SSR markers, forward primers were labeled with fluorescent radicals (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA and Eurofins, Luxembourg). The use of different dyes for the labelling of primers allowed 2, 3 or 4 primers combinations to be analyzed in a single run [multiplex Polymerase Chain Reaction (PCR); Table S1]. Multiplex PCR amplifications were performed with 1X QIAGEN Multiplex PCR Master Mix, 8 ng of genomic DNA and 1.25 μ M of each primer (QIAGEN, Venlo, Netherlands). PCR amplifications were performed in a DNA Engine Tetrad[®] 2 Cyclor (Bio-Rad, Hercules, CA, USA) with the following profile: a hot start at 95°C for 15 min to activate Taq polymerase, followed by 35 cycles of denaturing at 95°C for 30 s, annealing at 55°C for 90 s and an extension at 72°C for 75 s, ending with a final extension at 60°C for 15 min then at 72°C for 15 min. A ramping of 1°C/cycle was included. All PCR products were sent to the Gentyane platform (INRA, Clermont-Ferrand, France) where amplicons were separated by capillary electrophoresis using Applied Biosystems 3730xl DNA Analyzer (Thermo Fischer Scientific, Waltham, MA, USA).

The genotyping of each individual of segregating populations was carried out using GeneMapper[®] 4.1 software (Thermo Fischer Scientific, Waltham, MA, USA). Genotyping was independently verified by two people. For each segregating population, monomorphic markers were excluded.

Specific primers for *RhBRC1* and *RhSUC2* were designed with AmplifX[®] 1.5.4 software (Nicolas Jullien; <http://crn2m.univ-mrs.fr/pub/amplifx-dist>), in order to obtain 1Kbp amplicons that contain putative introns. Based on the strong homology between strawberry and rose genomes, we used cDNA accessions of *RhBRC1* (KF530803) and *RhSUC2* (HQ403679) to find homolog genes in the genome sequence database of *Fragaria vesca* (<http://www.strawberrygenome.org>); sequence alignments allowed to predict the exon-intron structure of rose genes. PCR reactions were performed in a final volume of 20 μ l containing 10 ng of genomic DNA, 0.2 mM of each dNTP, 0.5 μ M of forward and reverse primers, 4 μ l of 5X Phusion[®] High-Fidelity buffer and 0.4 U of Phusion[®] High-Fidelity DNA Polymerase (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA). PCR amplification was performed using MyCycler[™] thermal cycler (Bio-Rad, Hercules, CA, USA) with the following profile: a hot start at 98°C for 30 s, 35 cycles of denaturing at 98°C for 30 s, annealing and extension at 72°C for 30 s, ending with a final extension at 72°C for 10 min. For *RhSUC2*, amplicons were separated on 1.5 % agarose gel, at constant voltage of 100 V, for 25 min; amplicons were stained with ethidium bromide. For *RhBRC1*, a double digestion was realized in a 25 μ l reaction containing 8 μ L of PCR product, 1.6 μ L of 10X O buffer and 8 U of each restriction enzyme (PstI and AseI; Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA). Incubation was carried out during 16 h at 37°C. Digestion products were separated and revealed using Labchip[®] GX (Caliper Life Sciences, Hopkinton, MA, USA) on the ANAN platform.

Construction of the genetic maps for each individual population

Linkage analysis and map construction were performed with the JoinMap® software version 4.1 (Van Ooijen, 2011) using the cross-pollination model. Segregation distortion of markers was tested against the expected Mendelian segregation ratios using the chi-square test in the software. Highly distorted markers were kept for the map construction and were indicated with an *asterisk* (**<0.01, ****<0.001, *****<0.0001). Markers were then classified into five segregation classes as described by De Keyser et al. (2010): (1) <lmxll>, (2) <nnxnp>, (3) <efxeg>, (4) <abxcd> and (5) <hkxhk>. Parental configuration of the type <abxcc> or <aaxbc> are not supported by the JoinMap® software and thus were classified respectively into classes 1 and 2. Parental maps were constructed separately using uni-parental and bi-parental markers. As the populations are connected by the female parent 'The Fairy', a consensus female map was also built.

Linkage groups (LGs) were estimated by applying independence LOD threshold ranges from 3.0 to 10.0 in steps of 1.0. LGs were determined using a LOD threshold of 5.0. Regression linkage maps (up to round 2) were established using the mapping function of Kosambi (1944). Only linkages with a recombination frequency smaller than 0.50 and a LOD larger than 1.0 were considered. The optimal marker order was determined by using the ripple value of 1.0 and the jump threshold of 5.0 - occasionally set up to 11.0 in case of conflicting markers obstructing mapping.

Ungrouped or misplaced markers were re-assigned based on the consensus map constructed by Spiller et al. (2011) and the strongest cross link information using the 'move to loci' function of the software. Markers with undetermined linkage phase or insufficient linkage were removed. Maps were drawn using MapChart 2.2 software (Voorrips, 2002).

QTL analyses

The QTL analyses were carried out using both MapQTL® software, version 5.0 (Van Ooijen, 2004) and R 3.0.2 software with the Rqtl package. Although MapQTL® is widely used, R provides the advantages of being free and of estimating QTLxQTL interactions.

For the QTL detection, mean values per plant were used. Normality of the selected variables was examined using the Shapiro-Wilk test. When hypothesis of normal distribution was refuted ($p < 0.05$), transformations ($\sqrt{y}$, $\ln(y+1)$, $\ln(\ln(y+1))$, y^2 , $1/y$, y being the variable) were used. As a first step, the genome-wide LOD score threshold (p -value of 0.05), at which a QTL was declared significant, was determined using a permutation test with 1,000 and 10,000 permutations for MapQTL® and R

respectively. Given that R calculations are quicker, it was possible to increase the threshold determination stringency by increasing the number of permutations. Using MapQTL® software, traits were analyzed by interval mapping (IM) and multiple QTL mapping (MQM). An IM estimates the likelihood score of a putative QTL located in any position within an interval flanked by two adjacent markers. When a QTL was detected on a LG, the closest marker associated to the LOD peak was declared as cofactor for a MQM analysis. A step size of 1 centimorgan (cM) was used for both IM and MQM. Using Rqtl package, traits were analyzed with the stepwise method. This approach takes into account QTL and QTLxQTL interaction. It is based on the forward/backward search for the multiple-QTL model optimizing a penalized LOD score criterion (Manichaikul et al. 2009). A penalty is added to the LOD score depending on QTL and QTLxQTL interaction number. Successive models are constructed by adding one QTL at each step until a maximal number of QTLs previously determined by the user is reached. Penalized LOD score is calculated for each model with or without interaction. Then, the QTLs are successively eliminated until reaching back the null model. The model with the highest penalized LOD score is considered as the most likely model and is selected.

Significant QTLs were characterized by their closest associated marker cofactors, LOD score, percentage of phenotypic variation (R^2), and confidence interval (CI) in cM estimated on the basis of a LOD score drop of 1 on both sides of the LOD peak (Van Ooijen, 1992).

QTL x Year interaction

For each parent, cofactors associated with a QTL were analyzed for QTL x Year interaction (QTLxY) based on measurements for architectural traits in 2014 and 2015 as described by Bartholomé et al. (2013). To test QTLxY interaction, an ANOVA was carried out according to the following model:

$$y = \mu + \text{Cofactor} + \text{Year} + \text{Cofactor} \times \text{Year} + \epsilon$$

where y is the individual plant measurement, μ is the general mean, Cofactor is the fixed effect of cofactor (the closest marker) associated with a QTL, Year is the fixed effect of year, Cofactor x Year is the interaction between the two fixed effects and ϵ is the residual random effect.

Results

Climatic characterization of both years

From March to June (2015 compared to 2014), the relative differences in thermal time varied from +1.2% (May) to +7.2% (June), with an average of +5.3%. Over the same period, differences related to cumulative irradiance varied from -26.4% (March) to +5.3% (April), with an average of -3.9% (Table 2).

Table 2 | Climatic characterization of both years (2014 and 2015).

Month	Thermal time (°C.d)		Difference ¹ (%)	Cumulative irradiance (J/cm ²)		Difference ¹ (%)
	2014	2015		2014	2015	
March	385.0	411.6	+7.0	34674	25505	-26.4
April	531.2	561.0	+5.6	48090	50623	+5.3
May	563.5	573.0	+1.2	60150	58772	-2.3
June	621.5	666.5	+7.2	70871	70614	-0.4
Total	2101.2	2212.1	+5.3	213785	205514	-3.9

¹ Difference between the two years and percentage calculated in relation to 2014

Genetic variability of traits

For most of the variables, the ranges of architectural values of F1 hybrids were beyond the values of the two parents indicating transgressive segregation (Table S3).

The genotype effect was significant for all the architectural variables for FxO and FxP (Table 3).

GxY interaction was significant for 14 and 17 variables that were measured respectively on FxO and FxP, mainly for branching angles and axes length variables.

For each variable measured, the broad-sense heritability, the phenotypic variance and its components, are given in Table 3. Heritability values were estimated for 37 architectural variables out of 41 for both FxO and FxP. Heritability estimates:

- low mean H^2 (< 0.4) for the category of branching angles in both populations;
 - moderate mean H^2 (0.4-0.6) for the category of the number of metamers in both populations, the categories of length of axes and the number of branching in FxP and the order of branching in FxO;
 - high mean H^2 (>0.6) for the category of the number of determined axes in both populations, the categories of axes length and the number of branching in FxO and the order of branching in FxP.
- Lowest and highest H^2 were observed for FxO comparatively to FxP; H^2 ranged from 0.06 (L_LA/BrO4)

to 0.84 (NbBr_LA), with an average of 0.45 for FxO and from 0.20 (AngLA/Cord/BrO4 and AngSA/Cord/BrO4) to 0.73 (NbLA), with an average of 0.50 for FxP.

Five variables were not heritable ($H^2 < 0.2$) for FxO – categories of axes length and branching angles – and only two variables for FxP, both of them in the branching angles category. To these low heritabilities, were associated high percentages of σ_{gxy}^2 and/or σ_{ϵ}^2 . For FxO, σ_{gxy}^2 and σ_{ϵ}^2 ranged respectively from 2.6 (NbLA/BrO4) to 67.7% (AngSA/Cord), with an average of 34.5% and from 22.4 (AngSA/Cord) to 73.1% (NbLA/BrO4), with an average of 44.8%. For FxP, σ_{gxy}^2 and σ_{ϵ}^2 ranged respectively from 9.6 (NbMet_LA/BrO3) to 38.8% (AngLA/BrO4), with an average of 24.0% and from 33.3 (AngLA/Cord/BrO3) to 53.0% (NbMet_LA/BrO3), with an average of 45.2%.

Selection of traits

Forty-one architectural variables were measured for each population in 2014 and 2015. Two steps of selection were achieved to consider only relevant variables for QTL analysis. Firstly, when heritability value was lower than 0.2 or could not be calculated (NE, Table 3) associated architectural variables were not kept for the QTL analysis. Thirty variables were thus considered for FxO and 35 for FxP. When analyzing the data for both populations together as part of the QTL analysis based on the consensus female map, variables that were not heritable either for FxO or FxP were not considered. Twenty-eight variables were thus considered for this complete dataset. Secondly, PCA were carried out using the previously selected variables for (i) each population and (ii) both populations together per year before QTL detection on parental and consensus female maps respectively. For the six analyses (FxO population, FxP population and both populations together and two years), total variability explained by the first two to three principal components ranged from 52.6 to 64.9%. Relevant variables were selected based on one criterion: to contribute the most to the principal components formation. For FxO in 2014, 18 architectural variables were selected with percentages of explained variability ranging from 5.0 to 14.9% and in 2015, 20 architectural variables were selected with percentages ranging from 5.0 to 14.5% (Table S4). For FxP in 2014, 19 architectural variables were selected with percentages of explained variability ranging from 5.1 to 14.1% and in 2015, 22 architectural variables were selected with percentages ranging from 5.1 to 9.9% (Table S5). For both populations together in 2014, 18 variables were selected with percentages of explained variability ranging from 5.9 to 14.8% and in 2015, 21 variables were selected with percentages ranging from 5.5 to 14.2% (Table S6).

Table 3 | Percentages of different variance components in total phenotypic variance along with estimates of broad-sense heritability (H^2) for forty-one architectural traits.

Variables	'The Fairy' x 'Old Blush'					'The Fairy' x 'Perle d'Or'						
	Source of variance (%)				H^2	Source of variance (%)				H^2		
	σ_g^2	$\sigma_{g \times e}^2/Y$	σ_e^2/rY			σ_g^2	$\sigma_{g \times e}^2/Y$	σ_e^2/rY				
NbDetA	68.6	***	0		31.4	0.69	71.0	***	0.0		29.0	0.71
NbDetA/BrO3	79.6	***	0		20.4	0.80	54.8	***	5.2		39.9	0.55
NbDetA/BrO4	65.3	***	0		34.7	0.65	68.0	***	0.0		32.0	0.68
NbDetA/BrO5	71.0	***	0		29	NE	71.4	***	0.0		28.6	NE
NbMet	65.0	***	0		35	0.65	70.0	***	0.0		30.0	0.70
NbLA	49.7	***	4.8		45.5	0.50	73.4	***	0.0		26.6	0.73
NbLA/BrO3	71.4	***	5.6		23.1	0.71	45.0	***	4.5		50.6	0.45
NbLA/BrO4	24.3	**	2.6		73.1	0.24	73.2	***	0.0		26.8	NE
NbSA	73.2	***	0		26.8	0.73	71.6	***	0.0		28.4	0.72
NbSA/BrO3	77.5	***	0		22.5	0.78	55.7	***	12.2	**	32.1	0.56
NbSA/BrO4	69.2	***	0		30.7	NE	67.3	***	0.0		67.3	0.67
NbSA/BrO5	71.3	***	0		28.7	NE	70.7	***	0.0		70.7	NE
NbMet_LA	35.2	***	12.2		52.6	0.35	32.5	***	25.6	***	41.9	0.33
NbMet_LA/BrO2	67.2	***	3.4		29.5	0.67	54.4	***	10.5	*	35.1	0.54
NbMet_LA/BrO3	27.5	***	12.1		60.4	0.27	37.4	***	9.6		53.0	0.37
NbMet_LA/BrO4	39.5	***	5.4		55.1	0.40	29.6	***	17.8	*	52.6	0.30
NbMet_SA	64.0	***	11.5	**	24.5	0.64	48.5	***	9.1		42.5	0.48
NbMet_SA/BrO3	32.4	***	8.1		59.5	0.32	61.4	***	0.0		61.4	0.61
NbMet_SA/BrO4	43.4	***	7.9		48.7	0.43	47.3	***	7.4		45.2	0.47
NbMet_SA/BrO5	1.9	**	36.2	**	61.9	NE	61.7	***	2.8		35.5	NE
L_LA (cm)	31.2	***	26.6	***	42.1	0.31	45.8	***	18.5	***	35.7	0.46
L_LA/BrO2 (cm)	71.0	***	0		29.0	0.71	51.4	***	8.9		39.7	0.51
L_LA/BrO3 (cm)	24.8	***	10.6		64.5	0.25	33.5	***	14.6	*	51.9	0.33
L_LA/BrO4 (cm)	6.1	**	29.9	**	64.0	0.06	27.2	***	28.2	***	44.6	0.27
L_SA (cm)	61.3	***	7.8	*	31.0	0.61	55.9	***	4.5		39.6	0.56
L_SA/BrO3 (cm)	52.6	***	6.4		41.0	0.53	65.8	***	0.0		34.2	0.66
L_SA/BrO4 (cm)	56.7	***	5.8		37.5	0.57	51.1	***	10.3	*	38.6	0.51
L_SA/BrO5 (cm)	6.8	***	33.7	**	59.5	0.07	62.3	**	0.0		37.7	0.62
NbBrO	52.2	***	5.1		42.7	0.52	71.5	***	0.0		28.5	0.71
NbBr_LA	83.9	***	0		16.1	0.84	63.4	***	6.9	*	29.7	0.63
NbBrTop_LA	67.2	***	2.5		30.3	0.67	45.2	***	17.8	***	37.0	0.45
NbBrMed_LA	82.6	***	0		17.4	0.83	56.2	***	2.2		41.7	0.56
NbBrBas_LA	49.4	***	5.5		45.1	0.49	53.1	***	1.5		45.4	0.53
AngLA/Cord	16.3	***	60.5	***	23.2	0.16	42.1	***	27.0	***	30.9	0.42
AngLA/Cord/BrO2	37.0	***	36.5	***	26.5	0.37	54.6	***	9.8	*	35.7	0.55
AngLA/Cord/BrO3	13.0	***	64.5	***	22.5	0.13	39.1	***	27.6	***	33.3	0.39
AngLA/Cord/BrO4	21.6	***	46.8	***	31.6	0.22	19.6	***	38.8	***	41.6	0.20
AngSA/Cord	9.8	***	67.7	***	22.4	0.10	34.3	***	28.5	***	37.2	0.34
AngSA/Cord/BrO3	20.8	***	52.4	***	26.8	0.21	35.5	***	15.3	*	49.2	0.35
AngSA/Cord/BrO4	12.8	***	59.1	***	28.1	0.13	19.6	***	33.5	***	46.9	0.20
AngSA/Cord/BrO5	9.3	***	59.0	***	31.7	0.09	41.7	***	7.3		51.1	0.42

Variance components of genotype (σ_g^2), genotype x year interaction (σ_{gxe}^2) and residual error (σ_ϵ^2).

Y: number of year; r: number of repetitions.

When architectural variables had a distribution too far from normal, heritability was not estimated (NE) and they were not considered for further analysis.

Significance of genotypic and genotypic x year interaction effects is represented with * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Genetic linkage maps

Maps were divided into seven LGs, putatively corresponding to the seven rose chromosomes. The numbers of LGs were assigned according to the rose consensus map of Spiller et al. (2011).

FxO

A total of 56 and 55 SSR and gene markers were used to construct FxO female and male maps: 'The Fairy' and 'Old Blush' respectively (Fig. 2 and 3). The resulting maps cover 267.5 cM for 'The Fairy' and 310.8 cM for 'Old Blush'. The number of markers by LG ranged from six to eleven per LG. The average distance between two markers was of 4.2 and 5.7 cM for 'The Fairy' and 'Old Blush' respectively. The largest gaps were of 25.8 cM on LG F5 for 'The Fairy' and of 43.6 cM on LG O5 for 'Old Blush'. Distorted markers were mainly assigned to LG F2 for 'The Fairy' with a total percentage of distortion of 14.3% and to LG O1, LG O2, LG O3 and LG O7 for 'Old Blush' with a total percentage of distortion of 63.0%.

FxP

A total of 55 and 49 SSR and gene markers were used to construct FxP female and male maps: 'The Fairy' and 'Perle d'Or' respectively (Fig. 4 and 5). The resulting maps cover 289.8 cM for 'The Fairy' and 354.6 cM for 'Perle d'Or'. The number of markers by LG ranged from five to eleven per LG for 'The Fairy' and from four to nine for 'Perle d'Or'. The average distance between two markers was of 5.3 and 7.2 cM by marker for 'The Fairy' and 'Perle d'Or' respectively. The largest gaps were of 30.4 cM on LG F5 for 'The Fairy' and of 43.0 cM on LG P5 for 'Perle d'Or'. Distorted markers were mainly assigned to LG F2, LG F5 for 'The Fairy' with a total percentage of distortion of 32.7% and to all LGs except LG P5 for 'Perle d'Or' with a total percentage of distortion of 71.4%.

Consensus female map

A total of 50 SSR and gene markers were used to construct the consensus female map (Fig. 6). The resulting map covers 281.6 cM. The number of markers by LG ranged from four to eleven and the average distance between two markers was of 5.6 cM. The largest gap was of 28.2 cM on LG F5. Distorted markers were mainly assigned to LG F2 and LG F5 with a total percentage of distortion of 34.0%.

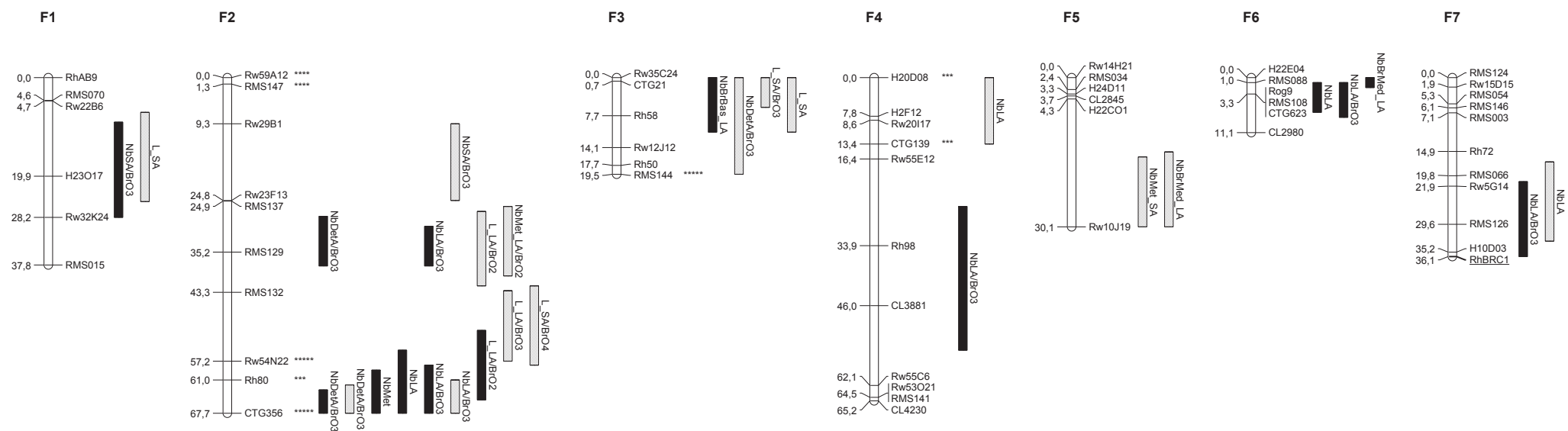


Figure 2 | Genomic positions of the QTLs detected on the linkage groups of the ‘FxO’ female map (F1-F7) for 15 selected architectural traits. QTLs detected in 2014 and 2015 are represented at the right of LGs by closed or hatched bars respectively whose length represents the LOD-1 confidence interval. Distances (cM) are given on the left of each LG. Marker names are shown to the right. Genes are underlined. Marker distortion was tested against the expected Mendelian ratios using the chi-square test. Marker segregation distortions are indicated on the right of the marker (**p<0.01, ***p<0.001, ****p<0.0001).

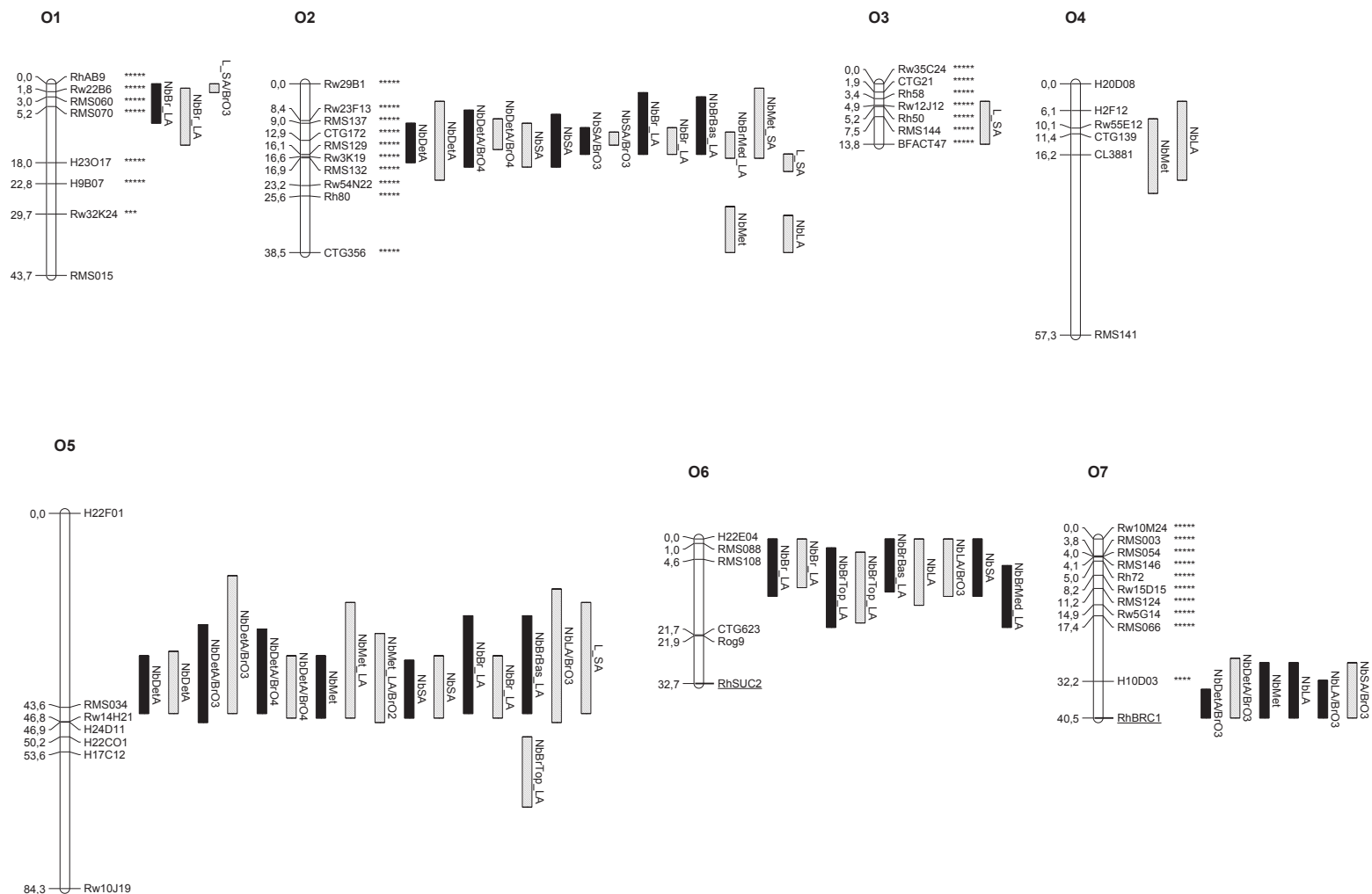


Figure 3 | Genomic positions of the QTLs detected on the linkage groups of the ‘FxO’ male map (O1-O7) for 17 selected architectural traits. QTLs detected in 2014 and 2015 are represented at the right of LGs by closed or hatched bars respectively whose length represents the LOD-1 confidence interval. Distances (cM) are given on the left of each LG. Marker names are shown to the right. Genes are underlined. Marker distortion was tested against the expected Mendelian ratios using the chi-square test. Marker segregation distortions are indicated on the right of the marker (*** $p < 0.01$, **** $p < 0.001$, ***** $p < 0.0001$).

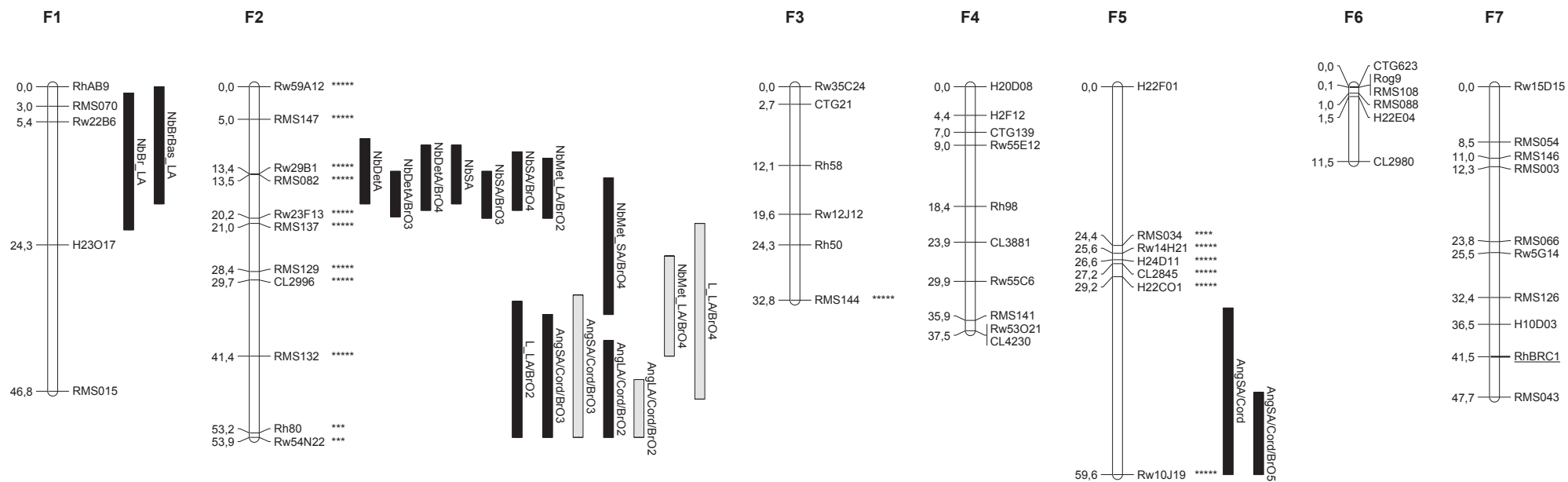


Figure 4 | Genomic positions of the QTLs detected on the linkage groups of the 'Fxp' female map (F1-F7) for 20 selected architectural traits. QTLs detected in 2014 and 2015 are represented at the right of LGs by closed or hatched bars respectively whose length represents the LOD-1 confidence interval. Distances (cM) are given on the left of each LG. Marker names are shown to the right. Genes are underlined. Marker distortion was tested against the expected Mendelian ratios using the chi-square test. Marker segregation distortions are indicated on the right of the marker (*** $p < 0.01$, **** $p < 0.001$, ***** $p < 0.0001$).

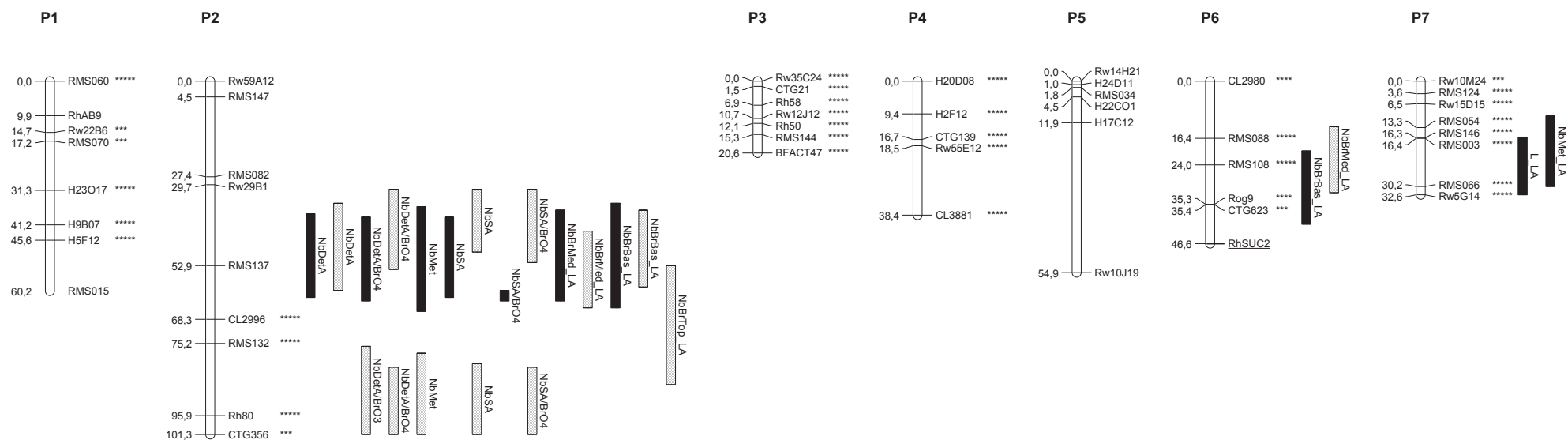


Figure 5 | Genomic positions of the QTLs detected on the linkage groups of the ‘FxP’ male map (P1-P7) for 14 selected architectural traits. QTLs detected in 2014 and 2015 are represented at the right of LGs by closed or hatched bars respectively whose length represents the LOD-1 confidence interval. Distances (cM) are given on the left of each LG. Marker names are shown to the right. Genes are underlined. Marker segregation distortions are indicated on the right of the marker (***p<0.01, ****p<0.001, *****p<0.0001).



Figure 6 | Genomic positions of the QTLs detected on the linkage groups of the consensus female map (F1-F7) for 14 architectural traits. Genes are underlined. QTLs detected in 2014 and 2015 are represented at the right of LGs by closed or hatched bars respectively whose length represents the LOD-1 confidence interval. Distances (cM) are given on the left of each LG. Marker names are shown to the right. Genes are underlined. Marker distortion was tested against the expected Mendelian ratios using the chi-square test. Marker segregation distortions are indicated on the right of the marker (*** $p < 0.01$, **** $p < 0.001$, ***** $p < 0.0001$).

QTL analyses

QTL analyses were carried out on selected traits which are heritable and contribute the most to the observed phenotypic variability.

Comparison of MapQTL and R outputs

Two software were used to detect QTL: MapQTL® (already used for QTL detection of architectural traits: Segura et al. 2009; Kawamura et al. 2011, 2015) and R with the Rqtl package (already used for QTL detection: Joosen et al. 2012; Bartholomé et al. 2013).

FxO

A total of 88 and 83 QTLs were detected with MapQTL® and R respectively on the female ('The Fairy') and male ('Old Blush') maps in 2014 and 2015 for the 15 and 17 selected architectural variables (Tables S7 and S8). For each QTL, cofactors were not strictly identical depending on the software used but they belonged to the same LG and confidence intervals were overlapping except for the QTL associated to L_SA/BrO4 in 2015. Comparison between software outputs showed a difference of 5.6%.

FxP

A total of 55 and 42 QTLs were detected with MapQTL® and R respectively on the female ('The Fairy') and male ('Perle d'Or') maps in 2014 and 2015 for the 20 and 14 selected variables (Table S9 and S10). For each QTL, cofactors were not strictly identical depending on the software used but they belonged to the same LG and confidence intervals were overlapping. Comparison between software outputs showed a difference of 14.9%.

Globally there is a difference of 8.1% between MapQTL® and R outputs. Besides the advantages of being free and of estimating QTLxQTL interaction, R calculations are quicker than using MapQTL®; R was used for QTL analyses.

Table 4 | QTLs detected on the 'Fxo' female and male maps for 14 and 17 selected architectural traits respectively.

Parent	Trait	LG	2014				2015				QTL x Year interaction (p-value)
			QTL position (cM)	LOD	R ²	cofactor	QTL position (cM)	LOD	R ²	cofactor	
'The Fairy'	NbDetA/BrO3	LG2	35.2	4.1	9.8	RMS129	-	-	-	-	0.33
		LG2	67.7	4.1	9.8	CTG356	67.0	5.6	15.7	CTG356	0.66
		LG3	-	-	-	-	2.0	3.0	8.2	CTG21	0.12
	NbMet	LG2	66.0	4.0	13.1	CTG356	-	-	-	-	0.05
		LG2	67.0	4.6	13.3	CTG356	-	-	-	-	0.04 *
		LG4	-	-	-	-	8.6	3.14	10.3	Rw20I17	0.33
	NbLA	LG6	3.3	2.8	8.0	CTG623	-	-	-	-	0.06
		LG7	-	-	-	-	25.0	3.1	9.3	Rw5G14	0.62
		LG2	35.2	4.2	7.9	RMS129	-	-	-	-	0.03 *
	NbLA/BrO3	LG2	66.0	3.7	6.9	CTG356	66.0	4.4	14.3	CTG356	0.24
		LG4	42.0	3.9	7.3	CL3881	-	-	-	-	0.87
		LG6	3.3	3.0	5.5	CTG623	-	-	-	-	0.15
		LG7	30.0	2.7	4.9	RMS126	-	-	-	-	0.94
	NbSA/BrO3	LG1	19.9	2.7	9.1	H23O17	-	-	-	-	0.22
		LG2	-	-	-	-	18.0	4.1	13.5	Rw23F13	0.28
	NbMet_LA/BrO2	LG2	-	-	-	-	32.0	6.7	20.9	RMS129	0.00 ***
	NbMet_SA	LG5	-	-	-	-	30.1	2.7	9.1	Rw10J19	0.35
	L_LA/BrO2	LG2	61.0	5.21	16.8	Rh80	35.2	3.7	12.1	RMS129	0.07
	L_LA/BrO3	LG2	-	-	-	-	51.0	3.1	10.1	Rw54N22	0.29
	L_SA	LG1	-	-	-	-	19.0	2.9	8.7	H23O17	0.05
		LG3	-	-	-	-	0.0	4.1	12.3	Rw35C24	0.02 *
	L_SA/BrO3	LG3	-	-	-	-	0.7	3.2	10.6	CTG21	0.00 ***
	L_SA/BrO4	LG2	-	-	-	-	51.0	2.5	8.6	Rw54N22	0.49
	NbBrMed_LA	LG6	0.0	3.3	11	H22E04	-	-	-	-	0.09
		LG5	-	-	-	-	29.0	3.2	10.9	Rw10J19	0.07
	NbBrBas_LA	LG3	6.0	3.2	10.5	Rh58	-	-	-	-	0.01 *
'Old Blush'	NbDetA	LG2	15.0	4.4	11.0	RMS129	10.0	3.6	10.1	RMS137	0.00 ***
		LG5	43.6	5.6	14.3	RMS034	43.6	3.7	10.5	RMS034	0.00 ***
	NbDetA/BrO3	LG5	40.0	4.4	12.2	RMS034	30.0	2.2	9.2	RMS034	0.68
		LG7	40.5	4.3	12.2	RhBRC1	37.0	3.4	9.9	RhBRC1	0.88
	NbDetA/BrO4	LG2	11.0	3.3	8.8	CTG172	10.0	4.1	11	RMS137	0.74
		LG5	41.0	5.1	14.0	RMS034	43.6	4.6	12.6	RMS034	0.43
	NbMet	LG2	-	-	-	-	36.0	2.8	8.3	CTG356	0.66
		LG4	-	-	-	-	12.0	3.3	10.0	CTG139	0.16
		LG5	43.6	5.5	15.7	RMS034	-	-	-	-	0.27
		LG7	40.5	3.5	9.5	RhBRC1	-	-	-	-	0.03 *
	NbLA	LG2	-	-	-	-	38.5	2.8	7.5	CTG356	0.50
		LG4	-	-	-	-	11.0	2.9	7.9	CTG139	0.08
		LG6	-	-	-	-	3.0	3.9	10.7	RMS108	0.21
		LG7	40.6	4.2	13.8	RhBRC1	-	-	-	-	0.01 *
	NbLA/BrO3	LG5	-	-	-	-	34.0	3.1	9	RMS034	0.65
		LG6	-	-	-	-	3.0	4.8	14.5	RMS108	0.28
	NbSA	LG7	40.5	3.9	12.8	RhBRC1	-	-	-	-	0.19
		LG2	11.0	4.1	8.9	CTG172	11.0	5.1	13.8	CTG172	0.65
		LG5	43.6	5.7	12.7	RMS034	43.6	3.9	10.3	RMS034	0.18
		LG6	0.0	3.8	8.2	H22E04	-	-	-	-	0.06
	NbSA/BrO3	LG2	14.0	4.6	15.0	CTG172	12.9	4.2	11.8	CTG172	0.75
		LG7	-	-	-	-	37.0	3.2	8.9	RhBRC1	0.15
	NbMet_LA	LG5	-	-	-	-	33.0	4.8	15.5	RMS034	0.00 ***
	NbMet_LA/BrO2	LG5	-	-	-	-	43.6	3.7	12.1	RMS034	0.00 ***
	NbMet_SA	LG2	-	-	-	-	3.0	4.0	13.1	Rw29B1	0.87
		LG2	-	-	-	-	16.6	6.5	14.5	Rw3K19	0.01 *
	L_SA	LG3	-	-	-	-	8.0	3.2	6.9	RMS144	0.74
		LG5	-	-	-	-	32.0	5.0	11.0	RMS034	0.03 *
	L_SA/BrO3	LG1	-	-	-	-	0.0	3.7	12.1	RhAB9	0.01 *
	NbBr_LA	LG1	3.0	3.3	6.9	RMS060	6.0	3.5	7.0	RMS060	0.60
		LG2	11.0	3.0	6.1	CTG172	13.0	4.2	8.7	CTG172	0.85
		LG5	40.0	3.6	7.5	RMS034	43.6	4.2	8.7	RMS034	0.89
		LG6	3.0	4.9	10.5	RMS108	4.0	3.1	6.3	RMS108	0.62
	NbBrTop_LA	LG5	-	-	-	-	53.6	3.9	10.7	H17C12	0.14
		LG6	11.0	4.7	15.3	RMS108	9.0	4.9	13.7	RMS108	0.49
	NbBrBas_LA	LG2	11.0	2.6	6.5	CTG172	-	-	-	-	0.02 *
		LG5	42.0	2.3	8.2	RMS034	-	-	-	-	0.00 ***
		LG6	2.0	3.3	6.3	RMS088	-	-	-	-	0.00 ***
	NbBrMed_LA	LG2	-	-	-	-	14.0	5.1	16.2	CTG172	0.21
		LG6	15.0	4.5	14.7	CTG623	-	-	-	-	0.15

Significance of QTL x Year interaction effects is represented with *p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001.

QTL detection in FxO

For the category of the number of determined axes, NbDetA, NbDetA/BrO3, NbDetA/BrO4, NbLA, NbLA/BrO3, NbLA/BrO4, NbSA and NbSA/BrO3 were selected. A total of 14 and 11 QTLs were detected on the female ('The Fairy') and male ('Old Blush') maps respectively for NbDetA/BrO3, NbLA, NbLA/BrO3 and NbSA/BrO3 and four QTLs on 'Old Blush' for NbDetA and NbDetA/BrO4 (Table 4, Fig. 2 and 3). QTLs for 'The Fairy' were located on all LGs except LG F5, with one hotspot (LG F2, 55.0-67.7 cM) gathering QTLs for NbDetA/BrO3, NbLA and NbLA/BrO3. QTLs for 'Old Blush' were located on all LGs except LG O1 and LG O3, with four hotspots (LG O2, 4.0-22.0 cM; LG O5, 14.0-47.0 cM; LG O6, 0.0-15.0 cM; LG O7, 27.0-40.5 cM) gathering QTLs for NbDetA, NbDet/BrO3, NbDetA/BrO4, NbSA, NbSA/BrO3, NbLA and NbLA/BrO3. Several common QTLs between the parents were identified on LGs F2/O2, LG F4/O4 and LG F6/O6 for NbLA and NbLA/BrO3. For 'The Fairy' and 'Old Blush', the percentage of variance explained (R^2) by individual QTL for this variable category ranged from 4.9 (NbLA/BrO3) to 15.7% (NbDetA/BrO3), with an average of 9.7% and from 7.5 (NbLA) to 15% (NbSA/BrO3), with an average of 11.2%, respectively.

For the category of the number of metamers, NbMet, NbMet_SA, NbMet_SA/BrO3, NbMet_SA/BrO4, NbMet_LA, NbMet_LA/BrO2 were selected. A total of three and six QTLs were detected on 'The Fairy' and 'Old Blush' maps respectively for NbMet, NbMet_SA and NbMet_LA/BrO2 and one QTL on 'Old Blush' for NbMet_LA. QTLs for 'The Fairy' were located on LG F2 and LG F5. QTLs for 'Old Blush' were located on LG O2, LG O4, LG O5 and LG O7, with one hotspot (LG O5, 20.0-47.0 cM) gathering QTLs for NbMet_LA and NbMet_LA/BrO2. One common QTL was identified on LG F2/O2 for NbMet. For 'The Fairy' and 'Old Blush', R^2 by individual QTL for this variable category ranged from 9.1 (NbMet_SA) to 20.9% (NbMet_LA/BrO2), with an average of 14.4% and from 8.3 (NbMet) to 15.7% (NbMet), with an average of 11.0% respectively.

For the category of the axes length, L_LA/BrO2, L_LA/BrO3, L_SA, L_SA/BrO3 and L_SA/BrO4 were selected. A total of three and four QTLs were detected on 'The Fairy' and 'Old Blush' maps respectively for L_SA and L_SA/BrO3 and three QTLs on 'The Fairy' for L_LA/BrO2, L_LA/BrO3 and L_SA/BrO4. QTLs for 'The Fairy' were located on LG F1, LG F2 and LG F3, with one hotspot (LG F2, 42.0-65.0 cM) gathering QTLs for L_LA/BrO2, L_LA/BrO3 and L_SA/BrO4. QTLs for 'Old Blush' were located on LG O1, LG O2, LG O3 and LG O5. No common QTL between the parents was identified. For 'The Fairy' and 'Old Blush', R^2 by individual QTL for this variable category ranged from

8.6 (L_SA/BrO4) to 16.8% (L_LA/BrO2), with an average of 11.4% and from 6.9 (L_SA) to 14.5% (L_SA), with an average of 11.1% respectively.

For the category of the number of branchings along the long axes, NbBr_LA, NBrTop_LA, NbBrMed_LA and NbBrBas_LA were selected. A total of three and five QTLs were detected on 'The Fairy' and 'Old Blush' maps respectively for NbBrMed_LA and NbBrBas_LA and six QTLs on 'Old Blush' for NbBr_LA and NBrTop_LA. QTLs for 'The Fairy' were located on LG F3, LG F5 and LG F6. QTLs for 'Old Blush' were located on LG O1, LG O2, LG O5 and LG O6, with three hotspots (LG O2, 2.0-17.0 cM; LG O5, 23.0-46.0 cM; LG O6, 0.0-20.0 cM) gathering QTLs for NbBr_LA, NBrTop_LA, NbBrMed_LA and NbBrBas_LA. No common QTL between the parents was identified. For 'The Fairy' and 'Old Blush', R^2 by individual QTL for this variable category ranged from 10.5 (NbBrBas_LA) to 11% (NbBrMed_LA), with an average of 10.8% and from 6.1 (NbBr_LA) to 15.3% (NBrTop_LA), with an average of 8.9% respectively.

QTL detection in FxP

For the category of number of determined axes, NbDetA, NbDetA/BrO3, NbDetA/BrO4, NbLA, NbSA, NbSA/BrO3 and NbSA/BrO4 were selected. A total of five and eight QTLs were detected on 'The Fairy' and 'Perle d'Or' maps respectively for NbDetA, NbDetA/BrO3, NbDetA/BrO4, NbSA and NbSA/BrO4 and one QTL on 'The Fairy' for NbSA/BrO3 (Table 5, Fig. 4 and 5). QTLs for 'The Fairy' were located on LG F2, with one hotspot (LG F2, 8.0-20.2 cM) gathering all detected QTLs. QTLs for 'Perle d'Or' were located on LG P2, with two hotspots (LG P2, 31.0-63.0 cM; LG P2, 76.0-101.3 cM) gathering all detected QTLs. No common QTL between the parents was identified. For 'The Fairy' and 'Perle d'Or', R^2 by individual QTL for this variable category ranged from 7.8 (NbDetA) to 14.9% (NbDetA/BrO3), with an average of 10.9% and from 7.2 (NbDetA, NbDetA/BrO4, NbSA/BrO4) to 17.0% (NbDetA), with an average of 9.4% respectively.

For the category of the number of metamers, NbMet, NbMet_LA, NbMet_LA/BrO2, NbMet_LA/BrO4 and NbMet_SA/BrO4 were selected. A total of three QTLs were detected on 'The Fairy' map for NbMet_LA/BrO2, NbMetLA/BrO4 and NbMetSA/BrO4 and three QTLs on 'Perle d'Or' map for NbMet and NbMet_LA. QTLs for 'The Fairy' were located on LG F2, with one hotspot (LG F2, 11.0-41.4 cM) gathering all detected QTLs. QTLs for 'Perle d'Or' were located on LG P2 and LG P7. No common QTL between the parents was identified. For 'The Fairy' and 'Perle d'Or', R^2 by individual QTL for this variable category ranged from 7.6 (NbMet_SA/BrO4) to 11.7% (NbMet_LA/BrO2), with an average of 10.1% and from 9.0 (NbMet_LA) to 13.2% (NbMet), with an average of 11.4% respectively.

For the category of the axes length, L_LA, L_LA/BrO2, L_LA/BrO3, L_LA/BrO4, L_SA/BrO4 and L_SA/BrO5 were selected. A total of two QTLs were detected on 'The Fairy' map for L_LA/BrO2 and L_LA/BrO4 and one QTL on 'Perle d'Or' map for L_LA. QTLs for 'The Fairy' were located on LG F2, with one hotspot (LG F2, 21.0-53.9cM) gathering all detected QTLs. QTLs for 'Perle d'Or' was located LG P7. No common QTL between the parents was identified. For 'The Fairy', R^2 by individual QTL for this variable category was of 8.0 (L_LA/BrO2) and 8.8% (L_LA/BrO4) and for 'Perle d'Or', R^2 was of 8.6% (L_LA).

For the category of the branching angles, AngSA/Cord, AngSA/Cord/BrO3, AngSA/Cord/BrO5, AngLA/Cord, AngLA/Cord/BrO2 and AngLA/Cord/BrO3 were selected. A total of four QTLs were detected on 'The Fairy' map for AngSA/Cord, AngSA/Cord/BrO3, AngSA/Cord/BrO5 and AngLA/Cord/BrO2 and no QTL was detected on 'Perle d'Or' (Table 5). QTLs for 'The Fairy' were located on LG F2 and LG F5, with two hotspots (LG F2, 32.0-53.9 cM; LG F5, 34.0-59.6 cM) gathering

Table 5 | QTLs detected on the 'Fxp' female and male maps for 17 and 11 selected architectural traits respectively.

Parent	Trait	LG	2014				2015				QTLxE interaction (p-value)
			QTL position (cM)	LOD	R ²	cofactor	QTL position (cM)	LOD	R ²	cofactor	
'The Fairy'	NbDetA	LG2	13.4	2.7	7.8	Rw29B1	-	-	-	-	0.11
	NbDetA/BrO3	LG2	17.0	5.4	14.9	Rw23F13	-	-	-	-	0.31
	NbDetA/BrO4	LG2	13.4	3.0	8.6	Rw29B1	-	-	-	-	0.36
	NbSA	LG2	13.4	3.2	9.1	Rw29B1	-	-	-	-	0.26
	NbSA/BrO3	LG2	16.0	5.0	13.9	RMS082	-	-	-	-	0.27
	NbSA/BrO4	LG2	15.0	4.0	11.2	RMS082	-	-	-	-	0.04 *
	NbMet_LA/BrO2	LG2	16.0	4.2	11.7	RMS082	-	-	-	-	0.03 *
	NbMet_LA/BrO4	LG2	-	-	-	-	34.0	3.3	10.9	CL2996	0.94
	L_LA/BrO2	LG2	49.0	2.8	8.0	Rh80	-	-	-	-	0.16
	L_LA/BrO4	LG2	-	-	-	-	34.0	2.6	8.8	CL2996	0.01 *
	NbMet_SA/BrO4	LG2	20.0	2.6	7.6	Rw23F13	-	-	-	-	0.00 ***
	AngSA/Cord	LG5	48.0	2.8	8.1	Rw10J19	-	-	-	-	0.04 *
	AngSA/Cord/BrO3	LG2	48.0	2.8	7.9	Rh80	48.0	4.0	12.0	Rh80	0.81
	AngSA/Cord/BrO5	LG5	59.6	3.2	10.3	Rw10J19	-	-	-	-	0.04 *
	AngLA/Cord/BrO2	LG2	49.0	4.0	11.2	Rh80	53.9	4.3	12.7	Rh80	0.00 ***
	NbBr_LA	LG1	9.0	2.7	7.6	Rw22B6	-	-	-	-	0.13
	NbBrBas_LA	LG1	7.0	3.4	9.6	Rw22B6	-	-	-	-	0.01 *
'Perle d'Or'	NbDetA	LG2	46.0	7.2	19.2	RMS137	43.0	5.9	17	RMS137	0.00 ***
	NbDetA/BrO3	LG2	-	-	-	-	88.0	3.3	9.8	Rh80	0.00 ***
	NbDetA/BrO4	LG2	47.0	7.2	19.2	RMS137	42.0	4.4	11.2	RMS137	0.77
		LG2	-	-	-	-	94.0	3.4	8.5	Rh80	0.54
	NbMet	LG2	47.0	4.3	11.9	RMS137	-	-	-	-	0.96
		LG2	-	-	-	-	88.0	4.5	13.2	Rh80	0.81
	NbSA	LG2	46.0	7.7	20.4	RMS137	41.0	5.9	14.4	Rw29B1	0.76
		LG2	-	-	-	-	92.0	3.6	8.3	Rh80	0.56
	NbSA/BrO4	LG2	48.0	7.2	19.3	RMS137	42.0	4.8	11.9	RMS137	0.79
		LG2	-	-	-	-	93.0	3.4	8.4	Rh80	0.42
	NbMet_LA	LG7	24.0	3.2	9.0	RMS066	-	-	-	-	0.00 ***
	L_LA	LG7	25.0	3.0	8.6	RMS066	-	-	-	-	0.00 ***
	NbBrTop_LA	LG2	-	-	-	-	61.0	2.7	8.2	CL2996	0.66
	NbBrMed_LA	LG2	46.0	5.2	14.3	RMS137	59.0	8.8	22.3	RMS137	0.33
		LG6	-	-	-	-	22.0	3.7	8.6	RMS108	0.65
	NbBrBas_LA	LG2	46.0	4.3	11.0	RMS137	47.0	4.4	12.9	RMS137	0.13
		LG6	30.0	3.7	9.3	Rog9	-	-	-	-	0.03 *

Significance of QTL x Year interaction effects is represented with *p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001.

QTLs for all detected QTLs. No common QTL between the parents was identified. For 'The Fairy', R^2 by individual QTL for this variable category ranged from 7.9 (AngSA/Cord/BrO3) to 12.7% (AngLA/Cord/BrO2), with an average of 10.4%.

For the category of the number of branchings along the long axes, NbBr_LA, NbBrTop_LA, NbBrMed_LA and NbBrBas_LA were selected. A total of three QTLs were detected on 'The Fairy' and 'Perle d'Or' maps for NbBrBas_LA, one QTL on 'The Fairy' for NbBr_LA and three QTLs on 'Perle d'Or' for NbBrTop_LA and NbBrMed_LA. QTLs for 'The Fairy' were located on LG F1, with one hotspot (0.0-22.0 cM) gathering all detected QTLs. QTLs for 'Perle d'Or' were located on LG P2 and LG P6, with two hotspots (LG P2, 35.0-87 cM; LG P6, 13.0-41.0 cM) gathering all detected QTLs. For 'The Fairy', R^2 by individual QTL for this variable category was of 7.6% for NbBr_LA and 9.6% for NbBrBas_LA and for 'Perle d'Or', R^2 ranged from 8.2 (NbBrTop_LA) to 22.3% (NbBrMed_LA), with an average of 12.3%.

For the category of the order of branching, NbBrO was selected but no QTL was detected on the female and male maps.

For each population and variable, no QTLxQTL interaction was highlighted.

QTLxE interaction

Among 26 and 40 QTLs detected on the FxO female and male maps, six (23.1%) and 12 (30.0%) showed a significant QTL x Y interaction respectively (Table 4). Among 17 QTLs that were detected on both FxP female and male maps, eight (47.1%) and five (29.4%) QTLs showed a significant QTL x Y interaction respectively (Table 5). Out of a total of 33 QTLs showing significant QTL x Y interaction, 27 were considered as year-specific QTLs, i.e. QTLs detected either in 2014 or 2015 (Figure 7a). The other four QTLs were detected on the male maps of FxO (NbDetA, LG O2 and LG O5) and of FxP (NbDetA, LG P2 ; NbDetABrO3, LG P2) and on the female map of FxP (AngLA/Cord/BrO2, LG F2). All of them were detected in 2014 and 2015 but the amplitudes of the QTL effect on the phenotype were different between years (Figure 7b).

QTLxGenetic Background (GB) interaction

In 2014, out of eight QTLs for the same variables (NbDetA/BrO3, NbSA/BrO3, NbMetLA/BrO2, L_LA/BrO2 and NbBrBas_LA) that were mapped on female maps, two (25.0%) were detected in both populations (Table 4 and 5). In 2015, out of five QTLs for the same variables that were mapped on female maps, none was detected in both populations.

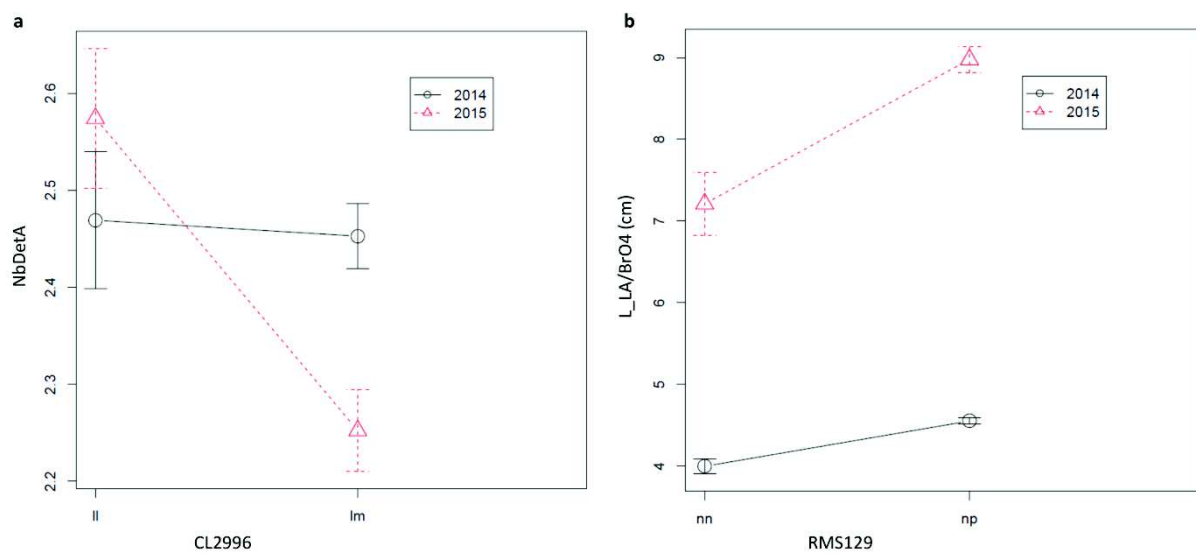


Figure 7 | Illustration of QTL x Year interaction with two examples. Interaction due to year-specific QTL effects as QTL is only detected in 2015 (a) and interaction due to change in amplitudes of QTL effects between years with a stronger effect in 2014 (b).

QTL detection on the consensus female map

QTL analysis was undertaken from common variables selected for the female and consensus female maps by PCA; 14 variables were considered (Table 6, Fig. 6).

When QTLs that were detected on female and consensus female maps were located on the same LG they were considered as a unique QTL. In 2014, nine QTLs out of 16 that were detected on parental maps were recovered in the multi-population analysis. Eighteen new QTLs were detected and were mostly located on LG F7. In 2015, six QTLs out of nine were recovered. Twenty-one new QTLs were detected and were mostly located on LG F7 as well.

For the category of the number of determined axes, NbDetA, NbDetA/BrO3, NbDetA/BrO4, NbLA, NbSA and NbSA/BrO3 were selected. A total of 18 QTLs were detected for all the variables. QTLs were located on LG F1, LG F2, LG F3, LG F6 and LG F7, with two hotspots (LG F2, 3.0-41.8 cM; LG F7 0.0-30.0 cM) gathering QTLs for NbDetA, NbDetA/BrO3, NbDetA/BrO4, NbSA/BrO3 and NbLA. R^2 by individual QTL for this variable category ranged from 4.0 (NbLA) to 14.2% (NbSA/BrO3), with an average of 7.3%.

For the category of the number of metamers, NbMet, NbMet_LA, NbMet_LA/BrO2 and NbMet_SA/BrO4 were selected. A total of 11 QTLs were detected for all variables except NbMet. QTLs were located on LG F2, LG F4 and LG F7, with two hotspots (LG F2, 9.0-36.0 cM; LG F7, 0.0-30.0 cM) gathering QTLs for NbMet_LA, NbMet_LA/BrO2 and NbMet_SA/BrO4. R^2 by individual QTL for this variable category ranged from 3.5 (NbMet_SA/BrO4) to 11.3% (NbMet_LA/BrO2), with an average of 7.7%.

For the category of the length of axes, L_LA/BrO3 and L_SA/BrO4 were selected. A total of five QTLs were detected for all variables. QTLs were located on LG F2 and LG F7, with one hotspot (LG F7, 0.0-30.0 cM) gathering QTLs for all variables. R^2 for individual QTL for this variable category ranged from 4.7 (L_SA/BrO4) to 11.5% (L_LA/BrO3), with an average of 7.8%.

For the category of the number of branching along the long axes, NbBr_LA, NbBrMed_LA and NbBrBas_LA were selected. A total of 10 QTLs were detected for all variables. QTLs were detected on all LGs, with one hotspot (LG F1, 0.0-16.0 cM; LG F2, 6.0-22.7 cM) gathering QTLs for all variables. R^2 by individual QTL for this variable category ranged from 3.7 (NbBrBas_LA) to 8.8% (NbBrMed_LA), with an average of 6.0%.

Table 6 | QTLs detected on the consensus female map for 14 selected architectural traits.

Trait	LG	2014						2015					
		QTL position (cM)	LOD	R ²	CI	cofactor	cofactor position (cM)	QTL position (cM)	LOD	R ²	CI	cofactor	cofactor position (cM)
NbDetA	LG2	15.0	7.0	8.8	10.0-19.0	RMS082	13.5	15.0	4.5	6.2	9.0-21.0	RMS082	13.5
	LG7	5.0	7.7	9.9	0.0-14.0	RMS124	0.0	2.0	6.0	8.5	0.0-12.0	RMS124	0.0
	LG7	25.0	8.0	10.4	24.0-28.0	RMS146	24.7	26.0	4.6	6.3	3.0-30.0	RMS003	25.9
NbDetA/BrO3	LG2	35.0	6.9	10.5	18.0-41.8	RMS129	31.3	-	-	-	-	-	-
	LG2	-	-	-	-	-	-	16.0	7.1	9.9	12.0-20.0	RMS082	13.5
	LG7	-	-	-	-	-	-	4.0	4.9	6.7	0.0-15.0	RMS124	0.0
NbDetA/BrO4	LG7	-	-	-	-	-	-	25.0	3.5	4.7	5.0-30.0	RMS146	24.7
	LG2	15.0	2.8	4.2	3.0-22.2	RMS082	13.5	-	-	-	-	-	-
	LG3	10.0	2.9	4.3	5.0-17.0	Rh58	10.0	-	-	-	-	-	-
NbLA	LG2	41.0	2.7	4.0	28-41.8	RMS132	41.8	-	-	-	-	-	-
	LG3	-	-	-	-	-	-	21.3	3.1	4.6	17.0-21.3	Rh50	21.3
	LG6	1.6	3.3	4.9	0.0-7.0	RMS088	1.6	-	-	-	-	-	-
NbSA	LG7	-	-	-	-	-	-	21.0	3.0	4.4	9.0-24.0	RMS054	22.8
	LG7	-	-	-	-	-	-	43.0	5.2	7.9	37.5-47.0	RMS126	46.7
	LG1	4.0	2.9	4.5	0.0-20.0	Rw22B6	1.5	-	-	-	-	-	-
NbSA/BrO3	LG2	-	-	-	-	-	-	15.0	2.7	4.4	3.3-27.0	RMS082	13.5
	LG7	18.0	9.5	14.2	0.0-18.0	RMS054	22.8	-	-	-	-	-	-
	LG7	19.0	9.4	14.1	19.0-23.0	RMS054	22.8	-	-	-	-	-	-
NbMet_LA	LG2	28.0	5.7	7.6	23.0-36.0	CL2996	30.2	-	-	-	-	-	-
	LG2	-	-	-	-	-	-	16.0	6.6	8.6	12.0-21.0	RMS082	13.5
	LG7	0.0	6.7	9.1	0.0-10.0	RMS124	0.0	7.0	8.4	11.1	0.0-20.0	RMS124	0.0
NbMet_LA/BrO2	LG7	25.9	3.3	4.3	24.7-29.0	RMS003	25.9	23.0	7.5	9.8	8.0-24.0	RMS054	22.8
	LG2	17.0	7.2	9.5	13.0-22.0	RMS082	13.5	15.0	8.4	11.3	12.0-19.0	RMS082	13.5
	LG7	0.0	6.4	8.4	0.0-10.0	RMS124	0.0	0.0	5.4	7.2	0.0-11.0	RMS124	0.0
NbMet_SA/BrO4	LG7	25.9	3.5	4.5	1.0-29.0	RMS003	25.9	25.9	2.7	3.5	1.0-30.0	RMS003	25.9
	LG2	-	-	-	-	-	-	15.0	7.0	8.8	9.0-20.0	RMS082	13.5
	LG4	-	-	-	-	-	-	20.0	2.9	3.5	15.0-33.0	CTG139	19.1
L_LA/BrO3	LG7	-	-	-	-	-	-	0.0	7.6	9.6	0.0-11.0	RMS124	0.0
	LG7	-	-	-	-	-	-	25.0	4.6	5.7	1.0-28.0	RMS146	24.7
	LG2	14.0	6.2	8.8	10.0-19.0	RMS082	13.5	18.0	3.4	4.7	10.0-22.7	RW23F13	22.2
L_SA/BrO4	LG7	-	-	-	-	-	-	0.0	6.2	8.9	0.0-12.0	RMS124	0.0
	LG7	-	-	-	-	-	-	25.9	3.6	5.1	1.0-30.0	RMS003	25.9
	LG7	6.0	7.6	11.5	0.0-13.0	RMS124	0.0	-	-	-	-	-	-
NbBr_LA	LG7	25.9	5.3	7.9	25.9-26.0	RMS003	25.9	-	-	-	-	-	-
	LG1	1.5	3.7	5.6	0.0-16.0	Rw22B6	1.5	-	-	-	-	-	-
	LG3	10.0	3.0	4.5	5.0-15.0	Rh58	10.0	-	-	-	-	-	-
NbBrMed_LA	LG2	-	-	-	-	-	-	13.5	5.8	7.6	6.0-18.0	RMS082	13.5
	LG5	-	-	-	-	-	-	22.0	4.6	5.9	11.0-32.8	RW10J19	32.8
	LG6	8.0	4.5	6.7	1.0-10.9	CL2980	10.9	-	-	-	-	-	-
NbBrBas_LA	LG7	4.0	3.8	5.5	0.0-16.0	RMS124	0.0	22.0	4.5	5.8	0.0-22.0	RMS054	22.8
	LG7	-	-	-	-	-	-	22.8	4.6	7.0	22.8-22.8	RMS054	22.8
	LG1	1.5	3.7	5.0	0.0-16.0	RW22B6	1.5	-	-	-	-	-	-
NbBrBas_LA	LG2	18.0	6.4	8.8	12.0-22.7	RW23F13	22.2	-	-	-	-	-	-
	LG4	16.0	2.8	3.7	9.0-25.0	CTG139	19.2	-	-	-	-	-	-

Parental QTLs that were recovered in the consensus female map are in bold.

Discussion

Genetic variability of traits

A transgressive segregation was observed for all measured architectural traits and in both populations suggesting a genetic determinism that involves multiple genes. It has likely resulted from an accumulation of complementary alleles in the progeny or epistatic interactions (Lynch and Walsh, 1998).

Considering the two populations, broad-sense heritabilities (H^2) were moderate to high for all variable categories (mean H^2 ranging from 0.47 to 0.71), except for the category of the branching angles, with a low mean H^2 of 0.18 for FxO and of 0.36 for FxP. Hence, genetic analysis was relevant for most of the architectural traits from our segregation populations. Similar results were obtained in apple by Segura et al. (2006, 2007) for which, H^2 ranged from 0.00 for branching density to 0.71 for number of axillary shoots. In rose, H^2 for architectural traits estimated from populations in segregation were generally higher (Kawamura et al. 2011, 2015; Gitonga et al. 2014); H^2 ranged from 0.40 (side shoots number) to 0.93 (number of nodes on the vegetative part of the order one shoot) for architectural traits at the plant and inflorescence scale. Furthermore, Crespel et al. (2014) obtained H^2 ranging from 0.48 (long axe length) to 0.98 (number of metamers on long axes) based on eight rose cultivars with contrasted shapes. Interestingly, H^2 for NbDetA and L_LA were in the same order of magnitude as mean H^2 estimated in our study for the categories of the number of determined axes and axes length respectively.

In our study, low heritabilities were estimated – mainly for the category of the branching angles - and could be explained by high percentages of σ_{gxy}^2 and/or σ_{ϵ}^2 as well as low σ_G^2 . Relatively high GxY variance has already been highlighted by Crespel et al. (2014) for the branching angle, with 19.6%. Similarly to our study, the main divergent climatic factor between both years was the quantity of cumulative radiation. High residual variances could be due to inter-structures variability leading to within-plant variability, as suggested by Kawamura et al. (2011, 2015). Measurements of a higher number of structures and during many years would certainly lead to more precise evaluation of trait variation.

Genetic linkage map

Length of parental linkage maps that were constructed in this study ranged from 267.5 to 354.6 cM and the size of the consensus female map was of 281.6 cM, which was low to moderate. Indeed, the previous parental maps of diploid roses spanned from 238.5 cM (Crespel et al. 2002) to 490.0 cM

(Yan et al. 2005), with a total length of the rose genome estimated to about 500 cM by Yan et al. (2005). Recent maps using SSR markers spanned 403 and 468 cM (Kawamura et al. 2011; Roman et al. 2015). The distance between markers varied between 4.2 and 7.2 cM, which was globally higher than the observed distance in previous studies (Crespel et al. 2002; Yan et al. 2005; Hibrand-Saint Oyant et al. 2008). Nonetheless, our distances were close to those described in Dugo et al. (2005) and Kawamura et al. (2011). Large gaps remained in our maps especially on LG5 and spanned up to 43 cM. They were particularly wide as largest gaps in previous studies ranged from 14.9 to 27 cM, with the exception of the rose consensus map with gaps up to 8 cM (Spiller et al. 2011). Distortion of markers on the female maps (23.5%) was much lower than on the male maps (67.2%). The distorted markers were located on three LGs for female maps: LG F2, LG F3, LG F4 for FxO and LG F2, LG F4, LG F5 for FxP. This was quite comparable to the distribution of distorted markers on the female map ('The Fairy') constructed by Kawamura et al. (2011). The distorted markers were located on four and six LGs for male maps: LG O1, LG O2, LG O3, LG O7 for FxO and on all LGs except LG P5 for FxP. Distorted markers have already been reported in Rosaceae species (Sargent et al. 2004; Fernández-Fernández et al. 2012; Zhang et al. 2013) and in rose (Crespel et al. 2002; Debener and Mattiesch, 1999; Yan et al. 2005; Kawamura et al. 2011). The marker distortion in our study could result from i) pre-zygotic selection of female gametes (Crespel et al. 2002; Hibrand-Saint Oyant et al. 2008) and ii) the presence of a gametophytic self-incompatibility locus mapped on LG3 (Debener et al. 2010; Spiller et al. 2011; Morimoto et al. 2015). Post-zygotic selection could also explain the high marker distortion, as around 25% of individuals were too weak or could not be propagated and therefore, were discarded. Due to the high number of distorted markers on the male maps no integrated map was constructed for each of the two populations. The characteristics of our maps made it possible to undertake a QTL analysis even though a higher genome coverage would enhance the detection.

QTL analysis

QTL detection can be highly dependent on phenotyping methods as discussed by Topp et al. (2013). Plant architecture is usually phenotyped with manual measurements, using a limited set of easily accessible variables. In rose, manual phenotyping of plant architecture concerned the number and the mean length of nodes/internodes on vegetative and inflorescence parts, shoot length, growth rate, the number of order two or three shoots, plant height and plant shape (Yan et al. 2007; Kawamura et al. 2011, 2015; Gitonga et al. 2014). The 3D digitalization enables to measure precisely a large number of architectural variables including traits that are manually hardly accessible, such as the branching angle and makes it possible to take into consideration the entire plant architecture (Morel et al. 2009; Crespel et al. 2013, 2014). Therefore, we expected to highlight new QTL regions involved in the control of architectural traits already measured or not in previous studies (Yan et al.

2007; Kawamura et al. 2011, 2014, 2015). The comparison of the locations of our mapped QTLs with those detected in Kawamura's studies seemed more relevant as many common molecular markers and the female parent ('The Fairy') were shared between our respective studies.

For FxO, all detected QTL regions might correspond to regions highlighted by Kawamura et al. (2011, 2014, 2015), except three potential new QTL regions on LG1, LG3 and LG4 gathering QTLs for the categories of the number of determined axes, the length of axes, the branching angles and the number of metamers. For FxP, all detected QTL regions might correspond to regions highlighted by Kawamura et al. (2011, 2014, 2015) as well, except one potential new QTL region on LG1 gathering QTLs for the number of determined axes and the length of axes. Several hotspots were revealed for most of the variables categories, in particular on LG2, which was not especially highlighted in previous studies (Kawamura et al. 2011, 2014, 2015). Precise measurements of most of these time-consuming variables (such as branching angle) would be nearly impossible manually, which confirm the interest of the 3D digitalization to phenotype plant architecture in order to detect supplementary QTLs.

QTL analysis revealed 26 and 40 QTLs on female and male maps respectively for FxO and 17 QTLs on both parental maps for FxP. Twice as much QTLs were detected on 'Old Blush' map as on 'Perle d'Or' and 'The Fairy' maps. This difference could result from a possibly lesser heterozygosity level of 'The Fairy' and 'Perle d'Or', with a number of monomorphic markers among the initial set of genotyped markers two and three times higher in 'Perle d'Or' and 'The Fairy' respectively than in 'Old Blush'. As for 'Perle d'Or', this difference could also result from a slightly higher distortion (+13.3%), with a distribution of distorted marker on all LGs except one.

For each population, one to four QTLs were detected per variable and each of them explained a low proportion of phenotypic variance. R^2 ranged respectively from 4.9 (NbLA/BrO3) to 20.9% (NbMet_LA/BrO2), with an average of 10.7% for FxO and from 7.6 (NbMet_SA/BrO4) to 20.4% (NbSA), with an average of 11.4% for FxP. Similar results were found for QTLs associated with architectural traits in poplar and apple (Segura et al. 2007, 2009; Fabbri et al. 2012). The number of QTLs per architectural trait ranged from one to four, with R^2 ranging from 11 to 29% in apple and from one to five, with R^2 ranging from 0.1 to 12.6% in poplar (Segura et al. 2007, 2009; Fabbri et al. 2012). Similarly to these studies, the small size of the populations used in our study certainly over-estimated R^2 , as suggested by Beavis (1998) and hypothesized by Fabbri et al. (2012). In rose, Kawamura et al. (2011, 2015) detected several QTLs with high effects ($R^2 > 20\%$, up to 42.1%) for most of the measured architectural traits. Several of them are localized in the genomic region of *RoKSN*, a floral repressor which controls the non-recurrent flowering. A correlation between the flowering behavior – segregating in the population – and the plant shape, thereby its architecture was suggested by Kawamura et al. (2011, 2015). Two hypotheses were raised to explain this

correlation: (i) pleiotropic effects of *RoKSN* on plant shape and therefore, its architecture and (ii) genetic linkage between several genes. Although the authors favored the second hypothesis, our results would rather suggest a pleiotropic effect of *RoKSN* on plant shape. Indeed, the genomic region of *RoKSN* was mapped on male maps and co-localized with only one QTL related to axes length. From our perspective, if such a genetic linkage exists, several QTLs should be mapped in this genomic region even without a functional *RoKSN* gene (our mapping populations being repeat-blooming).

In the present study, only two candidate genes (*RhSUC2* and *RhBRC1*) involved in branching control were used to construct the maps. Among the candidate genes that were mapped in previous studies (Kawamura et al. 2011, 2014, 2015), five genes involved in branching control were of particular interest such as *RoAXR* (LG2; auxin pathway), *RwMAX2* and *RwMAX3* (LG2 and LG1 respectively; strigolactone pathway) and *RoGA2ox* and *RoSLEEPY* (LG5 and LG6 respectively; gibberellin pathway). Since 1933, the inhibition of budbreak by auxin has been widely described (Thimann and Skoog, 1933; Reddy and Finlayson, 2014). One of the hypotheses to explain auxin inhibition suggests the presence of one or several second messengers which include the strigolactones (SLs). Auxin would positively regulate, *via RoAXR*, the synthesis (*RwMAX3*) and the signalization (*RwMAX2*) of SLs resulting in branching inhibition (Brewer et al. 2009; Hayward et al. 2009; Djennane et al. 2014). Negative control of budbreak by SLs would involve, in particular, *BRC1* a branching repressor (Braun et al. 2012; Leduc et al. 2014). Branching might also depend on an interaction between auxin and sugars. In rose, *RhSUC2*, a sucrose transporter, was up-regulated under favorable light bursting conditions, while it was down-regulated by exogenous auxin (Henry et al. 2011). Gibberellins (GAs) would positively regulate branching control in rose as the photocontrol of budburst inhibits the expression of GAs degradation gene (*RoGA2ox*; Choubane et al. 2012). These hormones are involved in growth control as well. Auxin is positively involved in cell division and expansion control and is likely regulated directly by sugars (Perrot-Rechenmann, 2010; Wang and Ruan, 2013). Similarly, a crosstalk between GAs and sugars to regulate hypocotyl growth in *Arabidopsis* in response to light was observed (Zhang et al. 2010). The stimulation of internode elongation by GAs was also widely demonstrated (Ingram et al. 1986; Ayano et al. 2014). As for SLs, they were shown to promote internode growth independently from GAs (de Saint Germain et al. 2013).

Some co-localizations between QTLs for plant architecture and candidate genes involved in branching and growth control were observed directly in our study and indirectly by transposition of homolog regions between our maps and Kawamura's map. QTLs for the number of determined axes and the number of branchings, thereby for the branching and QTLs for the number of metamers and the axes length, thereby for the growth might co-localize with *RwMAX2*, *RwMAX3*, *RoAXR*, *RoGA2ox* and *RoSLEEPY*, while QTLs for the number of determined axes, the number of metamers and the number

of branchings were mapped in the vicinity or directly co-localized with *RhSUC2* and *RhBRC1*. All these genes might be good candidate genes for these traits. Another possible candidate gene would be *RoFT*, a homolog of the *Arabidopsis* flowering integrator, FT (Remay et al. 2009). Indeed, one QTL for the number of axes co-localized with *RoFT* stressing the interest of the gene, as flowering and bud outgrowth are two processes tightly linked (Beveridge et al. 2003; Leduc et al. 2014; Rameau et al. 2015).

QTLxY interaction

In previous rose architecture studies, QTLxY interaction was either not assessed (Yan et al. 2007) or not significant (Kawamura et al. 2011). Yan et al. (2007) detected seven site-specific QTLs for stem thickness, shoot length and growth rate, indicating most certainly QTLxE interaction but they did not look further into it. In our study, significant QTLxY interaction was found for QTLs mapped in both parental maps in FxO and FxP without variable category specificity, and more particularly for 'The Fairy' in FxP with a significant QTLxY interaction for 47.1% of the detected QTLs. Therefore, QTLs for plant architecture $\times$ environment interaction would play an important role in adaptation to the changing environments. QTLxY interaction was mainly due to year-specific QTLs but also to difference in amplitudes of the QTL effect on the phenotype between years. Even though breeders are mainly interested in constitutive QTLs, breeding programs do not cover all regions but rather production regions; environment-specific QTLs can thus still be of use for the development of cultivars adapted to specific production environments (El-Soda et al. 2014).

Similar results were obtained in eucalyptus for traits related to growth, with a QTLxE interaction that was significant for most of QTLs detected (Bartholomé et al. 2013). More recently, in rice, Wang et al. (2014) showed that the QTLxE interaction was significant for more than 90% of the detected QTLs for three architectural traits related to grain yield. As in our study, QTLxE interaction was partly due to QTLs expressed strongly in one environment, but weakly in another.

Surprisingly, no QTLxY interaction was declared significant for some year-specific QTLs. The small size of the populations combined with the environment effect would not allow to detect QTLs with low effects. In these particular cases, QTLs considered as year-specific might instead be constitutive QTLs.

QTL x Genetic Background (GB) interaction

Most QTLs detected in one population (i.e; GB) were not in the other for both years; the QTLs effects were thus GB-specific. In rice, Wang et al. (2014) stressed the importance of the interaction between

QTLs for traits related to grain yield and genetic background, with only 20.8% of constitutive QTLs (i.e. detected in all GBs and environments). Similar results were found in rice for the number of branches and the spikelet number per panicle with only 21% of constitutive QTLs (Mei et al. 2006). Contrary to Wang et al. (2014), no QTLxYxGB interaction was revealed in our study indicating that QTLxY interaction was less sensitive to GB compared to QTL. Similar results were obtained in *Medicago truncatula* (Espinoza et al. 2012).

Consensus female map

The small sizes of the populations that were used in our study certainly under-estimated the number of QTLs with low effects (Beavis, 1998). In order to enhance QTL detection, a consensus female map was constructed from 289 individuals. Besides, as for the female maps, the moderate percentage of marker distortion (34.0%) enabled to construct a reliable consensus female map, with the exception of LG F2 where all markers were distorted. To our knowledge, no similar map was constructed in rose. The increase of the number of considered individuals should enable to (i) enhance the accuracy of QTL position estimates (i.e. to reduce confidence intervals) and R^2 estimation of QTLs that were already detected in respective female maps for both populations and (ii) to detect new QTLs with low effects (Beavis et al. 1998, Blanc et al. 2006).

Eight QTLs out of fifteen and six QTLs out of nine that were detected in both parental maps were recovered in the consensus female map in 2014 and 2015 respectively. Unfortunately, the increase of the number of individuals did not improve the QTL location estimates as it was expected. However, R^2 associated to these QTLs were lower.

Seventeen and twenty-one new QTLs were detected in 2014 and 2015 respectively with one to five QTLs per variable. They were mostly located on LG F7 – 61.1 and 71.4% of the new QTLs in 2014 and 2015 indicating a new hotspot on LG F7 (comparatively to female maps). QTLs associated to the axes length, as well as plant shape and height were located in this region on ‘Perle d’Or’ map and by Kawamura et al. (2015). Furthermore, Crespel et al. (2013) showed that the plant shape was correlated with NbDetA, AngLA/Cord, NbMet_LA and NbLA supporting the relevancy of the QTL analysis. R^2 were lower than those associated to QTLs on parental maps confirming the ‘Beavis effect’.

The advantages of multi-population QTL detection have been largely demonstrated in other studies. For example in maize, the multi-population analysis based on six connected F2 populations enabled to detect 15 new QTLs with R^2 up to 11% and to increase the accuracy of QTL position estimates for four traits related to grain yield and moisture (Blanc et al. 2006). More recently, Le Clerc et al. (2015) detected two new QTLs with low R^2 (about 5%) for carrot resistance to leaf blight with two

connected populations; the use of the joint analysis led to an increased precision concerning the QTL location estimates as well.

In our study, nine and six QTLs detected specifically in some populations (or background genetic) x year were not recovered in the multi-population analysis in 2014 and 2015 respectively. Either the allelic effects were too low to detect a multi-population QTL or there was a dilution of the effect of the QTL (Billotte et al. 2010; Pauly et al. 2012; Espinoza et al. 2012; Le Clerc et al. 2015).

All these results taken together stressed the interest of multi-population QTL analyses.

Conclusion

Many architectural traits were shown to be controlled by some QTLs with low effects located in common genomic regions underlying the interest of these regions for breeding programs. From the perspective of using selection methods for architectural traits such as marker-assisted selection (MAS), the identification of QTLs with genetic background independency and environmental stability is a success factor. In addition to their low effects, many QTLs for architectural traits that were detected in our study were GB and year-dependent, thereby complicating their transfer into cultivars with different genetic backgrounds grown in different environments.

New QTL regions were highlighted in comparison to previous studies in rose (Kawamura et al. 2011, 2014, 2015). The enhanced QTL detection probably resulted from (i) the phenotyping method, the 3D digitalization, which enabled to measure a large set of variables not necessarily accessible manually and to take into consideration the entire plant architecture and (ii) the multi-population QTL analyses. Map saturation combined with the increase of the number of individuals will be the first step to enhance the precision of QTL detection and improve the consistency in QTL detection. Recently, SNPs were developed by Koning-Boucoiran et al. (2015) and were used to construct a new map based a population in segregation resulting from the cross *R. wichurana* x 'Old Blush'. (Foucher, personal communication). As rose genome is currently being unraveled, it will be possible to identify underlying candidate genes that control phenotypic variation within the genomic regions of interest. Overall, our results helped to better understand the inheritance and the genetic architecture of architectural traits in rose. They should contribute to the optimization of genetic breeding programs aimed at improving plant shape thereby its visual quality.

References

- Akond, M., Jin, S., and Wang, X. (2012). Molecular characterization of selected wild species and miniatures roses based on SSR markers. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 147, 89–97.
- Alonso-Blanco, C., and Méndez-Vigo, B. (2014). Genetic architecture of naturally occurring quantitative traits in plants: an updated synthesis. *Curr. Opin. Plant Biol.* 18, 37–43. doi:10.1016/j.pbi.2014.01.002.
- Ando, K. (2007). Manipulation of plant architecture to enhance crop disease control. *CAB Rev. Perspect. Agric. Vet. Sci. Nutr. Nat. Resour.* 2, 026. doi:10.1079/PAVSNNR20072026.
- Ayano, M., Kani, T., Kojima, M., Sakakibara, H., Kitaoka, T., Kuroha, T., et al. (2014). Gibberellin biosynthesis and signal transduction is essential for internode elongation in deepwater rice. *Plant. Cell Environ.* 37, 2313–2324. doi:10.1111/pce.12377.
- Bartholomé, J., Salmon, F., Vigneron, P., Bouvet, J.-M., Plomion, C., and Gion, J.-M. (2013). Plasticity of primary and secondary growth dynamics in Eucalyptus hybrids: a quantitative genetics and QTL mapping perspective. *BMC Plant Biol.* 13, 120. doi:10.1186/1471-2229-13-120.
- Battey, N. H. (2000). Aspects of seasonality. *J. Exp. Bot.* 51, 1769–1780. doi:10.1093/jexbot/51.352.1769.
- Beavis, W.D. (1998). QTL analyses: power, precision, and accuracy. In: Paterson AH (ed) Molecular dissection of complex traits. CRC Press, New York, pp 145-152
- Beveridge, C. A., Weller, J. L., Singer, S. R., and Hofer, J. M. I. (2003). Axillary meristem development. Budding relationships between networks controlling flowering, branching, and photoperiod responsiveness. *Plant Physiol.* 131, 927–934. doi:10.1104/pp.102.017525.
- Billotte, N., Jourjon, M. F., Marseillac, N., Berger, A., Flori, A., Asmady, H., et al. (2010). QTL detection by multi-parent linkage mapping in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Theor. Appl. Genet.* 120, 1673–1687. doi:10.1007/s00122-010-1284-y.
- Blanc, G., Charcosset, A., Mangin, B., Gallais, A., and Moreau, L. (2006). Connected populations for detecting quantitative trait loci and testing for epistasis: an application in maize. *Theor. Appl. Genet.* 113, 206–224.
- Bowman, J. C. (1972). Genotype x Environment Interactions (1). *Ann. génétique sélection Anim.* 4, 117–123.
- Braun, N., de Saint Germain, A., Pilot, J.-P., Boutet-Mercey, S., Dalmais, M., Antoniadi, I., et al. (2012). The pea TCP transcription factor PsBRC1 acts downstream of strigolactones to control shoot branching. *Plant Physiol.* 158, 225–238. doi:10.1104/pp.111.182725.
- Brewer, P. B., Dun, E. A., Ferguson, B. J., Rameau, C., and Beveridge, C. A. (2009). Strigolactone acts downstream of auxin to regulate bud outgrowth in pea and Arabidopsis. *Plant Physiol.* 150, 482–493. doi:10.1104/pp.108.134783.
- Burnett, S., and van Iersel, M. (2008). Morphology and irrigation efficiency of *Gaura lindheimeri* grown with capacitance sensor-controlled irrigation. *HortScience* 43, 1555–1560.
- Cameron, R., Harrison-Murray, R., Atkinson, C., and Judd, H. (2006). Regulated deficit irrigation - a means to control growth in woody ornamentals. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 81, 435–443.
- Choubane, D., Rabot, A., Mortreau, E., Legourrierec, J., Péron, T., Foucher, F., et al. (2012). Photocontrol of bud burst involves gibberellin biosynthesis in *Rosa* sp. *J. Plant Physiol.* 169, 1271–1280. doi:10.1016/j.jplph.2012.04.014.
- Costes, E., Lauri, P. É., and Regnard, J. L. (2006). Analyzing fruit tree architecture: implications for tree management and fruit production. *Hortic. Rev. (Am. Soc. Hortic. Sci.)* 32. doi:10.1002/9780470767986.
- Costes, E., Lauri, P. E., Simon, S., and Andrieu, B. (2013). Plant architecture, its diversity and manipulation in agronomic conditions, in relation with pest and pathogen attacks. *Eur. J. Plant Pathol.* 135, 455–470. doi:10.1007/s10658-012-0158-3.

- Crespel, L., Chirollet, M., Durel, C. E., Zhang, D., Meynet, J., and Gudin, S. (2002). Mapping of qualitative and quantitative phenotypic traits in *Rosa* using AFLP markers. *Theor. Appl. Genet.* 133, 1207–1214. doi:10.1007/s00122-002-1102-2.
- Crespel, L., Le Bras, C., Relion, D., and Morel, P. (2014). Genotype $\times$ year interaction and broad-sense heritability of architectural characteristics in rose bush. *Plant Breed.* 133, 412–418. doi:10.1111/pbr.12157.
- Crespel, L., Le Bras, C., Relion, D., Roman, H., and Morel, P. (2015). Effect of high temperature on the production of 2n pollen grains in diploid roses and obtaining tetraploids via unilateral polyploidization. *Plant Breed.* 134, 356–364. doi:10.1111/pbr.12271.
- Crespel, L., Sigogne, M., Donès, N., Relion, D., and Morel, P. (2013). Identification of relevant morphological, topological and geometrical variables to characterize the architecture of rose bushes in relation to plant shape. *Euphytica* 191, 129–140. doi:10.1007/s10681-013-0902-6.
- Debener, T., Bretzke, M., Spiller, M., Linde, M., Kaufmann, H., Berger, R.G., and Krings, U. (2010). Genetic and molecular analyses of key loci involved in self incompatibility and floral scent in roses. *Acta Hort.* 870, 183–190.
- Debener, T., and Linde, M. (2009). Exploring complex ornamental genomes: the rose as a model plant. *CRC. Crit. Rev. Plant Sci.* 28, 267–280. doi:10.1080/07352680903035481.
- Debener, T., and Mattiesch, L. (1999). Construction of a genetic linkage map for roses using RAPD and AFLP markers. *Theor. Appl. Genet.* 99, 891–899. doi:10.1007/s001220051310.
- Demotes-Mainard, S., Huché-Thélier, L., Morel, P., Boumaza, R., Guérin, V., and Sakr, S. (2013). Temporary water restriction or light intensity limitation promotes branching in rose bush. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 150, 432–440. doi:10.1016/j.scienta.2012.12.005.
- Djennane, S., Hibrand-Saint Oyant, L., Kawamura, K., Lalanne, D., Laffaire, M., Thouroude, T., et al. (2014). Impacts of light and temperature on shoot branching gradient and expression of strigolactone synthesis and signalling genes in rose. *Plant. Cell Environ.* 37, 742–757. doi:10.1111/pce.12191.
- Donès, N., Adam, B., Barthélémy, D., and Germain, E. (2006). PiafDigit software. Available at: <http://www1.clermont.inra.fr/piaf/fr/telechargement/telecharger.php>. (last accessed on April 25, 2011).
- Dugo, M. L., Satovic, Z., Millán, T., Cubero, J. I., Rubiales, D., Cabrera, A., et al. (2005). Genetic mapping of QTLs controlling horticultural traits in diploid roses. *Theor. Appl. Genet.* 111, 511–520. doi:10.1007/s00122-005-2042-4.
- El-Soda, M., Malosetti, M., Zwaan, B. J., Koornneef, M., and Aarts, M. G. M. (2014). Genotype $\times$ environment interaction QTL mapping in plants: lessons from *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci.* 19, 390–398. doi:10.1016/j.tplants.2014.01.001.
- Espinoza, L. del C. L., Huguet, T., and Julier, B. (2012). Multi-population QTL detection for aerial morphogenetic traits in the model legume *Medicago truncatula*. *Theor. Appl. Genet.* 124, 739–754. doi:10.1007/s00122-011-1743-0.
- Evers, J. B., Vos, J., Andrieu, B., and Struik, P. C. (2006). Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red : far-red ratio. *Ann. Bot.* 97, 649–658. doi:10.1093/aob/mcl020.
- Fabbrini, F., Gaudet, M., Bastien, C., Zaina, G., Harfouche, A., Beritognolo, I., et al. (2012). Phenotypic plasticity, QTL mapping and genomic characterization of bud set in black poplar. *BMC Plant Biol.* 12, 47. doi:10.1186/1471-2229-12-47.
- Fernández-Fernández, F., Antanaviciute, L., van Dyk, M. M., Tobutt, K. R., Evans, K. M., Rees, D. J. G., et al. (2012). A genetic linkage map of an apple rootstock progeny anchored to the *Malus* genome sequence. *Tree Genet. Genomes* 8, 991–1002. doi:10.1007/s11295-012-0478-7.
- Foucher, F., Hibrand-Saint Oyant, L., Hamama, L., Sakr, S., Nybom, H., Baudino, S., et al. (2015). Towards the rose genome sequence and its use in research and breeding. *Acta Hort.* 1064, 167–175.

- Freeman, J. S., Potts, B. M., Downes, G. M., Pilbeam, D., Thavamanikumar, S., and Vaillancourt, R. E. (2013). Stability of quantitative trait loci for growth and wood properties across multiple pedigrees and environments in *Eucalyptus globulus*. *New Phytol.* 198, 1121–1234. doi:10.1111/nph.12237.
- Gallais, A. (1989). *Théorie de la sélection en amélioration des plantes*. Masson. Paris
- Girault, T., Bergougnoux, V., Combes, D., Viemont, J.-D., and Leduc, N. (2008). Light controls shoot meristem organogenic activity and leaf primordia growth during bud burst in *Rosa* sp. *Plant. Cell Environ.* 31, 1534–1544. doi:10.1111/j.1365-3040.2008.01856.x.
- Gitonga, V. W., Koning-Boucoiran, C. F. S., Verlinden, K., Dolstra, O., Visser, R. G. F., Maliepaard, C., et al. (2014). Genetic variation, heritability and genotype by environment interaction of morphological traits in a tetraploid rose population. *BMC Genet.* 15, 146. doi:10.1186/s12863-014-0146-z.
- Godin, C., and Caraglio, Y. (1998). A multiscale model of plant topological structures. *J. Theor. Biol.* 191, 1–46. doi:10.1006/jtbi.1997.0561.
- Godin, C., Costes, E., and Sinoquet, H. (1999a). A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Ann. Bot.* 84, 343–357. doi:10.1006/anbo.1999.0923.
- Godin, C., Guedon, Y., and Costes, E. (1999b). Exploration of a plant architecture database with the AMAPmod software illustrated on an apple tree hybrid family. *Agronomie* 19, 163–184. doi:10.1051/agro:19990301.
- Gontijo, L. M., Margolies, D. C., Nechols, J. R., and Cloyd, R. A. (2010). Plant architecture, prey distribution and predator release strategy interact to affect foraging efficiency of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on cucumber. *Biol. Control* 53, 136–141. doi:10.1016/j.biocontrol.2009.11.007.
- Gudin, S. (2000). Rose: genetics and breeding. *Plant Breed. Rev.* 17, 59–189.
- Hayward, A., Stirnberg, P., Beveridge, C., and Leyser, O. (2009). Interactions between auxin and strigolactone in shoot branching control. *Plant Physiol.* 151, 400–412. doi:10.1104/pp.109.137646.
- Henry, C., Rabot, A., Laloi, M., Mortreau, E., Sigogne, M., Leduc, N., et al. (2011). Regulation of RhSUC2, a sucrose transporter, is correlated with the light control of bud burst in *Rosa* sp. *Plant, Cell Environ.* 34, 1776–1789. doi:10.1111/j.1365-3040.2011.02374.x.
- Hibrand-Saint Oyant, L., Crespel, L., Rajapakse, S., Zhang, L., and Foucher, F. (2008). Genetic linkage maps of rose constructed with new microsatellite markers and locating QTL controlling flowering traits. *Tree Genet. Genomes* 4, 11–23. doi:10.1007/s11295-007-0084-2.
- Huché-Thélier, L., Boumaza, R., Demotes-Mainard, S., Canet, A., Symoneaux, R., Douillet, O., et al. (2011). Nitrogen deficiency increases basal branching and modifies visual quality of the rose bushes. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 130, 325–334. doi:10.1016/j.scienta.2011.07.007.
- Huché-Thélier, L., Morel, P., Le Coz, E., Sintès, G., Guillemain, G., and Crespel, L. (2013). Effect of continuous or discontinuous water restrictions on the architecture of two- and five-months-old garden rose (*Rosa hybrida* “Radrazz”). *Acta Hort.* 990, 363–368.
- Ingram, T. J., Reid, J. B., and Macmillan, J. (1986). The quantitative relationship between gibberellin A1 and internode growth in *Pisum sativum* L. *Planta* 168, 414–420. doi:10.1007/BF00392370.
- Joosen, R. V. L., Arends, D., Willems, L. A. J., Ligterink, W., Jansen, R. C., and Hilhorst, H. W. M. (2012). Visualizing the genetic landscape of *Arabidopsis* seed performance. *Plant Physiol.* 158, 570–89. doi:10.1104/pp.111.186676.
- Kaggwa-Asiimwe, R., Andrade-Sanchez, P., and Wang, G. (2013). Plant architecture influences growth and yield response of upland cotton to population density. *F. Crop. Res.* 145, 52–59. doi:10.1016/j.fcr.2013.02.005.
- Kawamura, K., Hibrant-Saint Oyant, L., Crespel, L., Thouroude, T., Lalanne, D., and Foucher, F. (2011). Quantitative trait loci for flowering time and inflorescence architecture in rose. *Theor. Appl. Genet.* 122, 661–675. doi:10.1007/s00122-010-1476-5.

- Kawamura, K., Hibrand-Saint Oyant, L., Foucher, F., Thouroude, T., and Loustau, S. (2014). Kernel methods for phenotyping complex plant architecture. *J. Theor. Biol.* 342, 83–92. doi:10.1016/j.jtbi.2013.10.016.
- Kawamura, K., Hibrand-Saint Oyant, L., Thouroude, T., Jeauffre, J., and Foucher, F. (2015). Inheritance of garden rose architecture and its association with flowering behaviour. *Tree Genet. Genomes* 11, 1–12. doi:10.1007/s11295-015-0844-3.
- Kawamura, K., and Takeda, H. (2002). Light environment and crown architecture of two temperate *Vaccinium* species: inherent growth rules versus degree of plasticity in light response. *Can. J. Bot. Can. Bot.* 80, 1063–1077. doi:10.1139/b02-096.
- De Keyser, E., Shu, Q. Y., Van Bockstaele, E., and De Riek, J. (2010). Multipoint-likelihood maximization mapping on 4 segregating populations to achieve an integrated framework map for QTL analysis in pot azalea (*Rhododendron simsii* hybrids). *BMC Mol. Biol.* 11, 1. doi:10.1186/1471-2199-11-1.
- Khayat, E., and Zieslin, N. (1982). Environmental factors involved in the regulation of sprouting of basal buds in rose plants. *J. Exp. Bot.* 33, 1286–1292. doi:10.1093/jxb/33.6.1286.
- Knapp, S. J., and Bridges, W. C. (1990). Using molecular markers to estimate quantitative trait locus parameters: power and genetic variances for unreplicated and replicated progeny. *Genetics* 126, 769–77.
- Koning-Boucoiran, C. F. S., Esselink, G. D., Vukosavljev, M., van 't Westende, W. P. C., Gitonga, V. W., Krens, F. A., et al. (2015). Using RNA-Seq to assemble a rose transcriptome with more than 13,000 full-length expressed genes and to develop the WagRhSNP 68k Axiom SNP array for rose (*Rosa* L.). *Front. Plant Sci.* 6, 249. doi:10.3389/fpls.2015.00249.
- Kool, M. (1996). System Development of Glasshouse Roses. Ph.D. thesis, Wageningen.
- Kosambi, D. D. (1944). The estimation of map distances from recombination values. *Ann. Eugen.* 12, 172–175. doi:10.1111/j.1469-1809.1943.tb02321.x.
- Le Clerc, V., Marques, S., Suel, A., Huet, S., Hamama, L., Voisine, L., et al. (2015). QTL mapping of carrot resistance to leaf blight with connected populations: stability across years and consequences for breeding. *Theor. Appl. Genet.* 128, 2177–2187. doi:10.1007/s00122-015-2576-z.
- Leduc, N., Roman, H., Barbier, F., Péron, T., Huché-Théliér, L., Lothier, J., et al. (2014). Light signaling in bud outgrowth and branching in plants. *Plants* 3, 223–250. doi:10.3390/plants3020223.
- Li-Marchetti, C., Le Bras, C., Relion, D., Citerne, S., Huché-Théliér, L., Sakr, S., et al. (2015). Genotypic differences in architectural and physiological responses to water restriction in rose bush. *Front. Plant Sci.* 6, 355. doi:10.3389/fpls.2015.00355.
- Lynch M, Walsh B (1998). Genetics and Analysis of Quantitative Traits. Sinauer Ass.: Sunderland, MA.
- Manichaikul, A., Moon, J. Y., Sen, S., Yandell, B. S., and Broman, K. W. (2009). A model selection approach for the identification of quantitative trait loci in experimental crosses, allowing epistasis. *Genetics* 181, 1077–1086. doi:10.1534/genetics.108.094565.
- Mei, H. W., Xu, J. L., Li, Z. K., Yu, X. Q., Guo, L. B., Wang, Y. P., et al. (2006). QTLs influencing panicle size detected in two reciprocal introgressive line (IL) populations in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 112, 648–656. doi:10.1007/s00122-005-0167-0.
- Meng, J., Li, D., Yi, T., Yang, J., and Zhao, X. (2009). Development and characterization of microsatellite loci for *Rosa odorata* var. *gigantea* Rehder & E. H. Wilson (Rosaceae). *Conserv. Genet.* 10, 1973–1976. doi:10.1007/s10592-009-9871-7.
- Morel, P., Galopin, G., and Donès, N. (2009). Using architectural analysis to compare the shape of two hybrid tea rose genotypes. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 120, 391–398. doi:10.1016/j.scienta.2008.11.039.
- Morimoto, T., Akagi, T., and Tao, R. (2015). Evolutionary analysis of genes for S-RNase-based self-incompatibility reveals S Locus duplications in the ancestral Rosaceae. *Hortic. J.* 84, 233–242. doi:10.2503/hortj.MI-060.

- Nanson, A. (1970). L'hérabilité et le gain d'origine génétique dans quelques types d'expériences. *Silvae Genet.* 19, 113–121.
- Niinemets, U., and Lukjanova, A. (2003). Total foliar area and average leaf age may be more strongly associated with branching frequency than with leaf longevity in temperate conifers. *New Phytol.* 158, 75–89. doi:10.1046/j.1469-8137.2003.00712.x.
- Pauly, L., Flajoulot, S., Garon, J., Julier, B., Béguier, V., and Barre, P. (2012). Detection of favorable alleles for plant height and crown rust tolerance in three connected populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Theor. Appl. Genet.* 124, 1139–1153.
- Perrot-Rechenmann, C. (2010). Cellular responses to auxin: division versus expansion. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2, a001446. doi:10.1101/cshperspect.a001446.
- Rameau, C., Bertheloot, J., Leduc, N., Andrieu, B., Sakr, S., and Foucher, F. (2015). Multiple pathways regulate shoot branching. *Front. Plant Sci.* 5. doi:10.3389/fpls.2014.00741.
- Reddy, S., and Finlayson, S. A. (2014). Phytochrome B promotes branching in Arabidopsis by suppressing auxin signaling. *Plant Physiol.* 164, 1542–1550. doi:10.1104/pp.113.234021.
- Remay, A., Lalanne, D., Thouroude, T., Le Couviour, F., Hibrand-Saint Oyant, L., and Foucher, F. (2009). A survey of flowering genes reveals the role of gibberellins in floral control in rose. *Theor. Appl. Genet.* 119, 767–781. doi:10.1007/s00122-009-1087-1.
- Roman, H., Rapicault, M., Miclot, A. S., Larenaudie, M., Kawamura, K., Thouroude, T., et al. (2015). Genetic analysis of the flowering date and number of petals in rose. *Tree Genet. Genomes* 11, 85. doi:10.1007/s11295-015-0906-6.
- de Saint Germain, A., Ligerot, Y., Dun, E. A., Pillot, J.-P., Ross, J. J., Beveridge, C. A., et al. (2013). Strigolactones stimulate internode elongation independently of gibberellins. *Plant Physiol.* 163, 1012–1025. doi:10.1104/pp.113.220541.
- Sargent, D. J., Davis, T. M., Tobutt, K. R., Wilkinson, M. J., Battey, N. H., and Simpson, D. W. (2004). A genetic linkage map of microsatellite, gene-specific and morphological markers in diploid *Fragaria*. *Theor. Appl. Genet.* 109, 1385–1391. doi:10.1007/s00122-004-1767-9.
- Segura, V., Cilas, C., Laurens, F., and Costes, E. (2006). Phenotyping progenies for complex architectural traits: a strategy for 1-year-old apple trees (*Malus x domestica* Borkh.). *Tree Genet. Genomes* 2, 140–151. doi:10.1007/s11295-006-0037-1.
- Segura, V., Denancé, C., Durel, C.-E., and Costes, E. (2007). Wide range QTL analysis for complex architectural traits in 1-year-old apple progeny. *Genome* 50, 159–171.
- Segura, V., Durel, C.-E., and Costes, E. (2009). Dissectioning apple tree architecture into genetic, ontogenetic and environmental effects: QTL mapping. *Tree Genet. & Genomes* 5, 165–179.
- Spiller, M., Linde, M., Hibrand-Saint Oyant, L., Tsai, C.-J., Byrne, D. H., Smulders, M. J. M., et al. (2011). Towards a unified genetic map for diploid roses. *Theor. Appl. Genet.* 122, 489–500. doi:10.1007/s00122-010-1463-x.
- Thimann, K. V., and Skoog, F. (1933). Studies on the growth hormone of plants: III. The inhibiting action of the growth substance on bud development. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 19, 714–716.
- Topp, C. N., Iyer-Pascuzzi, A. S., Anderson, J. T., Lee, C.-R., Zurek, P. R., Symonova, O., et al. (2013). 3D phenotyping and quantitative trait locus mapping identify core regions of the rice genome controlling root architecture. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 110, 1695–1704. doi:10.1073/pnas.1304354110.
- Van Ooijen, J.W. (1992). Accuracy of mapping quantitative trait loci in autogamous species. *Theor. Appl. Genet.* 84: 803–811.
- Van Ooijen, J.W. (2004). MAPQTL 5.0 software for the mapping of quantitative trait loci in experimental populations. Plant Research International, Wageningen.
- Van Ooijen, J.W. (2011). Multipoint maximum likelihood mapping in a full-sib family of an outbreeding species. *Genetics Research.* 93, 5, 343–349.

- Voorrips, R.E. (2002). MapChart: Software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs. *The Journal of Heredity* 93, 77-78.
- Wang, X., Pang, Y., Zhang, J., Zhang, Q., Tao, Y., Feng, B., et al. (2014). Genetic background effects on QTL and QTL×environment interaction for yield and its component traits as revealed by reciprocal introgression lines in rice. *Crop J.* 2, 345–357. doi:10.1016/j.cj.2014.06.004.
- Wang, L., and Ruan, Y.-L. (2013). Regulation of cell division and expansion by sugar and auxin signaling. *Front. Plant Sci.* 4, 163. doi:10.3389/fpls.2013.00163.
- White, J. (1979). The plant as a metapopulation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10, 109–145. doi:10.1146/annurev.es.10.110179.000545.
- Wünsche, J. N., and Lakso, A. N. (2000). Apple tree physiology - implications for orchard and tree management. *Compact Fruit Tree* 33, 82–88.
- Yan, Z., Denneboom, C., Hattendorf, A., Dolstra, O., Debener, T., Stam, P., et al. (2005). Construction of an integrated map of rose with AFLP, SSR, PK, RGA, RFLP, SCAR and morphological markers. *Theor. Appl. Genet.* 110, 766–777.
- Yan, Z., Visser, P. B., Hendriks, T., Prins, T. W., Stam, P., and Dolstra, O. (2007). QTL analysis of variation for vigour in rose. *Euphytica* 154, 53–62. doi:10.1007/s10681-006-9269-2.
- Zhang, Y., Liu, Z., Wang, L., Zheng, S., Xie, J., and Bi, Y. (2010). Sucrose-induced hypocotyl elongation of Arabidopsis seedlings in darkness depends on the presence of gibberellins. *J. Plant Physiol.* 167, 1130–1136. doi:10.1016/j.jplph.2010.03.007.
- Zhang, R., Wu, J., Li, X., Khan, M. A., Chen, H., Korban, S.S., et al. (2013). An AFLP, SRAP, and SSR genetic linkage map and identification of QTLs for fruit traits in pear (*Pyrus L.*). *Plant Mol. Biol. Report.* 31, 678–687. doi:10.1007/s11105-012-0544-1.

Supplementary data

Table S1 | SSRs used to construct the genetic maps of the 'Fxo' and 'Fxp' populations. The SSRs were amplified in multiplex. The obtained size, the expected localization on the integrated consensus map (ICM) of rose (Spiller et al. 2011) and the sequences of forward and reverse primers are indicated.

Multiplex set	Name	SSR motif	Obtained size (bp)	Expected localization on LG of the ICM of rose	Sequence of primers (5'-3')
1	CL2980	(AG) ₁₆	224-238	6	F: CCCTATTCGATTTTCGAGTGC R: ACTTGGCTCGACGGATACAC
1	Rw14H21	(CT) ₁₆ (GA) ₁₅	118-145	5	F: ATCATGTGCACTCTCCTGGT R: AATTGTGGGCTGGAAATATG
1	CTG21	(TTC) ₂₀	121-133	3	F: CACAGTTTCCATTAACACAGCA R: CAAGAGGAGGCAAGAGGATG
1	Rw59A12	(TC) ₁₉	206-230	2	F: GGAAGGTGCGTATGCAAAAT R: GAGAGGCTCATGCGCTTTAT
2	H24D11	(TC) ₉	161-170	5	F: CCTCCTCAGCTTTCCTCCTT R: CAGCAACCATCTCTTCGTGA
2	CTG623	(CT) ₁₆	211-265	6	F: CCCCTGACCCCAACAGAGTA R: GGCTTCTGAAAACCCAGTCA
2	Rw35C24	(AG) ₉ X(AG) ₈	244-256	3	F: GGCGAATCGAGATTCAGAGA R: GGATTAGCCCAAGTCCAGGT
2	Rw55E12	(TC) ₉	178-184	4	F: CGGTGGTTGGACATTAAAGC R: GGAGGCAACAGCACACTCTC
3	H10D03	(TC) ₁₁	221-235	7	F: CAATTCAAAACCCGCTCT C: GCAGAGTCAACGAACCATA
3	CTG172	(AAG) ₈	143	2	F: ACAACACCACTAGAACTTGAGC R: GCTCAACAGCAACAACCTCA
3	BFACT47	NA	145-148	3	F: ATCGTACCTATGCATCATCTGC R: AGGCAGGACCATCAACTAAGAG
4	H23O17	(CT) ₁₁	215-219	1	F: ACACCAAGCAAAACCAACC R: AGCACGAAAACCGAGAGAGA
4	Rw53O21	(GA) ₁₄	156-172	4	F: GCGTTCAAAACCGATTCTTC R: GACTCTGCCGGAGCAGATAG
4	H9B07	(AAG) ₆	218-227	1	F: TGTGGTTTTGCCTCACAAG R: GACAATGACCTTCAACATCA
4	Rw32K24	(TC) ₈	180-186	NA	F: ACGGAACCAAAACCCATC R: GCCACTACTGTTCCCTCCAC
5	Rw22A3	(TTC) ₆	142-153	6	F: AGAGAATTGAAAAGGGCAAG R: GAGCAAGCAAGACACTGTAA
5	CL3881	(TTTG) ₄	230-240	4	F: GACAACGACCACCACTTG R: CCAAAGCAACATTGTCAAAAGA
6	RMS147	AT>	143-202	2	F: CCAATCTCAATAACACCGAGC R: TCTTTGTGCTGCTAATGCTCA
6	Rw15D15	(CT) ₁₁	281-205	7	F: CGGCTAGCAATCAGTGACAA R: GGTCTTCCCTAATGCCCAAT
6	Rw10M24	(CT) ₇ (TA) ₄	248-265	7	F: TTAATCCAAGGTCAAAGCTG R: TCTCTTCCCTCTCACTCT
7	Rw52D4	(TTC) ₇	210-213	5	F: GGCAGTTGCTGTGCAGTG R: TTGTGCCGACTCAAAATCAA
7	CTG356	(GGA) ₁₅	172-210	NA	F: GTCATCAAGGAGGACCAGGA R: GATCAGCGACCACCATGTC
7	Rh58	NA	245-287	3	F: ACAATTTAGTGCGGATAGAACAC R: GGAAAGCCCGAAAGCGTAAGC
7	Rh80	NA	123-135	2	F: CATGCCAAACGAAATGAGTTA R: TTATCTAAAGGGCTGCTGTAAGTT
8	CL2845	(AAG) ₁₇	293-296	5	F: ACAACCCGTAACGACCTG R: ATATGGTGCCTTTGGTGAA
8	H22C01	(TC) ₉	216-232	5	F: TCATAACCAACCATCTCCATCA R: AGGATTTACCCAGAACACG
8	Rw20I17	(TG) ₉	151-154	4	F: TTCCTCTTCTCCTCCTCGT R: AGCAGTTTCTGGCGAGTTA
9	Rw10J19	(GAA) ₉	241-257	5	F: GCGAGTTGACGACGAGTT R: GGGTGGGCTTCTTAGTTA
9	H2F12	(TC) ₁₉	222-231	4	F: TGGCCAACCTCTCTGTCT R: TCCAGCTTCGCTTTGTTAT

9	CL4230	(CTT) ₂₀	100-123	4	F: GGATTCATGTGGGTGAAACA R: GCTCGAATTCGAGAAAAGTG
9	H22F01	NA	232-244	5	F: ACCATTTCCGAGCGACTCTA R: GAGGAGGAGGTGTGAATGGA
10	Rw3K19	(CAA) ₆	433	NA	F: GCCATCACTAACGCCACTAAA R: GCGTCGTTTCGCTTTGTTT
10	Rw23F13	(CT) ₁₄	204-209	2	F: TGCAATTCATCCCTCTCACTG R: TCAAATGCATGCTGAAAGGA
10	Rh98	NA	153-163	4	F: GGCCTCTAGAGTTTGGGATAGCAG R: ACGACGTCAATAAATCCATCAGTC
10	H20D08	(TC) ₁₀	232-249	4	F: TTCGGCTCTCTCTCTGCTC R: GACATTACAGCGACGAAGCA
11	Rw55D22	(G) ₁₂	201-204	6	F: GATCCGTTTAAAGTAACCTTT R: CCACAAGGATTCTGATTTAT
11	RMS070	GA	153-167	1	F: TGCCTCTCGATACAAACC R: AATAAGAACCAATACCCGAAGAG
11	RMS129	GT	241-255	NA	F: ACGTGCACACACTCACACAC R: ACTGATGCAGTTTGTCTGTA
11	RMS132	GA	183-200	2	F: TGTGGTTATGAATTGCTGGTG R: TTCAGTTTGGTTGAATGGGAG
12	RMS124	GT	101-105	NA	F: TTTGTGGTCGTGTGTGTAT R: AGGCACAAATACTATCCACTG
12	RMS003	GA	151-175	7	F: TGGGAAAGGGAAGCAACA R: AAGGTAGGCAGAAGTGACAGACAT
12	RMS140	GT	96-124	NA	F: CCAATAGCGATGCAATGAGA R: TTGGCTACCACTAACCTCCC
12	RMS137	GA	212-233	2	F: TGTACATGATGATGGGACGC R: GGCAATTGCAAAGACAGTCA
13	RMS108	GA	175-185	6	F: GATCGCCATGGCATGTAAG R: TTCTTCTAGTTCCGGCTGC
13	Rog9	(AG) ₁₃	122-156	NA	F: TCCTGAAAACGAAGCTCC R: TTCTCCGCCATATCCAATG
13	RMS082	2xGA	102-122	NA	F: AACAAACACGCGGAATATG R: TGCAGTTGGAGTTGGAGTTG
13	RMS141	GT	182-203	NA	F: ACAGAGACTTGACGCTGCAT R: AGCGTGTGTAGCTAGGGAGC
14	RMS015	GA	175-184	1	F: TAATGTAGGCAGATATAAAGGAGT R: GCAGCTGCACAACAAGGAA
14	Rw16E19	(TTC) ₉	202	3	F: CCAACAAACACGAGGAATGA R: CCACACTGATGTTCCAGCAC
14	H17C12	(TC) ₁₄	218-242	NA	F: TGGAGCTCTCGCTCTAGGTC R: CGCAAATAGTGACAGGAGCA
15	Rh50	NA	303-333	3	F: TGATGAAATCATCCGAGTGTGAG R: TCACTTTTCATTGGAATGCCAGAA
15	RMS034	GA	122-141	5	F: GCTTCTCGGTCTCGTCTCTC R: CTCCCGCTCAAATCAATAAATCTC
15	RMS126	GT	207-209	NA	F: AACGACCGCCTAGGAGAAA R: TTGTTTCTGTTGCAATGGGT
16	Rog5	(GA) ₁₀	133-164	4	F: ATTTTAGTTTCTAGAGCAGA R: ATCGTGGTATTTTCATCGG
16	RMS144	GT	195-201	NA	F: TTTATCACTGTCAAGGCATTA R: GAGTCCATGAGGTGTTTCC
17	RMS146	GT	171-189	7	F: ACAAGGCATTACCTTGTTT R: TTTCTGGGCCTGCATAAATA
17	RMS088	GA	193-208	NA	F: TCCTGATTCGTATCATCCACTG R: GAAGGCCTCAAGGTTCTCT
17	RMS054	AT&GA	104-121	NA	F: CTGGGAGGAGAACTCTGTCA R: TAGCTTATTAGTCTGCATTGATGA
18	H22E04	(AAG) ₇	241-244	6	F: GACATCACCACCACACAAG R: AACCAAGGTTTCCAGTTCCA
18	RMS060	GA	142-196	1	F: CATTCAATTTGACTCTAAGGA R: TATTCTGGTCTAAGCTATTGTAA
18	Rw12J12	(CT) ₁₁	291-311	3	F: CAGTGTCCATGCTGACGAGT R: TGCTCCTGTTTTCTCTTTGCT
18	RhAB9	GA	97-118	1	F: GTCAATTTGTGCATAAGCTC R: GTGAGAACAGATGAGAAATG
19	RhAB38	NA	146-171	NA	F: GAGGTGGTTCGATTCCATGTC R: TTACCGTTCTACCTAAGTGACTAAC

19	Rw29B1	(AATT) ₄ (AT) ₄	340-353	NA	F: GTGGCAAGCTCTATGAGTTC R: CCCACCTTAAATTAGCTTCA
19	CTG139	(CT) ₂₂	235-243	4	F: AAAACCGCACACACACTC R: GTCGTCCGAGCAGAAGGAT
19	Rw54N22	(TC) ₉ X(TC) ₈	218-225	2	F: CTCAACTTCCCCGCCTTATC R: CTCGGCAGCTCCACTATCTC
20	H5F12	(TC) ₁₉	135-144	1	F: TGGCCAACCTCTCTGTCT R: TCCCAGCTTCGCTTTGTTAT
20	RMS066	GA	185-201	7	F: TCCACCCACAGACCACAG R: AAGCTCCCTACGATTCTACTC
21	CL2002	(TCAT) ₄	195	5	F: GAAGCAGGGAAGATCCATGA R: GGCCCAATGCTCACACTAAT
21	Rw55C6	(CT) ₁₁	247-275	4	F: GTGGATTTTCAGAGATACGC R: TCACAGACAGGACCACCTAT
21	Rw22B6	(CAT) ₇	167-215	7	F: ACAGTGAGTTGTTGCTTCT R: TTCATTGCTAGGAAGCAGTA
22	Rw5G14	(AG) ₇ (G) ₈	240-252	7	F: TGGTTTGGGTTTTGTGTCT R: GCACAGTCTCCACCTGACAA
22	Rw61F2	(GA) ₁₄	250-284	6	F: GTTGGAATTGCAGAGTGAT R: AACTAAAGGCAGGCCACTAA
22	H4F06	(AAG) ₅	214-217	NA	F: TTTAAAGCCTCCCTCTTCC LO7291 R: CCTACCGGACAATCAGAGGA
22	CL2996	(CCG) ₁₇	178-188	2	F: GCCACCATAGCAGAGACAT R: GGGCAGAGAAGAAGTTGACG
23	Rh72	NA	251-268	7	F: CCAAAAGACGCAACCCTACCATAA R: TCAAAACGCATGATGCTTCCACTG
23	RMS043	GA	204-226	7	F: GATCAAAGATGGGTTCTCCTCTC R: AGGGGAATCTTTGAAAGTCGTTT

NA: not available

Table S2 | Genes used to construct the genetic maps of the 'FxO' and 'FxP' populations. The sequences of forward and reverse primers are indicated.

Gene	Primer (5'-3')
<i>RhSUC2</i>	F: CGCTGGCTATCTTTGCTGTCTT R: TGGCCTGCACCAGAATTGCT
<i>RhBRC1</i>	F: CTCAATCAGGCAGGAGCTGAAATC R: GTTGTAGACCTCCCATGGTTTTCC

Table S3 | Mean phenotypic values for the parents ‘The Fairy’, ‘Old blush’ and ‘Perle d’Or’, and the range of values for the progenies (F1).

Variable	‘The Fairy’		‘Old Blush’		‘Perle d’Or’		‘The Fairy’ x ‘Old Blush’		‘The Fairy’ x ‘Perle d’Or’	
	Genotypic mean						Range of F1			
	2014	2015	2014	2015	2014	2015	2014	2015	2014	2015
NbDetA	190.3	105.7	59.0	45.0	41.0	32.7	22.0 - 257.0	25.0 - 200.0	8.0 - 261.0	5.0 - 283.0
NbDetA/BrO ₃	44.7	30.3	18.0	16.0	11.7	12.3	7.0 - 41.0	7.0 - 40.0	3.0 - 47.0	1.0 - 43.0
NbDetA/BrO ₄	107.3	61.0	30.0	24.0	18.0	13.0	0.0 - 131.0	2.0 - 94.0	0.0 - 151.0	0.0 - 125.0
NbDetA/BrO ₅	33.3	10.3	7.0	1.0	6.3	4.0	0.0 - 84.0	0.0 - 69.0	0.0 - 119.0	0.0 - 126.0
NbMet	619.0	371.3	417.3	307.5	189.7	174.3	108.0 - 917.0	110.0 - 699.0	44.0 - 928.0	38.0 - 846.0
NbLA	31.3	19.0	38.7	28.0	17.3	16.7	6.0 - 47.0	6.0 - 42.0	3.0 - 60.0	2.0 - 55.0
NbLA/BrO ₃	20.3	11.7	14.67	13.0	7.7	9.7	1.0 - 26.0	2.0 - 24.0	2.0 - 25.0	0.0 - 25.0
NbLA/BrO ₄	6.7	4.3	18.7	12.0	5.0	4.7	0.0 - 20.0	0.0 - 20.0	0.0 - 33.0	0.0 - 31.0
NbSA	159	86.7	20.3	17.0	23.7	16.0	8.0 - 210.0	5.0 - 164.0	5.0 - 223.0	1.0 - 243.0
NbSA/BrO ₃	24.4	18.67	3.3	3.0	4.0	2.7	4.0 - 22.0	3.0 - 23.0	1.0 - 31.0	0.0 - 26.0
NbSA/BrO ₄	100.7	56.67	11.3	12.0	13.0	8.3	0.0 - 116.0	0.0 - 78.0	0.0 - 124.0	0.0 - 116.0
NbSA/BrO ₅	33	10.33	5.3	1.0	5.3	4.0	0.0 - 82.0	0.0 - 66.0	0.0 - 117.0	0.0 - 125.0
NbMet_LA	13.2	13.6	9.7	9.5	8.6	8.4	8.6 - 14.7	9.1 - 15.5	6.4 - 17.0	8.2 - 16.1
NbMet_LA/BrO ₂	28.9	21.0	13.1	15.5	8.9	8.4	12.5 - 32.0	10.0 - 32.3	5.0 - 33.7	7.0 - 27.7
NbMet_LA/BrO ₃	12.4	13.9	10.5	9.9	8.9	8.6	7.4 - 14.6	6.7 - 16.3	5.8 - 14.6	5.7 - 15.7
NbMet_LA/BrO ₄	8.5	7.7	8.6	7.4	8.5	8.0	5.0 - 14.0	5.0 - 12.0	5.0 - 15.0	5.0 - 13.3
NbMet_SA	1.3	1.3	2.3	2.5	1.8	2.2	1.3 - 2.8	1.4 - 2.9	1.1 - 3.4	1.3 - 4.0
NbMet_SA/BrO ₃	2.0	1.6	2.5	3.6	2.0	1.7	1.6 - 3.4	1.5 - 3.3	1.0 - 3.4	1.0 - 3.6
NbMet_SA/BrO ₄	1.3	1.2	2.2	2.2	1.6	2.2	1.0 - 2.6	1.1 - 3.1	1.0 - 4.0	1.0 - 3.2
NbMet_SA/BrO ₅	1.1	1.0	2.3	1.0	1.9	1.5	0.0 - 2.6	1.0 - 2.7	1.0 - 4.0	1.0 - 4.0
L_LA (cm)	25.6	22.4	20.1	21.2	20.6	13.8	14.6 - 45.5	15.2 - 33.1	6.9 - 47.4	7.1 - 40.0
L_LA/BrO ₂ (cm)	64.0	38.3	41.3	45.6	26.6	14.8	33.4 - 124.4	19.3 - 91.0	8.3 - 139.9	7.8 - 71.5
L_LA/BrO ₃ (cm)	23.74	22.8	23.8	24.2	20.3	13.1	12.8 - 54.8	7.9 - 36.3	4.6 - 43.8	5.1 - 39.4
L_LA/BrO ₄ (cm)	11.38	9.7	14.2	11.5	15.8	15.5	5.3 - 50.0	2.1 - 21.9	3.8 - 30.6	2.1 - 30.3
L_SA (cm)	1.32	1.5	2.9	5.6	3.1	5.1	1.1 - 6.0	1.7 - 8.0	0.9 - 5.9	1.3 - 38.9
L_SA/BrO ₃ (cm)	2.3	1.5	4.4	7.5	4.0	1.1	1.4 - 8.0	1.1 - 6.9	0.5 - 7.2	0.4 - 6.0
L_SA/BrO ₄ (cm)	1.3	1.0	2.4	2.2	2.5	3.4	0.7 - 4.2	0.7 - 3.3	0.4 - 6.5	0.6 - 4.1
L_SA/BrO ₅ (cm)	0.8	0.5	2.2	3.5	2.7	2.1	0.5 - 3.6	0.4 - 2.3	0.3 - 2.9	0.3 - 2.4
NbBrO	5.7	5.0	5.0	4.5	5.7	5.0	3.0 - 6.0	4.0 - 7.0	3.0 - 6.0	3.0 - 6.0
NbBr_LA	5.5	5.1	1.5	1.4	2.0	1.7	1.2 - 6.4	1.1 - 5.3	1.1 - 6.0	0.3 - 5.6
NbBrTop_LA	3.0	3.0	1.7	0.9	1.5	0.8	0.7 - 3.5	0.6 - 3.7	0.1 - 4.3	0.0 - 3.8
NbBrMed_LA	2.9	2.1	1.3	0.4	1.3	0.6	0.0 - 1.0	0.1 - 2.7	0.0 - 1.1	0.3 - 2.7
NbBrBas_LA	0.3	0.1	0.7	0.1	0.2	0.3	0.5 - 2.9	0.0 - 0.6	0.0 - 2.8	0.0 - 1.1
AngLA/Cord (°)	109.5	95.4	73.9	71.5	61.1	63.7	31.3 - 150.3	38.1 - 153.3	39.8 - 144.2	44.1 - 130.1
AngLA/Cord/BrO ₂ (°)	113.3	103.9	71.5	60.9	62.2	59.3	38.4 - 141.3	32.1 - 142.6	35.0 - 154.3	43.7 - 131.4
AngLA/Cord/BrO ₃ (°)	114.1	100.6	73.6	71.6	69.0	56.7	23.8 - 154.6	40.4 - 155.3	31.8 - 156.9	33.6 - 137.3
AngLA/Cord/BrO ₄ (°)	98.9	76.5	79.9	73.3	54.3	74.4	25.1 - 171.2	30.7 - 169.0	31.4 - 156.0	19.8 - 137.0
AngSA/Cord (°)	97.6	88.4	85.0	83.5	65.8	63.6	42.1 - 144.7	49.8 - 139.7	49.4 - 130.3	53.7 - 118.2
AngSA/Cord/BrO ₃ (°)	109.9	111.4	81.3	73.8	72.7	82.3	30.0 - 154.0	49.5 - 144.8	51.8 - 149.5	43.1 - 126.9
AngSA/Cord/BrO ₄ (°)	95.8	84.0	86.9	81.7	64.9	52.2	41.0 - 144.2	48.4 - 141.6	19.9 - 139.1	49.3 - 123.5
AngSA/Cord/BrO ₅ (°)	86.5	60.4	76.1	103.5	58.6	75.2	13.0 - 166.5	32.6 - 139.2	2.9 - 141.9	39.8 - 154.2

Table S4|Contribution of the 30 architectural variables to the formation of principal components (PC) 1, 2 and 3 of the PCA for FxO in 2014 and 2015.

Variable	Contribution of variable (%)					
	2014			2015		
	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3
NbDetA	10.4	0.0	3.7	13.1	0.9	0.6
NbDetA/BrO3	8.7	1.6	0.4	6.2	3.1	7.6
NbDetA/BrO4	10.9	0.0	2.0	12.3	0.3	0.4
NbMet	9.0	3.4	1.5	11.1	2.0	2.3
NbLA	4.9	9.7	0.1	5.8	4.1	7.6
NbLA/BrO3	3.9	9.7	1.1	3.5	0.0	14.5
NbLA/BrO4	2.5	4.8	0.4	3.6	10.2	0.5
NbSA	9.4	0.6	4.8	11.8	0.2	2.7
NbSA/BrO3	6.0	3.1	0.1	4.2	7.2	0.1
NbMet_LA	0.0	4.2	0.4	0.2	6.8	0.6
NbMet_LA/BrO2	4.8	0.9	0.1	1.8	5.9	4.0
NbMet_LA/BrO3	0.1	0.2	2.2	3.3	1.1	0.3
NbMet_LA/BrO4	0.3	2.7	0.1	0.0	0.2	0.6
L_LA	3.5	1.5	4.2	1.7	2.2	3.2
L_LA/BrO2	0.5	5.0	0.0	0.3	2.0	7.6
L_LA/BrO3	2.6	0.0	9.9	0.1	4.0	4.4
NbMet_SA	1.7	6.6	2.5	1.3	2.6	3.1
NbMet_SA/BrO3	0.6	2.0	4.5	0.0	5.1	0.0
NbMet_SA/BrO4	0.5	2.8	8.3	0.1	6.4	0.1
L_SA	3.9	1.6	7.2	6.7	1.1	2.0
L_SA/BrO3	1.3	0.0	10.7	0.1	5.1	2.3
L_SA/BrO4	1.4	0.2	14.9	0.0	7.9	1.3
AngSA/Cord/BrO3	0.1	2.5	3.0	0.0	1.5	0.5
AngLA/Cord/BrO2	0.0	4.3	1.4	0.4	1.9	0.9
AngLA/Cord/BrO4	0.1	0.5	4.3	0.0	1.0	0.2
NbBrO	1.3	1.5	4.6	2.3	4.9	3.4
NbBr_LA	3.5	10.8	2.8	3.1	4.3	11.2
NbBrTop_LA	0.4	12.7	2.5	0.4	4.7	11.1
NbBrMed_LA	2.3	2.7	1.2	5.0	2.6	3.2
NbBrBas_LA	5.5	4.2	1.4	1.7	0.8	3.7

Selected variables for QTL analysis are in bold

Table S5 | Contribution of the 35 architectural variables to the formation of principal components (PC) 1, 2 and 3 of the PCA for FxP in 2014 and 2015.

Variable	Contribution of variables (%)					
	2014			2015		
	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3
NbDetA	6.5	3.8	1.3	6.8	4.8	0.0
NbDetA/BrO3	4.8	1.6	3.2	6.9	0.0	0.6
NbDetA/BrO4	7.0	3.8	0.3	7.4	3.5	0.4
NbMet	5.3	4.5	2.4	5.9	5.3	0.7
NbLA	2.2	6.9	3.4	2.6	7.5	2.9
NbLA/BrO3	3.7	4.3	0.0	4.3	1.9	3.9
NbSA	6.9	2.7	0.8	7.1	3.6	0.0
NbSA/BrO3	2.7	0.0	7.3	4.7	0.9	0.3
NbSA/BrO4	7.4	2.6	0.0	7.8	1.8	0.2
NbMet_LA	0.6	7.5	3.1	1.0	6.5	7.5
NbMet_LA/BrO2	4.5	0.4	3.9	5.8	1.3	0.1
NbMet_LA/BrO3	0.4	0.8	1.8	0.5	0.1	3.5
NbMet_LA/BrO4	0.0	1.1	0.3	0.1	0.1	9.1
L_LA	1.6	10.4	0.3	1.2	6.8	6.5
L_LA/BrO2	5.4	0.9	1.1	5.3	1.3	0.2
L_LA/BrO3	1.6	3.8	5.7	0.7	0.0	5.0
L_LA/BrO4	0.1	3.4	2.7	0.0	0.1	8.0
NbMet_SA	0.8	0.2	4.8	1.8	0.0	4.9
NbMet_SA/BrO3	1.5	0.8	1.6	0.6	0.2	1.9
NbMet_SA/BrO4	0.3	0.0	10.5	0.2	1.0	1.4
L_SA	0.4	3.3	3.2	2.2	0.0	1.2
L_SA/BrO3	2.2	0.2	1.6	0.5	0.0	0.2
L_SA/BrO4	0.2	0.4	14.1	0.2	0.9	0.0
L_SA/BrO5	0.4	1.4	6.0	0.4	0.9	2.2
AngSA/Cord	2.6	4.9	1.2	0.9	8.3	4.1
AngSA/Cord/BrO3	3.4	2.6	1.6	1.4	6.1	5.3
AngSA/Cord/BrO5	0.9	3.4	0.7	0.1	5.1	2.9
AngLA/Cord	3.9	5.2	1.0	2.2	8.0	2.8
AngLA/Cord/BrO2	3.4	3.7	1.1	1.3	7.2	3.6
AngLA/Cord/BrO3	3.8	4.3	0.8	2.3	7.2	3.1
NbBrO	0.4	0.9	6.7	1.2	2.8	1.1
NbBr_LA	5.1	1.1	2.0	5.6	0.9	5.1
NbBrTop_LA	2.3	5.5	2.6	2.4	3.8	9.9
NbBrMed_LA	2.4	3.1	0.5	5.4	0.2	1.6
NbBrBas_LA	5.0	0.2	2.2	3.4	1.9	0.0

Selected variables for QTL analysis are in bold

Table S6 | Contribution of the 28 architectural variables to the formation of principal components (PC) 1 and 2 of the PCA for both populations taken together in 2014 and 2015.

Variable	Contribution on variables (%)			
	2014		2015	
	PC1	PC2	PC1	PC2
NbDetA	8.1	3.6	6.2	1.7
NbDetA.BrO3	0.1	9.7	6.8	0.3
NbDetA.BrO4	0.0	14.8	1.2	12.8
NbMet	0.0	12.4	0.2	12.2
NbLA	0.2	6.5	0.2	5.7
NbLA.BrO3	0.1	7.1	5.5	0.5
NbSA	0.0	14.2	1.1	14.1
NbSA.BrO3	8.6	1.5	0.2	6.0
NbMet_LA	10.6	0.1	7.1	1.6
NbMet_LA.BrO2	10.5	0.0	7.2	0.0
NbMet_LA.BrO3	0.3	0.1	5.9	2.7
NbMet_LA.BrO4	0.5	0.1	5.7	1.2
L_LA	9.5	0.0	7.1	1.4
L_LA.BrO2	0.3	4.8	0.0	4.4
L_LA.BrO3	9.7	0.0	6.0	0.4
NbMet_SA	0.6	0.7	5.5	3.0
NbMet_SA.BrO3	6.5	0.6	4.5	0.1
NbMet_SA.BrO4	3.2	0.4	6.2	1.3
L_SA	9.5	0.0	1.4	8.8
L_SA.BrO3	1.6	1.6	1.5	0.0
L_SA.BrO4	7.9	0.4	6.3	1.3
AngSA.Cord.BrO3	8.0	0.1	0.0	0.5
AngLA.Cord.BrO2	0.0	1.4	6.1	1.8
NbBrO	0.0	1.8	0.0	3.8
NbBr_LA	0.2	5.9	0.7	6.4
NbBrTop_LA	1.1	1.3	0.1	2.9
NbBrMed_LA	1.4	5.0	5.6	1.0
NbBrBas_LA	1.6	5.9	1.5	3.9

Selected variables for QTL analysis are in bold

Table S7 | QTLs detected by MapQTL® and R software on the 'FxO' female map in 2014 and 2015 for architectural traits with associated cofactors and confidence intervals (CI).

Trait	LG	2014				2015			
		MapQTL®		R		MapQTL®		R	
		CI	cofactor	CI	cofactor	CI	cofactor	CI	cofactor
NbDetA/BrO3	LG2	26.9-40.2	RMS129	28.0-38.0	RMS129	-	-	-	-
	LG2	63.0-67.7	CTG356	63.0-67.7	CTG356	62.0-67.7	CTG356	63.0-67.7	CTG356
	LG3	-	-	-	-	0.0-6.7	CTG21	0.0-19.5	CTG21
NbDetA/BrO4	LG2	61.0-67.7	CTG356	-	-	-	-	-	-
NbMet	LG2	61.0-67.7	CTG356	59.0-67.7	CTG356	-	-	-	-
NbLA	LG2	61.0-67.7	CTG356	55.0-67.7	CTG356	-	-	-	-
	LG4	-	-	-	-	7.8-12.6	Rw20I17	0.0-13.4	Rw20I17
	LG6	3.3-7.3	CTG623	1.0-7.0	CTG623	-	-	-	-
	LG7	-	-	-	-	19.8-28.9	Rw5G14	17.0-33.0	Rw5G14
NbLA/BrO3	LG2	29.9-39.2	RMS129	30.0-38.0	RMS129	-	-	-	-
	LG2	61.0-67.7	CTG356	58.0-67.7	CTG356	61.0-67.7	CTG356	61.0-67.7	CTG356
	LG4	33.9-56	CL3881	26.0-55.0	CL3881	-	-	-	-
	LG6	3.3-8.3	CTG623	1.0-8.0	CTG623	-	-	-	-
	LG7	21.6-34.6	RMS126	21.0-36.1	RMS126	-	-	-	-
NbSA/BrO3	LG1	8.7-27.9	H23O17	9.0-28.2	H23O17	-	-	-	-
	LG2	-	-	-	-	9.3-24.8	Rw23F13	9.3-24.8	Rw23F13
NbMet_LA/BrO2	LG2	-	-	-	-	25.9-40.2	RMS129	26.0-40.0	RMS129
NbMet_SA	LG5	-	-	-	-	14.3-30.1	Rw10J19	16.0-30.1	Rw10J19
L_LA/BrO2	LG2	59.2-67.0	Rh80	51.0-65.0	Rh80	27.9-42.2	RMS129	27.0-42.0	RMS129
L_LA/BrO3	LG2	-	-	-	-	24.9-43.2	RMS129	43.0-57.2	Rw54N22
	LG7	19.8-26.9	Rw5G14	-	-	-	-	-	-
L_SA	LG7	0.0-4.9	Rw15D15	-	-	-	-	-	-
	LG1	-	-	-	-	7.7-24.9	H23O17	7.0-25.0	H23O17
	LG3	-	-	-	-	0.0-1.0	Rw35C24	0.0-11.0	Rw35C24
L_SA/BrO3	LG3	-	-	-	-	0.0-5.72	CTG21	0.0-6.0	CTG21
L_SA/BrO4	LG2	-	-	-	-	61.0-67.7	CTG356	42.0-58.0	Rw54N22
NbBrMed_LA	LG6	0.0-1	H22E04	0.0-2.0	H22E04	-	-	-	-
	LG5	-	-	-	-	14.3-30.1	Rw10J19	15.0-30.1	Rw10J19
NbBrBas_LA	LG3	0.7-11.7	Rh58	0.0-11.0	Rh58	-	-	-	-

Different software outputs are in bold.

Table S8 | QTLs detected by MapQTL® and R software on the 'FxO' male map in 2014 and 2015 for architectural traits with associated cofactors and confidence intervals (CI).

Trait	LG	2014				2015			
		MapQTL®		R		MapQTL®		R	
		CI	cofactor	CI	cofactor	CI	cofactor	CI	cofactor
NbDetA	LG1	0.0-2.8	Rw22B6	-	-	-	-	-	-
	LG2	13.0-16.1	RMS129	9.0-18.0	RMS129	16.6-22.9	RMS132	4.0-22.0	RMS137
	LG5	35.0-44.6	RMS034	32.0-45.0	RMS034	27.0-45.6	RMS034	31.0-45.0	RMS034
NbDetA/BrO3	LG5	28.0-46.6	RMS034	25.0-47.0	RMS034	12.0-44.6	RMS034	14.0-45.0	RMS034
	LG7	33.2-40.5	BRC1	34.0-40.5	BRC1	32.2-40.5	BRC1	27.0-40.5	BRC1
NbDetA/BrO4	LG2	12.9-16.1	RMS129	6.0-19.0	CTG172	8.4-12.0	RMS137	8.0-15.0	RMS137
	LG5	27.0-44.6	RMS034	26.0-45.0	RMS034	32.0-45.6	RMS034	32.0-46.0	RMS034
NbMet	LG2	-	-	-	-	25.6-38.5	CTG356	28.0-38.5	CTG356
	LG4	-	-	-	-	10.9-15.4	CTG139	8.0-25.0	CTG139
	LG5	33.0-45.6	RMS034	32.0-46.0	RMS034	-	-	-	-
	LG7	32.2-40.5	BRC1	28.0-40.5	BRC1	-	-	-	-
NbLA	LG2	-	-	-	-	29.6-38.5	CTG356	30.0-38.5	CTG356
	LG4	-	-	-	-	6.1-11.1	Rw55E12	4.0-22.0	CTG139
	LG6	-	-	-	-	1.0-15.6	RMS108	0.0-15.0	RMS108
	LG7	32.2-40.5	BRC1	28.0-40.5	BRC1	-	-	-	-
NbLA/BrO3	LG5	-	-	-	-	16.0-46.6	RMS034	17.0-47.0	RMS034
	LG6	-	-	-	-	1.0-13.6	RMS108	0.0-13.0	RMS108
	LG7	32.2-40.5	BRC1	32.0-40.5	BRC1	-	-	-	-
NbSA	LG1	0.0-2.8	Rw22B6	-	-	0.0-2.8	Rw22B6	-	-
	LG2	12.9-16.1	RMS129	7.0-19.0	CTG172	9.0-15.9	CTG172	9.0-19.0	CTG172
	LG5	31.0-45.6	RMS034	33.0-46.0	RMS034	33.0-45.6	RMS034	32.0-46.0	RMS034
	LG6	0.0-0.1	H22E04	0.0-13.0	H22E04	-	-	-	-
	LG7	9.0-16.0	CTG172	10.0-16.1	CTG172	11.0-15.0	CTG172	11.0-14.0	CTG172
NbSA/BrO3	LG7	-	-	-	-	32.2-40.5	BRC1	28.0-40.5	BRC1
NbMet_LA	LG5	-	-	-	-	19.0-46.6	RMS034	20.0-46.0	RMS034
NbMet_LA/BrO2	LG5	-	-	-	-	24.0-45.6	RMS034	27.0-47.0	RMS034
NbMet_SA	LG2	-	-	-	-	8.4-12.0	RMS137	1.-17.0	Rw29B1
L_SA	LG2	-	-	-	-	16.1-16.6	Rw3K19	16.0-20.0	Rw3K19
	LG3	-	-	-	-	4.9-7.2	Rh50	4.0-13.8	RMS144
	LG5	-	-	-	-	19.0-44.6	RMS034	20.0-45.0	RMS034
L_SA/BrO3	LG1	-	-	-	-	0.0-1.0	RhAB9	0.0-2.0	RhAB9
NbBr_LA	LG1	1.8-5.0	RMS060	0.0-9.0	RMS060	3.0-14.2	RMS070	1.0-14.0	RMS060
	LG2	8.4-12.0	RMS137	2.0-16.1	CTG172	10.0-16.0	CTG172	10.0-16.1	CTG172
	LG5	22.0-45.6	RMS034	23.0-45.0	RMS034	32.0-45.6	RMS034	32.0-46.0	RMS034
	LG6	1.0-12.6	RMS108	0.0-13.0	RMS108	1.0-10.6	RMS108	0.0-11.0	RMS108
NbBrTop_LA	LG5	-	-	-	-	50.2-64.6	H17C12	50.2-66.0	H17C12
	LG6	2.0-19.6	RMS108	2.0-20.0	RMS108	2.0-18.6	RMS108	3.0-19.0	RMS108
NbBrBas_LA	LG2	9.0-15.9	CTG172	3.0-16.1	CTG172	-	-	-	-
	LG5	25-45.6	RMS034	23.0-45.0	RMS034	-	-	-	-
	LG6	0.0-4.0	RMS088	0.0-12.0	RMS088	-	-	-	-
NbBrMed_LA	LG2	-	-	-	-	11.0-16.0	CTG172	11.0-17.0	CTG172
	LG6	-	-	6.0-20.0	CTG623	-	-	-	-

Different software outputs are in bold.

Table S9 | QTLs detected by MapQTL® and R software on the 'F_xP' female map in 2014 and 2015 for architectural traits with associated cofactors and confidence intervals (CI).

Trait	LG	2014				2015			
		MapQTL®		R		MapQTL®		R	
		CI	cofactor	CI	cofactor	CI	cofactor	CI	cofactor
NbDetA	LG2	13.4-17.5	RMS082	8.0-18.0	Rw29B1	-	-	-	-
NbDetA/BrO3	LG2	13.5-20.2	Rw23F13	13.0-20.0	Rw23F13	-	-	-	-
NbDetA/BrO4	LG2	13.4-18.5	RMS082	9.0-19.0	Rw29B1	-	-	-	-
NbSA	LG2	13.4-17.5	RMS082	9.0-18.0	Rw29B1	-	-	-	-
NbSA/BrO3	LG2	13.4-19.5	RMS082	13.0-20.2	RMS082	-	-	-	-
NbSA/BrO4	LG2	13.4-19.5	RMS082	10.0-19.0	RMS082	-	-	-	-
NbMet_LA/BrO2	LG2	13.4-19.5	RMS082	11.0-20.2	RMS082	-	-	-	-
NbMet_LA/BrO4	LG2	-	-	-	-	28.4-40.7	CL2996	26.0-41.4	CL2996
L_LA/BrO2	LG2	41.4-54.0	Rh80	33.0-53.9	Rh80	-	-	-	-
	LG3	6.7-19.1	Rh58	-	-	-	-	-	-
L_LA/BrO4	LG2	-	-	-	-	21.0-29.4	RMS129	21.0-48.0	CL2996
NbMet_SA/BrO4	LG2	14.5-20.2	Rw23F13	14.0-35.0	Rw23F13	-	-	-	-
	LG1	-	-	-	-	3.0-23.4	Rw22B6	-	-
L_SA/BrO4	LG2	14.5-20.2	Rw23F13	-	-	-	-	-	-
AngSA/Cord	LG5	34.2-59.6	Rw10J19	34.0-59.6	Rw10J19	-	-	-	-
AngSA/Cord/BrO3	LG2	53.2-53.9	Rw54N22	35.0-53.9	Rh80	53.2-54.0	Rw54N22	32.0-53.9	Rh80
AngSA/Cord/BrO5	LG5	47.2-59.6	Rw10J19	47.0-59.6	Rw10J19	-	-	-	-
AngLA/Cord	LG2	-	-	-	-	53.2-54.0	Rw54N22	-	-
AngLA/Cord/BrO2	LG2	53.2-53.9	Rw54N22	39.0-53.9	Rh80	53.2-54.0	Rw54N22	45.0-53.9	Rh80
NbBr_LA	LG1	3.0-21.4	Rw22B6	1.0-22.0	Rw22B6	-	-	-	-
NbBrMed_LA	LG7	11.0-19.3	RMS003	-	-	-	-	-	-
NbBrBas_LA	LG1	3.0-16.4	Rw22B6	0.0-18.0	Rw22B6	-	-	-	-

Different software outputs are in bold.

Table S10 | QTLs detected by MapQTL® and R software on the 'Fxp' male map in 2014 and 2015 for architectural traits with associated cofactors and confidence intervals (CI).

Trait	LG	2014				2015			
		MapQTL®		R		MapQTL®		R	
		CI	cofactor	CI	cofactor	CI	cofactor	CI	cofactor
NbDetA	LG2	38.7-62.9	RMS137	38.0-62.0	RMS137	33.7-58.9	RMS137	35.0-60.0	RMS137
NbDetA/BrO3	LG2	-	-	-	-	78.2-97.9	Rh80	76.0-101.3	Rh80
NbDetA/BrO4	LG2	39.7-62.9	RMS137	39.0-63.0	RMS137	36.7-60.9	RMS137	31.0-54.0	RMS137
	LG2	-	-	-	-	81.2-101.3	Rh80	82.0-101.3	Rh80
	LG5	-	-	-	-	1.0-3.8	RMS034	-	-
NbMet	LG2	36.7-66.9	RMS137	36.0-66.0	RMS137	28.4-52.7	Rw29B1	-	-
	LG2	-	-	-	-	79.2-101.3	Rh80	78.0-100.0	Rh80
NbSA	LG2	39.7-62.9	RMS137	39.0-62.0	RMS137	33.7-49.7	Rw29B1	31.0-49.0	Rw29B1
	LG2	-	-	-	-	78.2-95.2	Rh80	81.0-101.3	Rh80
	LG6	11.0-23.4	RMS088	-	-	-	-	-	-
NbSA/BrO4	LG2	39.7-63.9	RMS137	60.0-63.0	RMS137	36.7-60.9	RMS137	31.0-52.0	RMS137
	LG2	-	-	-	-	81.2-101.3	Rh80	82.0-101.3	Rh80
	LG5	-	-	-	-	1.8-8.5	H22CO1	-	-
NbMet_LA	LG7	16.3-29.4	RMS003	10.0-30.2	RMS066	-	-	-	-
L_LA	LG7	30.2-32.6	Rw5G14	16.0-32.6	RMS066	-	-	-	-
L_LA/BrO2	LG2	-	-	-	-	95.9-101.3	CTG356	-	-
	LG4	-	-	-	-	0.0-9.0	H20D08	-	-
AngLA/Cord	LG2	-	-	-	-	35.7-64.9	RMS137	-	-
NbBrO	LG6	2.0-22.4	RMS088	-	-	-	-	-	-
NbBrTop_LA	LG2	-	-	-	-	52.9-74.3	CL2996	52.9-87.0	CL2996
NbBrMed_LA	LG2	36.7-60.9	RMS137	37.0-63.0	RMS137	38.7-64.9	RMS137	43.0-65.0	RMS137
	LG6	-	-	-	-	16.4-33.0	RMS108	13.0-32.0	RMS108
NbBrBas_LA	LG2	34.7-63.9	RMS137	35.0-65.0	RMS137	36.7-57.9	RMS137	37.0-59.0	RMS137
	LG6	35.3-43.4	CTG623	20.0-41.0	rog9	-	-	-	-
	LG6	-	-	-	-	16.4-33.0	RMS108	-	-

Different software outputs are in bold.

Conclusion et Perspectives

Depuis quelques années maintenant, les plantes d'ornement destinées à la décoration du jardin, comme le rosier buisson, sont préférentiellement commercialisés au printemps, en début de floraison, et sont nécessairement cultivées en pot. Quoique plus chers, ces produits sont beaucoup plus attractifs pour les consommateurs car ils donnent un effet décoratif immédiat (Criley et al. 2008). La qualité visuelle devient donc une composante centrale de la valeur marchande de ce type de produits et dépend, entre autres, de la forme de la plante qui doit généralement être compacte, ramifiée, équilibrée en hauteur et largeur (Astredhor, 2009). Par conséquent, la maîtrise de la croissance et de la ramification des plantes, et donc de l'architecture, est indispensable pour la commercialisation de plantes ornementales de qualité vendues en pot, comme le rosier buisson. Deux voies principales sont utilisées pour contrôler la forme de la plante : l'utilisation de techniques culturales comme l'application de régulateurs de croissance chimiques ou de facteurs environnementaux et/ou la création variétale. Cependant, l'utilisation de ces deux voies de contrôle reste empirique. D'une part, l'évaluation des techniques culturales est souvent réalisée à partir d'un cultivar (Gallé et al. 2007 ; Morel et al. 2012 ; Gautam et al. 2015), alors que très souvent, une plus large gamme de cultivars (i.e. génotypes) est produite par l'horticulteur. Peu de connaissance porte donc sur les réponses génotypiques à une technique culturale donnée bien que celles-ci puissent être différentes voire opposées (i.e. interaction Génotype x Environnement). La prise en compte de l'interaction GxE est donc primordiale pour mieux raisonner le développement et l'application d'une technique culturale pour contrôler l'architecture des plantes. D'autre part, la création variétale est également réalisée de manière empirique car l'hérédité et l'héritabilité (qui rend compte aussi de l'interaction GxE) des caractères architecturaux sont souvent mal connues. Une meilleure connaissance de celles-ci permettrait de mieux raisonner les programmes d'amélioration génétique pour l'architecture de la plante (Wang et Li, 2008) et donc, sa forme.

Le premier chapitre de cette étude avait pour objectif d'évaluer l'effet génotype et l'effet de trois facteurs environnements/techniques culturales alternatives aux régulateurs de croissance (restriction hydrique, stimulation mécanique, film photo-sélectif absorbant le rouge lointain) ainsi que leur interaction sur cinq à huit cultivars de rosier de formes contrastées. Plusieurs études ont précédemment montré que l'apport en eau impactait fortement l'architecture du rosier (Niu et Rodriguez, 2009 ; Cai et al. 2012 ; Demotes-Mainard et al. 2013 ; Huché-Thélier et al. 2013) ; un intérêt tout particulier a donc été porté sur la restriction hydrique dans cette étude. Deux modalités de restriction hydrique – cycles de dessiccation/réhumectation du substrat d'une part et alternance de périodes de 14 jours de restriction et de confort hydrique d'autre part – ont été testées au GIE Fleurs et Plantes du Sud-Ouest et à l'IRHS respectivement. En accord avec les précédents résultats, il est apparu que la restriction hydrique modifiait fortement l'architecture des plantes avec l'obtention

de plantes plus compactes et ramifiées. Cependant, quelle que soit la modalité considérée, l'interaction GxE était significative pour toutes les variables architecturales mesurées montrant ainsi la difficulté d'appliquer la technique culturale sans prendre en compte la diversité génotypique. La caractérisation physiologique des réponses architecturales, plus particulièrement pour la ramification, à la restriction hydrique a permis d'expliquer partiellement les différences génotypiques observées, mettant ainsi en évidence le rôle des CKs et de SA dans le contrôle différentiel du débourrement. Alors que le rôle des CKs dans le débourrement est largement décrit (Dieleman et al. 1997 ; Cline et al. 2006 ; Teichmann et Muhr, 2015), celui de SA n'a jamais été proposé ni discuté à notre connaissance. Afin de mieux appréhender le rôle putatif de SA dans le contrôle du débourrement, une approche multi-échelle pourrait être envisagée, à l'échelle de nœuds isolés *in vitro* (Barbier, 2014), de la plante décapitée (Roman, 2015) et de la plante entière (Jamont et al. 2014). Cette démarche permettra d'identifier les mécanismes d'action dans un système simplifié (bourgeon isolé) puis de les transposer à un système plus complexe (plante entière), tout en prenant en compte les différentes réponses génotypiques, en condition de restriction hydrique ou non. Par la suite, le rôle de SA pourra également être mis en perspective avec d'autres travaux de l'équipe notamment sur le photo-contrôle du débourrement (Henry et al. 2011 ; Rabot et al. 2012 ; Barbier et al. 2015).

Les effets de la stimulation mécanique et de l'interaction GxE sur l'architecture des plantes ont été moins forts que celui de la restriction hydrique tandis qu'ils étaient très faibles ou nuls pour l'application d'un film de couverture photo-sélectif absorbant le rouge lointain. D'autres modalités lumineuses pourraient être testées, comme l'émission spécifique de certaines longueurs d'onde impliquées dans la photo-morphogénèse (dans le bleu ou le rouge clair) par des systèmes d'éclairage LED. L'approche multi-échelle développée pour la restriction hydrique pourrait de nouveau être appliquée pour caractériser les réponses génotypiques. Elle permettra de mettre en évidence la pluralité, ou au contraire l'unicité, des mécanismes d'action impliqués dans le contrôle de la croissance et de la ramification en réponses aux facteurs environnementaux testés.

D'un point de vue appliqué, ces résultats montrent l'intérêt qu'aurait la filière horticole à développer l'utilisation de facteurs environnementaux en tant que solutions alternatives aux régulateurs de croissance pour le rosier buisson et d'autres plantes d'ornement. Le développement d'une technique culturale basée sur la restriction hydrique pour contrôler la forme peut être amorcé en concertation avec les producteurs. En effet, l'application de cette technique est basée sur un arrosage différentiel et piloté à l'aide de tensiomètres, par exemple, dont l'utilisation reste cependant délicate. Malgré un effet plus faible que celui de la restriction hydrique, la stimulation mécanique n'est pas une voie de contrôle à négliger puisqu'elle a tout de même permis d'obtenir des plantes significativement plus compactes et ramifiées. Elle pourrait être de nouveau testée avec de nouvelles modalités

(augmentation de la fréquence et de la durée des passages par exemple) et sur une plus grande gamme de cultivars buissonnants érigés, les axes de plantes à port rampant n'étant que très peu stimulés. Quant à la lumière, l'effet de longueurs d'ondes spécifiques, comme les ultra-violets (UV), le bleu ou encore le rouge clair, impliquées dans la photo-morphogénèse, avec par exemple l'utilisation d'éclairage LED, pourrait être évalué. Des travaux précédents ont notamment montré que l'application d'un rayonnement UV menait à une réduction de -20% de la longueur des axes chez le rosier (Terfa et al. 2014) et à une augmentation de +13% du nombre de tiges chez le poinsettia (Torre et al. 2012). L'effet de la lumière bleue et/ou rouge clair a également réduit de -30% et de -34% la longueur de tiges chez la tomate et le poinsettia (Glowacka et al. 2004 ; Islam et al. 2012) et augmenté de +22% le nombre de tige chez le chrysanthème (Mortensen and Strømme, 1987).

Le fort effet de l'interaction GxE sur les réponses architecturales des différents génotypes souligne l'importance pour l'obteneur et le producteur de prendre en compte cette composante. Pour la création variétale, les géniteurs utilisés dans les programmes d'amélioration génétique pourront être mieux caractérisés afin de créer des cultivars adaptés aux conditions de culture et pour la production, le choix de gammes variétales adaptées aux conditions de culture devra être raisonné.

L'importance de l'interaction GxE dans le contrôle de l'architecture laisserait supposer que sa composante génétique - l'interaction QTLxE - est à prendre en compte à l'amont de la filière, i.e. dans l'élaboration des programmes d'amélioration génétique. C'est donc logiquement que le deuxième chapitre a porté sur l'étude de l'hérédité des variables architecturales en prenant en compte l'effet de l'environnement (i.e. année dans cette étude).

Le chapitre 2 avait pour objectifs (i) d'évaluer l'héritabilité de variables architecturales, (ii) de détecter les QTLs contrôlant ces variables et (iii) d'évaluer l'interaction QTLxAnnée ainsi que l'interaction QTL avec le fond génétique. Deux populations connectées en ségrégation et remontantes ont été utilisées pour l'analyse génétique. Ces deux populations ont été phénotypées par digitalisation 3D. Cette méthode nous a permis de mesurer un grand nombre de variables dont certaines étaient inaccessibles manuellement et également de prendre en compte l'architecture de la plante dans sa globalité. Les précédentes études réalisées sur l'architecture du rosier par Yan et al. (2007) et Kawamura et al. (2011, 2015) portaient sur des populations en ségrégation pour la remontée de floraison - caractère corrélé avec la forme de la plante (Kawamura et al. 2015) - et étaient basées sur un phénotypage manuel limitant le nombre de variables mesurées (entre quatre et dix, comme le nombre d'entre-nœuds, la longueur des tiges ou encore la hauteur et la forme de la

plante). L'approche proposée ici permettra d'acquérir des connaissances complémentaires et plus approfondies sur les déterminismes génétiques de l'architecture du rosier.

Dans cette étude, les estimations modérées à fortes de l'héritabilité de 41 variables architecturales – à l'exception de la catégorie de variables des angles d'insertion pour 'The Fairy' x 'Old Blush' – ont confirmé la faisabilité de l'analyse génétique de l'architecture. La détection QTL a mis en évidence un contrôle polygénique pour de nombreux caractères avec des QTLs à effets faibles souvent regroupés en clusters. De plus, une comparaison de régions génomiques homologues avec les travaux de Kawamura et al. (2011, 2014, 2015) a permis de mettre en lumière de nouvelles régions génomiques d'intérêt soulignant ainsi la pertinence de l'approche. L'interaction QTLxAnnée était significative pour plusieurs QTLs et ce, dans les deux populations. Cette interaction était principalement due à des QTLs année-spécifiques, soulignant ainsi leur rôle dans l'adaptation de la forme de la plante à différents environnements. De plus, un fort effet de l'interaction QTLxfond génétique a été mis en évidence pour une majorité de QTLs.

D'un point de vue fondamental, les intervalles de confiance des QTLs détectés étaient plutôt larges et les cartes génétiques construites restaient insaturées et présentaient des gaps plus ou moins importants selon les parents considérés montrant l'intérêt de préciser la localisation des QTLs détectés, de mieux estimer le pourcentage de variabilité expliquée et de détecter potentiellement de nouveaux QTLs. La puissance de la détection de QTL peut être augmentée *via* deux leviers complémentaires : l'augmentation du nombre d'individus considérés et l'augmentation du nombre de marqueurs moléculaires. La création d'une carte consensus femelle a permis de considérer un plus grand nombre d'individus et de détecter de nouveaux QTLs à effet faible. Il serait également envisageable d'augmenter, *via* de nouvelles pollinisations, le nombre d'individus de chacune des deux populations. Par ailleurs, la création d'une carte intégrée n'a pas pu être entreprise compte tenu de la contrainte de temps inhérente à la thèse et pourrait être proposée. Quant à l'augmentation du nombre de marqueurs, elle sera facilitée par la création récente d'une puce SNP chez le rosier (Koning-Boucoiran et al. 2015). De plus, de nombreux gènes candidats pourraient aussi être cartographiés : (i) les gènes candidats qui ont été identifiés par comparaison avec les régions génomiques homologues avec les travaux de Kawamura et al. (2011, 2014, 2015) et (ii) ceux déjà étudiés par l'équipe Arch-E qui seraient impliqués dans le contrôle du débourrement comme les gènes *NCED3* (voie de la biosynthèse de l'ABA), *RhVI* (invertase), *DRM* (marqueur de la dormance), *IPT* (voie de la biosynthèse des cytokinines), *TAR*, *YUCCA* et *PIN* (voie de la biosynthèse et transport de l'auxine). Après avoir précisé la localisation des QTLs, le génome du rosier 'Old Blush' - dont la séquence disponible est en cours d'annotation - permettra d'identifier de nouveaux gènes candidats dans les intervalles de confiance des QTL détectés dans cette étude.

Par ailleurs, afin d'identifier les QTLs impliqués dans le contrôle des variables architecturales en réponse à la restriction hydrique, l'approche développée précédemment pourra être de nouveau appliquée sur les populations cultivées en restriction hydrique. Dans ce cadre, les gènes du métabolisme et signalisation de l'acide salicylique et des cytokinines impliqués dans le contrôle du débourrement en réponse à cette contrainte environnementale pourront aussi être cartographiés.

D'un point de vue appliqué, les connaissances acquises sur l'hérédité et l'héritabilité permettront de mieux raisonner les programmes d'amélioration génétique pour l'architecture de la plante. Par exemple, la création de cultivars adaptés à des conditions de culture particulières pourrait être facilitée par l'utilisation de QTLs environnement-spécifiques, comme par exemple pour des rosiers cultivés pour la fleur coupée au Kenya et en Equateur afin d'augmenter le nombre d'axes florifères. Par ailleurs, il est possible de mettre en perspective ces résultats et une possible application de la sélection assistée par marqueurs (SAM). La plupart des caractères architecturaux étudiés étaient contrôlés par un ou plusieurs QTLs à effet faible parmi lesquels certains étaient influencés par l'environnement mais également par le fond génétique. L'introgession de tels caractères sera vraisemblablement difficile dans des fonds génétiques et des environnements différents (Collard et MacKill, 2008 ; Wang et al. 2014). L'usage de la SAM, tout du moins pour un grand nombre de variables architecturales, semble donc compromis chez le rosier buisson.

Pour conclure, cette étude a montré à quel point il est important de prendre en compte l'interaction GxE ainsi que sa composante génétique, i.e. l'interaction QTLxE, dans les propositions d'amélioration des moyens de contrôle de l'architecture. Elle a également souligné l'importance d'un travail collaboratif entre producteurs et obtenteurs au sein de la filière.

Références

- Abadi, D. H. (2010). Yield and quality management of *Rosa hybrida* 'Poison' with plant growth regulators. *Am. Eurasian J. Agric. Environ. Sci.* 8, 736-740.
- ACTA (2014). Index Phytosanitaire 2015. Editions Acta. 984p
- Abdolshahi, R., Nazari, M., Safarian, A., Sadathossini, T. S., Salarpour, M., and Amiri, H. (2015). Integrated selection criteria for drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding programs using discriminant analysis. *F. Crop. Res.* 174, 20–29. doi:10.1016/j.fcr.2015.01.009.
- Abidi, F., Girault, T., Douillet, O., Guillemain, G., Sintès, G., Laffaire, M., et al. (2013). Blue light effects on rose photosynthesis and photomorphogenesis. *Plant Biol. (Stuttg.)* 15, 67–74. doi:10.1111/j.1438-8677.2012.00603.x.
- Achard, P., Gong, F., Cheminant, S., Alioua, M., Hedden, P., and Genschik, P. (2008). The cold-inducible CBF1 factor-dependent signaling pathway modulates the accumulation of the growth-repressing DELLA proteins via its effect on gibberellin metabolism. *Plant Cell* 20, 2117–2129. doi:10.1105/tpc.108.058941.
- Agren, G. I., Wetterstedt, J. Å. M., and Billberger, M. F. K. (2012). Nutrient limitation on terrestrial plant growth-modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytol.* 194, 953–960. doi:10.1111/j.1469-8137.2012.04116.x.
- Alden, J., and Hermann, R. K. (1971). Aspects of the cold-hardiness mechanism in plants. *Bot. Rev.* 37, 37–142. doi:10.1007/BF02860300.
- Al-Janabi, S. M., Honeycutt, R. J., McClelland, M., and Sobral, B. W. (1993). A genetic linkage map of *Saccharum spontaneum* L. "SES 208". *Genetics* 134, 1249–1260.
- Allard, R. W., and Bradshaw, A. D. (1964). Implications of genotype-environmental interactions in applied plant breeding. *Crop Sci.* 4, 503. doi:10.2135/cropsci1964.0011183X000400050021x.
- Álvarez, S., and Sánchez-Blanco, M. J. (2013). Changes in growth rate, root morphology and water use efficiency of potted *Callistemon citrinus* plants in response to different levels of water deficit. *Sci. Hortic. (Amsterdam)* 156, 54–62. doi:10.1016/j.scienta.2013.03.024.
- Amin, M. R., Tithi, D. A., and Kwon, Y. J. (2011). Characteristics of three cotton varieties and their impact on feeding and growth of cotton armyworm. *Entomol. Res.* 41, 151–156. doi:10.1111/j.1748-5967.2011.00331.x.
- Anandan, A., Kumar Pradhan, S., Kumar Das, S., Behera, L., and Sangeetha, G. (2015). Differential responses of rice genotypes and physiological mechanism under prolonged deepwater flooding. *F. Crop. Res.* 172, 153–163. doi:10.1016/j.fcr.2014.11.007.
- Ando, K. (2007). Manipulation of plant architecture to enhance crop disease control. *CAB Rev. Perspect. Agric. Vet. Sci. Nutr. Nat. Resour.* 2, 026. doi:10.1079/PAVSNNR20072026.
- Anekonda, T. S., Adams, W. T., and Aitken, S. N. (2000). Cold hardiness testing for Douglas-Fir tree improvement programs: guidelines for a simple, robust, and inexpensive screening method. *West. J. Appl. For.* 15, 129–136.
- Ashok, A. D., and Rengasamy, P. (2000). Effect of nitrogen fertigation at different levels and sources on the growth of cut rose cv. First Red under greenhouse conditions. *South Indian Hortic.* 48, 139–141.
- Astredhor. 2009. Développement d'une gamme d'espèces ligneuses à fleurs pour les balcons et terrasses. 1ère

éd. Astredhor, Paris, 142p.

- Armstrong, W., Drew, M.C. (2002) Root growth and metabolism under oxygen deficiency. In: Waisel Y, Eshel A and Kafkafi U, eds. *Plant roots: the hidden half*, 3rd edn. New York: Marcel Dekker, 729–761.
- Autio, J., Voipio, I., and Koivunen, T. (1994). Responses of aster, dusty miller, and petunia seedlings to daily exposure to mechanical stress. *HortScience* 29, 1449–1452.
- Avery, O. T., Macleod, C. M., and McCarty, M. (1944). Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types : induction of transformation by a desoxyribonucleic acid fraction isolated from pneumococcus type III. *J. Exp. Med.* 79, 137–158.
- Bahuguna, R. N., and Jagadish, K. S. V. (2015). Temperature regulation of plant phenological development. *Environ. Exp. Bot.* 111, 83–90. doi:10.1016/j.envexpbot.2014.10.007.
- Barbier, F. (2014). Etude du rôle des sucres lors du débourrement chez le rosier: mise en évidence des interactions entre le saccharose et l'auxine. PhD. Thesis, Angers.
- Barbier, F., Péron, T., Lecerf, M., Perez-Garcia, M.-D., Barrière, Q., Rolčík, J., et al. (2015). Sucrose is an early modulator of the key hormonal mechanisms controlling bud outgrowth in *Rosa hybrida*. *J. Exp. Bot.* 66, 2569–2582. doi:10.1093/jxb/erv047.
- Barnabás, B., Jäger, K., and Fehér, A. (2008). The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant. Cell Environ.* 31, 11–38. doi:10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x.
- Bartholomé, J., Salmon, F., Vigneron, P., Bouvet, J.-M., Plomion, C., and Gion, J.-M. (2013). Plasticity of primary and secondary growth dynamics in *Eucalyptus* hybrids: a quantitative genetics and QTL mapping perspective. *BMC Plant Biol.* 13, 120. doi:10.1186/1471-2229-13-120.
- Bartlett, G. A., and Remphrey, W. R. (1998). The effect of reduced quantities of photosynthetically active radiation on *Fraxinus pennsylvanica* growth and architecture. *Can. J. Bot.* 76, 1359–1365. doi:10.1139/b98-126.
- Bendahmane, M., Dubois, A., Raymond, O., and Le Bris, M. (2013). Genetics and genomics of flower initiation and development in roses. *J. Exp. Bot.* 64, 847–857. doi:10.1093/jxb/ers387.
- Bernhard, R. (1961). Mise à fleur et altérence chez les arbres fruitiers. Congrès pomologiques, I.N.R.A., Paris, October 1960, pp. 91-116.
- Biber, A., Kaufmann, H., Linde, M., Spiller, M., Terefe, D., and Debener, T. (2010). Molecular markers from a BAC contig spanning the *Rdr1* locus: a tool for marker-assisted selection in roses. *Theor. Appl. Genet.* 120, 765–773. doi:10.1007/s00122-009-1197-9.
- Biddington, N. (1986). The effects of mechanically-induced stress in plants. *Plant Growth Regul.* 4, 103–123.
- Bita, C. E., and Gerats, T. (2013). Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Front. Plant Sci.* 4, 273. doi:10.3389/fpls.2013.00273.
- Blanchard, M. G., Runkle, E. S., and Fisher, P. R. (2011). Modeling plant morphology and development of petunia in response to temperature and photosynthetic daily light integral. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 129, 313–320. doi:10.1016/j.scienta.2011.03.044.
- Blattner, F. R. (1997). The complete genome sequence of *Escherichia coli* K-12. *Science*. 277, 1453–1462. doi:10.1126/science.277.5331.1453.

- Bogeat-Triboulot, M.-B., Brosché, M., Renaut, J., Jouve, L., Le Thiec, D., Fayyaz, P., et al. (2007). Gradual soil water depletion results in reversible changes of gene expression, protein profiles, ecophysiology, and growth performance in *Populus euphratica*, a poplar growing in arid regions. *Plant Physiol.* 143, 876–892. doi:10.1104/pp.106.088708.
- Bonierbale, M. W., Plaisted, R. L., and Tanksley, S. D. (1988). RFLP maps based on a common set of clones reveal modes of chromosomal evolution in potato and tomato. *Genetics* 120, 1095–1103.
- Boonjung, H., and Fukai, S. (1996). Effects of soil water deficit at different growth stages on rice growth and yield under upland conditions. 1. Growth during drought. *F. Crop. Res.* 48, 37–45. doi:10.1016/0378-4290(96)00038-X.
- Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75, 1437–1449.
- Borrow, A., Brian, P. W., Chester, V. E., Curtis, P. J., Hemming, H. G., Henahan, C., et al. (1955). Gibberellic acid, a metabolic product of the fungus *Gibberella fujikuroi*: some observations on its production and isolation. *J. Sci. Food Agric.* 6, 340–348. doi:10.1002/jsfa.2740060609.
- Boumaza, R., Demotes-Mainard, S., Huche-Thelier, L., and Guerin, V. (2009). Visual characterization of the esthetic quality of the rosebush. *J. Sens. Stud.* 24, 774–796. doi:10.1111/j.1745-459X.2009.00238.x.
- Bowman, J. C. (1972). Genotype x Environment Interactions (1). *Ann. génétique sélection Anim.* 4, 117–123.
- Braam, J. (2005). In touch: plant responses to mechanical stimuli. *New Phytol.* 165, 373–389. doi:10.1111/j.1469-8137.2004.01263.x.
- Bracken, M. E. S., Hillebrand, H., Borer, E. T., Seabloom, E. W., Cebrian, J., Cleland, E. E., et al. (2015). Signatures of nutrient limitation and co-limitation: responses of autotroph internal nutrient concentrations to nitrogen and phosphorus additions. *Oikos* 124, 113–121. doi:10.1111/oik.01215.
- Brenchley, R., Spannagl, M., Pfeifer, M., Barker, G. L. A., D'Amore, R., Allen, A. M., et al. (2012). Analysis of the bread wheat genome using whole-genome shotgun sequencing. *Nature* 491, 705–710. doi:10.1038/nature11650.
- Brian, P. W., Elson, G. W., Hemming, H. G., and Radley, M. (1954). The plant-growth-promoting properties of gibberellic acid, a metabolic product of the fungus *Gibberella fujikuroi*. *J. Sci. Food Agric.* 5, 602–612. doi:10.1002/jsfa.2740051210.
- Brisson, N., Gate, P., Gouache, D., Charmet, G., Oury, F.-X., and Huard, F. (2010). Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *F. Crop. Res.* 119, 201–212. doi:10.1016/j.fcr.2010.07.012.
- Brown, G.G., Edwards, C.A. and Brussaard, L. (2004). How earthworms affect plant growth: burrowing into the mechanisms. In Edwards, C.A. (ed) *Earthworm ecology*. CRC Press, Boca Raton, USA, pp. 13-49.
- Brown, R.G.S., Kawaide, H., Yang, Y.Y., Rademacher, W., and Kamiya, Y. (1997). Daminozide and prohexadione have similar modes of action as inhibitors of the late stages of gibberellin metabolism. *Physiol. Plant.* 101, 309–313.
- Brun, R., and Mary, L. (2003). *La rose sous serre pour la fleur coupée*. Editions Quae. 244p.
- Buchanan, B., Gruissem, W., and Jones, R. (2000). *Biochemistry and molecular biology of plants*. The American Society of Plant Physiologists, Physiologists, Rockville.
- Byrne, DH. (2009). Rose structural genomics. In: Folta KM, Gardiner SE (eds) *Genetics and genomics of*

- Rosaceae. Springer, New York, pp 353-379.
- Cai, X., Starman, T., Niu, G., Hall, C., and Lombardini, L. (2012). Response of selected garden roses to drought stress. *HortScience* 47, 1050–1055.
- Cakmak, I., Hengeler, C., and Marschner, H. (1994). Partitioning of shoot and root dry matter and carbohydrates in bean plants suffering from phosphorus, potassium and magnesium deficiency. *J. Exp. Bot.* 45, 1245–1250. doi:10.1093/jxb/45.9.1245.
- Caldwell, M. M. (1987). "Plant architecture and resource competition." Potentials and limitations of ecosystem analysis. Springer Berlin Heidelberg, 164-179.
- Cameron, R., Harrison-Murray, R., Atkinson, C., and Judd, H. (2006). Regulated deficit irrigation - a means to control growth in woody ornamentals. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 81, 435–443.
- Cameron, R., Harrison-Murray, R., Fordham, M., Wilkinson, S., Davies, W., Atkinson, C., et al. (2008). Regulated irrigation of woody ornamentals to improve plant quality and precondition against drought stress. *Ann. Appl. Biol.* 153, 49–61. doi:10.1111/j.1744-7348.2008.00237.x.
- Casal, J. J. (2013). Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. *Annu. Rev. Plant Biol.* 64, 403–427. doi:10.1146/annurev-arplant-050312-120221.
- Chang, Y. C., Chang, Y. C., Baker, R., Kleifeld, O., & Chet, I. (1986). Increased growth of plants in the presence of the biological control agent *Trichoderma harzianum*. *Plant Dis.* 70, 145-148.
- Channelière, S., Rivi re, S., Scalliet, G., Szecsi, J., Jullien, F., Dolle, C., et al. (2002). Analysis of gene expression in rose petals using expressed sequence tags. *FEBS Lett.* 515, 35–38. doi:10.1016/S0014-5793(02)02413-4.
- Chaves, M. M. (1991). Effects of water deficits on carbon assimilation. *J. Exp. Bot.* 42, 1–16. doi:10.1093/jxb/42.1.1.
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., and Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 30, 239–264. doi:10.1071/FP02076.
- Chehab, E. W., Eich, E., and Braam, J. (2009). Thigmomorphogenesis: a complex plant response to mechanostimulation. *J. Exp. Bot.* 60, 43–56. doi:10.1093/jxb/ern315.
- Chen, M., Chory, J., and Fankhauser, C. (2004). Light signal transduction in higher plants. *Annu. Rev. Genet.* 38, 87–117. doi:10.1146/annurev.genet.38.072902.092259.
- Chinnusamy, V., Zhu, J., and Zhu, J.-K. (2007). Cold stress regulation of gene expression in plants. *Trends Plant Sci.* 12, 444–451. doi:10.1016/j.tplants.2007.07.002.
- Choubane, D., Rabot, A., Mortreau, E., Legourri rec, J., P ron, T., Foucher, F., et al. (2012). Photocontrol of bud burst involves gibberellin biosynthesis in *Rosa* sp. *J. Plant Physiol.* 169, 1271–1280. doi:10.1016/j.jplph.2012.04.014.
- Christie, J. M., and Murphy, A. S. (2013). Shoot phototropism in higher plants: new light through old concepts. *Am. J. Bot.* 100, 35–46. doi:10.3732/ajb.1200340.
- Cline, M. G., Thangavelu, M., and Dong-Il, K. (2006). A possible role of cytokinin in mediating long-distance nitrogen signaling in the promotion of sylleptic branching in hybrid poplar. *J. Plant Physiol.* 163, 684–688. doi:10.1016/j.jplph.2005.06.005.
- Collard, B. C. Y., and Mackill, D. J. (2008). Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 363, 557–72. doi:10.1098/rstb.2007.2170.

- Comai, L. (2005). The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nat. Rev. Genet.* 6, 836–846. doi:10.1038/nrg1711.
- Cooke, J., Eriksson, M., and Junttila, O. (2012). The dynamic nature of bud dormancy in trees: environmental control and molecular mechanisms. *Plant. Cell Environ.* 35, 1707–1728. doi:10.1111/j.1365-3040.2012.02552.x.
- Cooke, J. E. K., Martin, T. A., and Davis, J. M. (2005). Short-term physiological and developmental responses to nitrogen availability in hybrid poplar. *New Phytol.* 167, 41–52. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01435.x.
- Cosgrove, D. J. (2005). Growth of the plant cell wall. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 6, 850–861. doi:10.1038/nrm1746.
- Costa e Silva, F., Shvaleva, A., Maroco, J. P., Almeida, M. H., Chaves, M. M., and Pereira, J. S. (2004). Responses to water stress in two Eucalyptus globulus clones differing in drought tolerance. *Tree Physiol.* 24, 1165–1172.
- Costes, E., Lauri, P. E., Simon, S., and Andrieu, B. (2013). Plant architecture, its diversity and manipulation in agronomic conditions, in relation with pest and pathogen attacks. *Eur. J. Plant Pathol.* 135, 455–470. doi:10.1007/s10658-012-0158-3.
- Costes, E., Lauri, P. E. and Regnard, J. L. (2006). Analyzing fruit tree architecture: implications for tree management and fruit production, in *Horticultural Reviews*, Volume 32 (ed J. Janick), John Wiley & Sons, Inc., Oxford, UK. doi: 10.1002/9780470767986.ch1
- Costes, E., Sinoquet, H., Godin, C., and Kelner, J. (1999). 3D digitizing based on tree topology : application to study the variability of apple quality within the canopy. *Acta Hortic.* 499, 271–280.
- Coutand, C. (2010). Mechanosensing and thigmomorphogenesis, a physiological and biomechanical point of view. *Plant Sci.* 179, 168–182. doi:10.1016/j.plantsci.2010.05.001.
- Crespel, L., Chirollet, M., Durel, C. E., Zhang, D., Meynet, J., and Gudin, S. (2002). Mapping of qualitative and quantitative phenotypic traits in Rosa using AFLP markers. *Theor. Appl. Genet.* 105, 1207–1214. doi:10.1007/s00122-002-1102-2.
- Crespel, L., Le Bras, C., Relion, D., and Morel, P. (2014). Genotype × year interaction and broad-sense heritability of architectural characteristics in rose bush. *Plant Breed.* 133, 412–418. doi:10.1111/pbr.12157.
- Crespel, L., Sigogne, M., Donès, N., Relion, D., and Morel, P. (2013). Identification of relevant morphological, topological and geometrical variables to characterize the architecture of rose bushes in relation to plant shape. *Euphytica* 191, 129–140. doi:10.1007/s10681-013-0902-6.
- Criley, R.A. (2008). Ornamentals - More than just beautiful. *Acta Hortic.* 788, 23–28.
- Cuquel, F. L., Sabbagh, M. C., and de Oliveira, A. C. B. (2010). Control of ornamental sunflower height with daminozide. *Semin. Ciências Agrárias* 31, 1187–1192.
- Davies, W., Kudoyarova, G., and Hartung, W. (2005). Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought. *J. Plant Growth Regul.* 24, 285–295.
- Debener, T., Bartels, C., and Mattiesch, L. (1996). RAPD analysis of genetic variation between a group of rose cultivars and selected wild rose species. *Mol. Breed.* 2, 321–327. doi:10.1007/BF00437910.
- Debener, T., and Mattiesch, L. (1999). Construction of a genetic linkage map for roses using RAPD and AFLP markers. *TAG Theor. Appl. Genet.* 99, 891–899. doi:10.1007/s001220051310.

- Demotes-Mainard, S., Huché-Thélier, L., Morel, P., Boumaza, R., Guérin, V., and Sakr, S. (2013). Temporary water restriction or light intensity limitation promotes branching in rose bush. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 150, 432–440. doi:10.1016/j.scienta.2012.12.005.
- Demotes-Mainard, S., Péron, T., Corot, A., Bertheloot, J., Gourrierc, J. Le, Travier, S., et al. (2016). Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environ. Exp. Bot.* 121, 4–21. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.05.010.
- Desclaux, D., and Roumet, P. (1996). Impact of drought stress on the phenology of two soybean (*Glycine max* L. Merr) cultivars. *F. Crop. Res.* 46, 61–70. doi:10.1016/0378-4290(95)00086-0.
- Dhanda, S. S., Sethi, G. S., and Behl, R. K. (2004). Indices of drought tolerance in wheat genotypes at early stages of plant growth. *J. Agron. Crop Sci.* 190, 6–12. doi:10.1111/j.1439-037X.2004.00592.x.
- Dieleman, J. A., and Meinen, E. (2007). Interacting effects of temperature integration and light intensity on growth and development of single-stemmed cut rose plants. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 113, 182–187. doi:10.1016/j.scienta.2007.03.004.
- Dieleman, J. A., Verstappen, F. W. A., Nicander, B., Kuiper, D., Tillberg, E., and Tromp, J. (1997). Cytokinins in *Rosa hybrida* in relation to bud break. *Physiol. Plant.* 99, 456–464. doi:10.1034/j.1399-3054.1997.990314.x.
- Djennane, S., Hibrand-Saint Oyant, L., Kawamura, K., Lalanne, D., Laffaire, M., Thouroude, T., et al. (2014). Impacts of light and temperature on shoot branching gradient and expression of strigolactone synthesis and signalling genes in rose. *Plant. Cell Environ.* 37, 742–757. doi:10.1111/pce.12191.
- Domagalska, M. A., and Leyser, O. (2011). Signal integration in the control of shoot branching. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 12, 211–221. doi:10.1038/nrm3088.
- Dorr, G. J., Kempthorne, D. M., Mayo, L. C., Forster, W. A., Zabkiewicz, J. A., McCue, S. W., et al. (2014). Towards a model of spray-canopy interactions: Interception, shatter, bounce and retention of droplets on horizontal leaves. *Ecol. Modell.* 290, 94–101. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.11.002.
- Dubois, A., Carrere, S., Raymond, O., Pouvreau, B., Cottret, L., Rocchia, A., et al. (2012). Transcriptome database resource and gene expression atlas for the rose. *BMC Genomics* 13, 638. doi:10.1186/1471-2164-13-638.
- Dubois, A., Remay, A., Raymond, O., Balzergue, S., Chauvet, A., Maene, M., et al. (2011). Genomic approach to study floral development genes in *Rosa* sp. *PLoS One* 6, e28455. doi:10.1371/journal.pone.0028455.
- Dudley, J. W., Lamkey, K. R., and Geadelmann, J. L. (1996). Evaluation of populations for their potential to improve three maize hybrids. *Crop Sci.* 36, 1553. doi:10.2135/cropsci1996.0011183X003600060025x.
- Dugo, M. L., Satovic, Z., Millán, T., Cubero, J. I., Rubiales, D., Cabrera, A., et al. (2005). Genetic mapping of QTLs controlling horticultural traits in diploid roses. *Theor. Appl. Genet.* 111, 511–520. doi:10.1007/s00122-005-2042-4.
- Edmeades, G. O., McMaster, G. S., White, J. W., and Campos, H. (2004). Genomics and the physiologist: bridging the gap between genes and crop response. *F. Crop. Res.* 90, 5–18. doi:10.1016/j.fcr.2004.07.002.
- Elser, J. J., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., et al. (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 10, 1135–1142. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x.
- El-Soda, M., Malosetti, M., Zwaan, B. J., Koornneef, M., and Aarts, M. G. M. (2014). Genotype×environment

- interaction QTL mapping in plants: lessons from Arabidopsis. *Trends Plant Sci.* 19, 390–398. doi:10.1016/j.tplants.2014.01.001.
- Esselink, G. D., Smulders, M. J. M., and Vosman, B. (2003). Identification of cut rose (*Rosa hybrida*) and rootstock varieties using robust sequence tagged microsatellite site markers. *Theor. Appl. Genet.* 106, 277–286. doi:10.1007/s00122-002-1122-y.
- Evers, J. B., Vos, J., Andrieu, B., and Struik, P. C. (2006). Cessation of tillering in spring wheat in relation to light reception and Red : Far-Red ratio. *Ann. Bot.* 97, 649–658.
- Fabbrini, F., Gaudet, M., Bastien, C., Zaina, G., Harfouche, A., Beritognolo, I., et al. (2012). Phenotypic plasticity, QTL mapping and genomic characterization of bud set in black poplar. *BMC Plant Biol.* 12, 47. doi:10.1186/1471-2229-12-47.
- Fahlgren, N., Gehan, M. A., and Baxter, I. (2015). Lights, camera, action: high-throughput plant phenotyping is ready for a close-up. *Curr. Opin. Plant Biol.* 24, 93–99. doi:10.1016/j.pbi.2015.02.006.
- Fang, S., Cammarano, D., Zhou, G., Tan, K., and Ren, S. (2015). Effects of increased day and night temperature with supplemental infrared heating on winter wheat growth in North China. *Eur. J. Agron.* 64, 67–77. doi:10.1016/j.eja.2014.12.012.
- Fanwoua, J., Bairam, E., Delaire, M., and Buck-Sorlin, G. (2014). The role of branch architecture in assimilate production and partitioning: the example of apple (*Malus domestica*). *Front. Plant Sci.* 5, 338. doi:10.3389/fpls.2014.00338.
- Feyt, H. (2007). “Évolutions et ruptures en amélioration des plantes,” in *Histoire et agronomie* (IRD Éditions), 215–228.
- Finlayson, S., Krishnareddy, S. R., Kebrom, T. H., and Casal, J. J. (2010). Phytochrome regulation of branching in Arabidopsis. *Plant Physiol.* 152, 1914–1927. doi:10.1104/pp.109.148833.
- Flexas, J., Bota, J., Cornic, G., and Sharkey, T. D. (2004). Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biol.*, 269–279.
- Flexas, J., Diaz-Espejo, A., Galmés, J., Kaldenhoff, R., Medrano, H., and Ribas-Carbo, M. (2007). Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO₂ concentration around leaves. *Plant. Cell Environ.* 30, 1284–1298. doi:10.1111/j.1365-3040.2007.01700.x.
- Fluch, S., Olmo, C. C., Tauber, S., Stierschneider, M., Kopecky, D., Reichenauer, T. G., et al. (2008). Transcriptomic changes in wind-exposed poplar leaves are dependent on developmental stage. *Planta* 228, 757–764. doi:10.1007/s00425-008-0777-2.
- Foo, E., Yoneyama, K., Hugill, C. J., Quittenden, L. J., and Reid, J. B. (2013). Strigolactones and the regulation of pea symbioses in response to nitrate and phosphate deficiency. *Mol. Plant* 6, 76–87. doi:10.1093/mp/sss115.
- Forshey, C. G., Elfving, D. C., & Stebbins, R. L. (1992). Training and pruning apple and pear trees. American Society for Horticultural Science.
- Foucher, F., Chevalier, M., Corre, C., Soufflet-Freslon, V., Legeai, F., and Hibrand-Saint Oyant, L. (2008). New resources for studying the rose flowering process. *Genome* 51, 827–837. doi:doi: 10.1139/G08-067.
- Foucher, F., Hibrand-Saint Oyant, L., Hamama, L., Sakr, S., Nybom, H., Baudino, S., et al. (2015). Towards the rose genome sequence and its use in research and breeding. *Acta Hortic.* 1064, 167-175.
- France Agrimer (2008). Végétaux d’extérieur : les achats des Français en 2008. Accessed 17 November 2015.

- France Agrimer (2015a). Végétaux d'ornement : achats des ménages en 2014. Accessed 17 November 2015.
- France Agrimer (2015b). Bilan annuel 2014 : Commerce extérieur des produits de l'horticulture. Accessed 17 November 2015.
- Franklin, K. A., and Quail, P. H. (2010). Phytochrome functions in Arabidopsis development. *J. Exp. Bot.* 61, 11–24. doi:10.1093/jxb/erp304.
- Freeman, J. S., Potts, B. M., Downes, G. M., Pilbeam, D., Thavamanikumar, S., and Vaillancourt, R. E. (2013). Stability of quantitative trait loci for growth and wood properties across multiple pedigrees and environments in *Eucalyptus globulus*. *New Phytol.* 198, 1121–1234. doi:10.1111/nph.12237.
- Freitas, R. P. (2012). Effet du ver de terre *Aporrectodea caliginosa* sur la croissance des plantes, leur développement et leur résistance aux pathogènes : réponse physiologique et moléculaire de la plante à l'émission de molécules-signal. Ph.D. Thesis. Paris.
- Frewen, B. E., Chen, T. H. H., Howe, G. T., Davis, J., Rohde, A., Boerjan, W., et al. (2000). Quantitative trait loci and candidate gene mapping of bud set and bud flush in *Populus*. *Genetics* 154, 837–845.
- Furet, P.-M., Lothier, J., Demotes-Mainard, S., Travier, S., Henry, C., Guérin, V., et al. (2014). Light and nitrogen nutrition regulate apical control in *Rosa hybrida* L. *J. Plant Physiol.* 171, 7–13. doi:10.1016/j.jplph.2013.10.008.
- Galinato, S., Gallardo, R.K. (2011). 2010 estimated cost of producing pears in north central Washington (FS031E). <http://extecon.wsu.edu/pages/Enterprise_Budgets>. Accessed 15 November 2015.
- Galinato, S., Gallardo, R.K., Taylor, M. (2010). 2009 cost estimates of establishing and producing sweet cherries in Washington (FS022E). <http://extecon.wsu.edu/pages/Enterprise_Budgets> . Accessed 15 November 2015.
- Gallais, A. (1992). Amélioration des espèces végétales cultivées. Editions Quae. 768p.
- Gallais, A., and Ricroch, A. (2006). Plantes transgéniques: faits et enjeux. Editions Quae. 304p.
- Gallardo, R.K., Taylor, M., Hinman, H. (2010). 2009 cost estimates of establishing and producing Gala apples in Washington (FS005E). <http://extecon.wsu.edu/pages/Enterprise_Budgets>. Accessed 15 November 2015.
- Gallé, A., Haldimann, P., and Feller, U. (2007). Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery. *New Phytol.* 174, 799–810. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02047.x.
- Galvão, V. C., and Fankhauser, C. (2015). Sensing the light environment in plants: photoreceptors and early signaling steps. *Curr. Opin. Neurobiol.* 34, 46–53. doi:10.1016/j.conb.2015.01.013.
- Garbez, M., Galopin, G., Sigogne, M., Favre, P., Demotes-Mainard, S., and Symoneaux, R. (2015). Assessing the visual aspect of rotating virtual rose bushes by a labeled sorting task. *Food Qual. Prefer.* 40, 287–295. doi:10.1016/j.foodqual.2014.06.008.
- Gardiner, J. M., Coe, E. H., Melia-Hancock, S., Hoisington, D. A., and Chao, S. (1993). Development of a core RFLP map in maize using an immortalized F2 population. *Genetics* 134, 917–930.
- Gariglio, N., González Rossia, D. E., Mendow, M., Reig, C., and Agusti, M. (2006). Effect of artificial chilling on the depth of endodormancy and vegetative and flower budbreak of peach and nectarine cultivars using excised shoots. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 108, 371–377. doi:10.1016/j.scienta.2006.02.015.

- Gauch, H. G., and Zobel, R. W. (1996). Optimal replication in selection experiments. *Crop Sci.* 36, 838–843.
- Gautam, P., Terfa, M. T., Olsen, J. E., and Torre, S. (2015). Red and blue light effects on morphology and flowering of *Petunia x hybrida*. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 184, 171–178. doi:10.1016/j.scienta.2015.01.004.
- Génard, M. (1994). Relationship between sylleptic branching and components of parent shoot development in the peach tree. *Ann. Bot.* 74, 465–470. doi:10.1006/anbo.1994.1142.
- Gianfranceschi, L., Koller, B., Seglias, N., Kellerhals, M., and Gessler, C. (1996). Molecular selection in apple for resistance to scab caused by *Venturia inaequalis*. *Theor. Appl. Genet.* 93, 199–204. doi:10.1007/BF00225746.
- Gibson, L. R., and Paulsen, G. M. (1999). Yield components of wheat grown under high temperature stress during reproductive growth. *Crop Sci.* 39, 18–41. doi:10.2135/cropsci1999.3961841x.
- Gibson, J. L., and Whipker, B. E. (2001). Ornamental cabbage and kale growth responses to daminozide, paclobutrazol, and uniconazole. *Horttechnology* 11, 226–230.
- Giday, H., Fanourakis, D., Kjaer, K. H., Fomsgaard, I. S., and Ottosen, C. O. (2014). Threshold response of stomatal closing ability to leaf abscisic acid concentration during growth. *J. Exp. Bot.* 65, 4361–4370. doi:10.1093/jxb/eru216.
- Girault, T., Abidi, F., Sigogne, M., Pelleschi-Travier, S., Boumaza, R., Sakr, S., et al. (2010). Sugars are under light control during bud burst in *Rosa* sp. *Plant. Cell Environ.* 33, 1339–1350. doi:10.1111/j.1365-3040.2010.02152.x.
- Girault, T., Bergougnoux, V., Combes, D., Viemont, J.-D., and Leduc, N. (2008). Light controls shoot meristem organogenic activity and leaf primordia growth during bud burst in *Rosa* sp. *Plant. Cell Environ.* 31, 1534–1544. doi:10.1111/j.1365-3040.2008.01856.x.
- Gitonga, V. W., Koning-Boucoiran, C. F. S., Verlinden, K., Dolstra, O., Visser, R. G. F., Maliepaard, C., et al. (2014). Genetic variation, heritability and genotype by environment interaction of morphological traits in a tetraploid rose population. *BMC Genet.* 15, 146. doi:10.1186/s12863-014-0146-z.
- de Givry, S., Bouchez, M., Chabrier, P., Milan, D., and Schiex, T. (2005). CARTHAGENE: multipopulation integrated genetic and radiation hybrid mapping. *Bioinformatics* 21, 1703–1704. doi:10.1093/bioinformatics/bti222.
- Glowacka, B. (2004). The effect of blue light on the height and habit of the tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) transplant. *Folia Hortic.* 16, 3–10.
- Godin, C., and Caraglio, Y. (1998). A multiscale model of plant topological structures. *J. Theor. Biol.* 191, 1–46. doi:10.1006/jtbi.1997.0561.
- Godin, C., Costes, E., and Caraglio, Y. (1997). Exploring plant topological structure with the AMAPmod software: an outline. *Silva Fenn.* 31, 357–368.
- Godin, C., Costes, E., and Sinoquet, H. (1999). A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Ann. Bot.* 84, 343–357. doi:10.1006/anbo.1999.0923.
- Goffeau, A., Barrell, B. G., Bussey, H., Davis, R. W., Dujon, B., Feldmann, H., et al. (1996). Life with 6000 Genes. *Science*. 274, 546–567. doi:10.1126/science.274.5287.546.
- Gonçalves, I. C. R., Araújo, A. S. F., Carvalho, E. M. S., and Carneiro, R. F. V. (2009). Effect of paclobutrazol on microbial biomass, respiration and cellulose decomposition in soil. *Eur. J. Soil Biol.* 45, 235–238. doi:10.1016/j.ejsobi.2009.01.002.

- González-Grandío, E., and Cubas, P. (2014). Identification of gene functions associated to active and dormant buds in *Arabidopsis*. *Plant Signal. Behav.* 9, e27994. doi:10.4161/psb.27994.
- Grime, J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester.
- de Groot, C. C., Van Den Boogaard, R., Marcelis, L. F. M., Harbinson, J., and Lambers, H. (2003). Contrasting effects of N and P deprivation on the regulation of photosynthesis in tomato plants in relation to feedback limitation. *J. Exp. Bot.* 54, 1957–1967. doi:10.1093/jxb/erg193.
- Gudin, S. (2000). Rose: genetics and breeding. *Plant Breed. Rev.* 17, 159–189.
- Gupta, P. K., and Varshney, R. K. (2000). The development and use of microsatellite markers for genetic analysis and plant breeding with emphasis on bread wheat. *Euphytica* 113, 163–185. doi:10.1023/A:1003910819967.
- Guterman, I., Shalit, M., Menda, N., Piestun, D., Dafny-Yelin, M., Shalev, G., et al. (2002). Rose scent: genomics approach to discovering novel floral fragrance-related genes. *Plant Cell* 14, 2325–2338.
- Haddad, Yael. (2007). Régulateurs de croissance en ornement. *PHM Revue Horticole*. 486, 14-17.
- Haldane, J. B. S. (1919). The combination of linkage values and the calculation of distances between the loci of linked factors. *J. Genet.* 8, 299-309.
- Hallé, F., Oldeman, R. A. A., and Tomlinson, P. B. (1978). *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag. 441p
- Heide, O. M. (2011). Temperature rather than photoperiod controls growth cessation and dormancy in *Sorbus* species. *J. Exp. Bot.* 62, 5397–5404. doi:10.1093/jxb/err213.
- Helentjaris, T., Slocum, M., Wright, S., Schaefer, A., and Nienhuis, J. (1986). Construction of genetic linkage maps in maize and tomato using restriction fragment length polymorphisms. *Theor. Appl. Genet.* 72, 761–769. doi:10.1007/BF00266542.
- Henry, C., Rabot, A., Laloi, M., Mortreau, E., Sigogne, M., Leduc, N., et al. (2011). Regulation of RhSUC2, a sucrose transporter, is correlated with the light control of bud burst in *Rosa* sp. *Plant. Cell Environ.* 34, 1776–1789. doi:10.1111/j.1365-3040.2011.02374.x.
- Hermans, C., Hammond, J. P., White, P. J., and Verbruggen, N. (2006). How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends Plant Sci.* 11, 610–617. doi:10.1016/j.tplants.2006.10.007.
- Hibrand-Saint Oyant, L., Crespel, L., Rajapakse, S., Zhang, L., and Foucher, F. (2008). Genetic linkage maps of rose constructed with new microsatellite markers and locating QTL controlling flowering traits. *Tree Genet. Genomes* 4, 11–23. doi:10.1007/s11295-007-0084-2.
- Holland, J. B., Nyquist, W. E. and Cervantes-Martínez, C. T. (2002). Estimating and Interpreting Heritability for Plant Breeding: An Update, in *Plant Breeding Reviews*, Volume 22 (ed J. Janick).
- Horvath, D. P., Anderson, J. V., Chao, W. S., and Foley, M. E. (2003). Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy. *Trends Plant Sci.* 8, 534–540. doi:10.1016/j.tplants.2003.09.013.
- Hubbard, M., Kelly, J., Rajapakse, S., Abbott, A., and Ballard, R. (1992). Restriction fragment length polymorphisms in rose and their use for cultivar identification. *HortScience* 27, 172–173.
- Huché-Thélier, L., Boumaza, R., Demotes-Mainard, S., Canet, A., Symoneaux, R., Douillet, O., et al. (2011). Nitrogen deficiency increases basal branching and modifies visual quality of the rose bushes. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 130, 325–334. doi:10.1016/j.scienta.2011.07.007.

- Huché-Thélier, L., Crespel, L., Gourrierc, J. Le, Morel, P., Sakr, S., and Leduc, N. (2016). Light signaling and plant responses to blue and UV radiations—Perspectives for applications in horticulture. *Environ. Exp. Bot.* 121, 22–38. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.06.009.
- Huché-Thélier, L., Morel, P., Le Coz, E., Sintès, G., Guillemain, G., and Crespel, L. (2013). Effect of continuous or discontinuous water restrictions on the architecture of two- and five-months-old garden rose (*Rosa hybrida* 'Radrazz'). *Acta hortic.* 990, 363–368.
- Huehn, M. (2010). Random variability of map distances based on Kosambi's and Haldane's mapping functions. *J. Appl. Genet.* 51, 27–31. doi:10.1007/BF03195707.
- Huehn, M. (2011). On the bias of recombination fractions, Kosambi's and Haldane's distances based on frequencies of gametes. *Genome* 54, 196–201. doi:10.1139/G10-109.
- Hurry, V. M., Strand, A., Tobiaeson, M., Gardestrom, P., and Oquist, G. (1995). Cold hardening of spring and winter wheat and rape results in differential effects on growth, carbon metabolism, and carbohydrate content. *Plant Physiol.* 109, 697–706.
- Hurst, C.C. (1925). Chromosomes and characters in *Rosa* and their significance in the origin of species. *Exp. Genet.* 37, 534–550.
- Hurst, C.C. (1941). Notes on the origin and evolution of our garden roses. *J. Royal Hort. Soc.* 66, 73–82.
- Iino, M. (1990). Phototropism: mechanisms and ecological implications. *Plant Cell Environ.* 13, 633–650.
- International Human Genome Sequencing Consortium (2004). Finishing the euchromatic sequence of the human genome. *Nature* 431, 931–945. doi:10.1038/nature03001.
- Islam, M.A., Kuwar, G., Clarke, J.L., Blystad, D.R., Gislerød, H.R., Olsen, J.E., and Torre, S. (2012). Artificial light from light emitting diodes (LEDs) with a high portion of blue light results in shorter poinsettias compared to high pressure sodium (HPS) lamps. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 147, 136–143.
- Iwata, H., Gaston, A., Remay, A., Thouroude, T., Jeauffre, J., Kawamura, K., et al. (2012). The TFL1 homologue KSN is a regulator of continuous flowering in rose and strawberry. *Plant J.* 69, 116–125. doi:10.1111/j.1365-3113X.2011.04776.x.
- Jackson, P. A., Byth, D. E., Fischer, K. S., and Johnston, R. P. (1994). Genotype × environment interactions in progeny from a barley cross II. Variation in grain yield, yield components and dry matter production among lines with similar times to anthesis. *F. Crop. Res.* 37, 11–23. doi:10.1016/0378-4290(94)90077-9.
- Jacobs, M. (1954). The effect of wind sway on the form and development of *Pinus radiata* D.Don. *Aust. J. Bot.* 2, 35–51.
- Jaffe, M. J. (1973). Thigmomorphogenesis: The response of plant growth and development to mechanical stimulation : with special reference to *Bryonia dioica*. *Planta* 114, 143–157. doi:10.1007/BF00387472.
- Jaffe, M. J., and Galston, A. W. (1968). The physiology of tendrils. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 19, 417–434. doi:10.1146/annurev.pp.19.060168.002221.
- Jaffe, M. J., Telewski, F. W., and Cooke, P. W. (1984). Thigmomorphogenesis: on the mechanical properties of mechanically perturbed bean plants. *Physiol. Plant.* 62, 73–78.
- Jalalizand, A. R., Mirhensi, H., Karimi, A., Modaresi, M., and Mahmoodi, E. (2012). Morphological and molecular identification aphids of *Rosae*. *APCBEE Procedia* 4, 12–15.
- Jaleel, C. A., Manivannan, P., Lakshmanan, G. M. A., Gomathinayagam, M., and Panneerselvam, R. (2008).

- Alterations in morphological parameters and photosynthetic pigment responses of *Caranthus roseus* under soil water deficits. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 61, 298–303.
doi:10.1016/j.colsurfb.2007.09.008.
- Jamont, M., Dubois-Pot, C., and Jaloux, B. (2014). Nectar provisioning close to host patches increases parasitoid recruitment, retention and host parasitism. *Basic Appl. Ecol.* 15, 151–160.
doi:10.1016/j.baae.2014.01.001.
- Jang, J. C., and Sheen, J. (1994). Sugar sensing in higher plants. *Plant Cell* 6, 1665–1679.
doi:10.1105/tpc.6.11.1665.
- Jansen, R. C. (1993). Interval mapping of multiple quantitative trait loci. *Genetics* 135, 205–211.
- Jansen, R. C. (1994). Controlling the type I and type II errors in mapping quantitative trait loci. *Genetics* 138, 871–881.
- Jansen, R. C., and Stam, P. (1994). High resolution of quantitative traits into multiple loci via interval mapping. *Genetics* 136, 1447–1455.
- Jansen, R. C., Van Ooijen, J. W., Stam, P., Lister, C., and Dean, C. (1995). Genotype-by-environment interaction in genetic mapping of multiple quantitative trait loci. *Theor. Appl. Genet.* 91, 33–37.
doi:10.1007/BF00220855.
- Jensen, H. E. K. (1994). Effects of duration and degree of pulse-DIF temperatures on plant height and flowering of *Kalanchoë blossfeldiana* v. Poelln. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 59, 45–54. doi:10.1016/0304-4238(94)90090-6.
- Jin, J., Huang, W., Gao, J.-P., Yang, J., Shi, M., Zhu, M.-Z., et al. (2008). Genetic control of rice plant architecture under domestication. *Nat. Genet.* 40, 1365–1369. doi:10.1038/ng.247.
- Jones, R., and Mansfield, T. (1970). Suppression of stomatal opening in leaves treated with abscisic acid. *J. Exp. Bot.* 21, 714–719. doi:10.1093/jxb/21.3.714.
- Jonsson, C. M., Ferracini, V. L., Paraíba, L. C., Rangel, M., and Aguiar, S. R. (2002). Alterações bioquímicas e acúmulo em pacus (*Metynnis argenteus*) expostos ao paclobutrazol. *Sci. Agric.* 59, 441–446.
doi:10.1590/S0103-90162002000300005.
- Junttila, O., and Hänninen, H. (2012). The minimum temperature for budburst in *Betula* depends on the state of dormancy. *Tree Physiol.* 32, 337–345. doi:10.1093/treephys/tps010.
- Kalia, R. K., Rai, M. K., Kalia, S., Singh, R., and Dhawan, A. K. (2011). Microsatellite markers: an overview of the recent progress in plants. *Euphytica* 177, 309–334. doi:10.1007/s10681-010-0286-9.
- Kam-Morgan, L. N. W., Gill, B. S., and Muthukrishnan, S. (1989). DNA restriction fragment length polymorphisms: a strategy for genetic mapping of D genome of wheat. *Genome* 32, 724–732.
doi:10.1139/g89-503.
- Karkee, M., Adhikari, B., Amatya, S., and Zhang, Q. (2014). Identification of pruning branches in tall spindle apple trees for automated pruning. *Comput. Electron. Agric.* 103, 127–135.
doi:10.1016/j.compag.2014.02.013.
- Kawamura, K., Hibrant-Saint Oyant, L., Crespel, L., Thouroude, T., Lalanne, D., and Foucher, F. (2011). Quantitative trait loci for flowering time and inflorescence architecture in rose. *Theor. Appl. Genet.* 122, 661–675. doi:10.1007/s00122-010-1476-5.
- Kawamura, K., Hibrant-Saint Oyant, L., Foucher, F., Thouroude, T., and Loustau, S. (2014). Kernel methods for

- phenotyping complex plant architecture. *J. Theor. Biol.* 342, 83–92. doi:10.1016/j.jtbi.2013.10.016.
- Kawamura, K., Hibrand-Saint Oyant, L., Thouroude, T., Jeauffre, J., and Foucher, F. (2015). Inheritance of garden rose architecture and its association with flowering behaviour. *Tree Genet. Genomes* 11, 1–12. doi:10.1007/s11295-015-0844-3.
- Kawamura, K., and Takeda, H. (2004). Rules of crown development in the clonal shrub *Vaccinium hirtum* in a low-light understory: a quantitative analysis of architecture. *Can. J. Bot.* 82, 329–339. doi:10.1139/b04-001.
- Kenis, K., and Keulemans, J. (2005). Genetic linkage maps of two apple cultivars (*Malus domestica* Borkh.) based on AFLP and microsatellite markers. *Mol. Breed.* 15, 205–219. doi:10.1007/s11032-004-5592-2.
- de Keyser, E., Shu, Q. Y., Van Bockstaele, E., and De Riek, J. (2010). Multipoint-likelihood maximization mapping on 4 segregating populations to achieve an integrated framework map for QTL analysis in pot azalea (*Rhododendron simsii* hybrids). *BMC Mol. Biol.* 11, 1. doi:10.1186/1471-2199-11-1.
- Khan, M. A., Durel, C.-E., Duffy, B., Drouet, D., Kellerhals, M., Gessler, C., et al. (2007). Development of molecular markers linked to the “Fiesta” linkage group 7 major QTL for fire blight resistance and their application for marker-assisted selection. *Genome* 50, 568–577. doi:10.1139/g07-033.
- Khayat, E., and Zieslin, N. (1982). Environmental factors involved in the regulation of sprouting of basal buds in rose plants. *J. Exp. Bot.* 33, 1286–1292. doi:10.1093/jxb/33.6.1286.
- Kim, J., Park, J. H., Lim, C. J., Lim, J. Y., Ryu, J.-Y., Lee, B.-W., et al. (2012). Small RNA and transcriptome deep sequencing proffers insight into floral gene regulation in *Rosa* cultivars. *BMC Genomics* 13, 657. doi:10.1186/1471-2164-13-657.
- Knapp, S. J. (1991). Using molecular markers to map multiple quantitative trait loci: models for backcross, recombinant inbred, and doubled haploid progeny. *Theor. Appl. Genet.* 81, 333–338. doi:10.1007/BF00228673.
- Knapp, S. J., Bridges, W. C., and Birkes, D. (1990). Mapping quantitative trait loci using molecular marker linkage maps. *Theor. Appl. Genet.* 79, 583–592. doi:10.1007/BF00226869.
- Kohlen, W., Charnikhova, T., Liu, Q., Bours, R., Domagalska, M. A., Beguerie, S., et al. (2011). Strigolactones are transported through the xylem and play a key role in shoot architectural response to phosphate deficiency in nonarbuscular mycorrhizal host *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 155, 974–987. doi:10.1104/pp.110.164640.
- Koning-Boucoiran, C. F. S., Esselink, G. D., Vukosavljev, M., van ’t Westende, W. P. C., Gitonga, V. W., Krens, F. A., et al. (2015). Using RNA-Seq to assemble a rose transcriptome with more than 13,000 full-length expressed genes and to develop the WagRhSNP 68k Axiom SNP array for rose (*Rosa* L.). *Front. Plant Sci.* 6, 249. doi:10.3389/fpls.2015.00249.
- Koning-Boucoiran, C. F. S., Gitonga, V. W., Yan, Z., Dolstra, O., van der Linden, C. G., van der Schoot, J., et al. (2012). The mode of inheritance in tetraploid cut roses. *Theor. Appl. Genet.* 125, 591–607. doi:10.1007/s00122-012-1855-1.
- Kool, M. (1996). System development of glasshouse roses. Ph.D.thesis, Wageningen.
- Kosambi, D. D. (1944). The estimation of map distances from recombination values. *Ann. Eugen.* 12, 172–175. doi:10.1111/j.1469-1809.1943.tb02321.x.
- Kudoyarova, G. R., Vysotskaya, L. B., Cherkozyanova, A., and Dodd, I. C. (2007). Effect of partial rootzone drying

- on the concentration of zeatin-type cytokinins in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) xylem sap and leaves. *J. Exp. Bot.* 58, 161–168. doi:10.1093/jxb/erl116.
- Kumar, M., Rawat, V., Rawat, J. M. S., and Tomar, Y. K. (2010). Effect of pruning intensity on peach yield and fruit quality. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 125, 218–221. doi:10.1016/j.scienta.2010.03.027.
- Kurepin, L. V., Dahal, K. P., Savitch, L. V., Singh, J., Bode, R., Ivanov, A. G., et al. (2013). Role of CBFs as integrators of chloroplast redox, phytochrome and plant hormone signaling during cold acclimation. *Int. J. Mol. Sci.* 14, 12729–12763. doi:10.3390/ijms140612729.
- Lacaze, X., Hayes, P., and Korol, A. (2009). Genetics of phenotypic plasticity: QTL analysis in barley, *Hordeum vulgare*. *Heredity (Edinb)*. 102, 163–173.
- Lander, E. S., and Botstein, D. (1989). Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics* 121, 185–199.
- Lander, E. S., Green, P., Abrahamson, J., Barlow, A., Daly, M. J., Lincoln, S. E., et al. (1987). MAPMAKER: An interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. *Genomics* 1, 174–181. doi:10.1016/0888-7543(87)90010-3.
- Laurens, F., Audergon, J. M., Clavierie, J., Duval, H., Germain, E., Kervella, J., et al. (2000). Integration of architectural types in French programmes of ligneous fruit species genetic improvement. *Fruits (Paris)* 55, 141–152.
- Laza, M. R. C., Sakai, H., Cheng, W., Tokida, T., Peng, S., and Hasegawa, T. (2015). Differential response of rice plants to high night temperatures imposed at varying developmental phases. *Agric. For. Meteorol.* 209–210, 69–77. doi:10.1016/j.agrformet.2015.04.029.
- Leduc, N., Roman, H., Barbier, F., Péron, T., Huché-Thélier, L., Lothier, J., et al. (2014). Light signaling in bud outgrowth and branching in plants. *Plants* 3, 223–250. doi:10.3390/plants3020223.
- Lemerle, D., Verbeek, B., Cousens, R. D., and Coombes, N. E. (1996). The potential for selecting wheat varieties strongly competitive against weeds. *Weed Res.* 36, 505–513. doi:10.1111/j.1365-3180.1996.tb01679.x.
- Lemonnier, D. (2014). *Le livre des roses : Histoire des roses de nos jardins*. Belin. 319 pages.
- Lespinasse, Y. (1992). Breeding apple tree: aims and methods. *Proc. (p. 103-110). Present. Proceeding Jt. Conf. EAPR Breed. EUCARPIA Potato, Landerneau, FRA (1992-01-12 - 1992-01-17). FRA EUCARPIA.*, pp.103–110.
- Liang, S., Ren, G., Liu, J., Zhao, X., Zhou, M., McNeil, D., et al. (2015). Genotype-by-environment interaction is important for grain yield in irrigated lowland rice. *F. Crop. Res.* 180, 90–99. doi:10.1016/j.fcr.2015.05.014.
- Lim, J.-H., Yang, H.-J., Jung, K.-H., Yoo, S.-C., and Paek, N.-C. (2014). Quantitative trait locus mapping and candidate gene analysis for plant architecture traits using whole genome re-sequencing in rice. *Mol. Cells* 37, 149–160. doi:10.14348/molcells.2014.2336.
- Lin, L., Li, W., Shao, J., Luo, W., Dai, J., Yin, X., et al. (2011). Modelling the effects of soil water potential on growth and quality of cut chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium*). *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 130, 275–288. doi:10.1016/j.scienta.2011.06.008.
- Lin, Y., Yang, H., Ivković, M., Gapare, W. J., Colin Matheson, A., and Wu, H. X. (2013). Effect of genotype by spacing interaction on radiata pine genetic parameters for height and diameter growth. *For. Ecol. Manage.* 304, 204–211. doi:10.1016/j.foreco.2013.05.015.
- Linde, M., Hattendorf, a, Kaufmann, H., and Debener, T. (2006). Powdery mildew resistance in roses: QTL

- mapping in different environments using selective genotyping. *Theor. Appl. Genet.* 113, 1081–1092. doi:10.1007/s00122-006-0367-2.
- Liu, B., Cheng, L., Ma, F., Zou, Y., and Liang, D. (2011). Growth, biomass allocation, and water use efficiency of 31 apple cultivars grown under two water regimes. *Agrofor. Syst.* 84, 117–129. doi:10.1007/s10457-011-9427-y.
- Lockhart, J. A. (1965). An analysis of irreversible plant cell elongation. *J. Theor. Biol.* 8, 264–275. doi:10.1016/0022-5193(65)90077-9.
- Longhi, S., Cappellin, L., Guerra, W., and Costa, F. (2013). Validation of a functional molecular marker suitable for marker-assisted breeding for fruit texture in apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Mol. Breed.* 32, 841–852. doi:10.1007/s11032-013-9912-2.
- Looney, N.E. and Lane, W.D. (1984). Spur-type growth mutants of McIntosh apple: a review of their genetics, physiology and field performance. *Acta Hortic.* 14, 31-46.
- Lorieux, M., Goffinet, B., Perrier, X., de León, D. G., and Lanaud, C. (1995a). Maximum-likelihood models for mapping genetic markers showing segregation distortion. 1. Backcross populations. *Theor. Appl. Genet.* 90, 73–80. doi:10.1007/BF00220998.
- Lorieux, M., Perrier, X., Goffinet, B., Lanaud, C., and de León, D. G. (1995b). Maximum-likelihood models for mapping genetic markers showing segregation distortion. 2. F2 populations. *Theor. Appl. Genet.* 90, 81–89. doi:10.1007/BF00220999.
- Lortie, C.J., Aarssen, L.W. (1997). Apical dominance as an adaptation in *Verbascum thapsus*: effects of water and nutrients on branching. *Int. J. Plant Sci.* 158, 461–464.
- de Lucas, M., Davière, J.-M., Rodríguez-Falcón, M., Pontin, M., Iglesias-Pedraz, J. M., Lorrain, S., et al. (2008). A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation. *Nature* 451, 480–484. doi:10.1038/nature06520.
- Mackay, T. F. (2001). The genetic architecture of quantitative traits. *Annu. Rev. Genet.* 35, 303–339. doi:10.1146/annurev.genet.35.102401.090633.
- Maggio, A., Miyazaki, S., Veronese, P., Fujita, T., Ibeas, J., Damsz, B., et al. (2002). Does proline accumulation play an active role in stress-induced growth reduction? *Plant J.* 31, 699–712. doi:10.1046/j.1365-313X.2002.01389.x.
- Maia, N., and Vénard, P. (1976). Cytotaxonomie du genre *Rosa* et origine des rosiers cultivés. In: Travaux sur le rosier de serre. FNHP ed, INRA Editions, Paris, pp 7-20
- Malone, M. (1994). Wound-induced hydraulic signals and stimulus transmission in *Mimosa pudica* L. *New Phytol.* 128, 49–56. doi:10.1111/j.1469-8137.1994.tb03985.x.
- Malosetti, M., Voltas, J., Romagosa, I., Ullrich, S. E., and Eeuwijk, F. A. van (2004). Mixed models including environmental covariables for studying QTL by environment interaction. *Euphytica* 137, 139–145. doi:10.1023/B:EUPH.0000040511.46388.ef.
- Manichaikul, A., Moon, J. Y., Sen, S., Yandell, B. S., and Broman, K. W. (2009). A model selection approach for the identification of quantitative trait loci in experimental crosses, allowing epistasis. *Genetics* 181, 1077–1086. doi:10.1534/genetics.108.094565.
- Marcelis-van Acker, C. A. M. (1995). Effect of temperature on development and growth potential of axillary buds in roses. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 63, 241–250. doi:10.1016/0304-4238(95)00802-Z.

- Marquis, R. J., Lill, J. T., and Piccinni, A. (2002). Effect of plant architecture on colonization and damage by leaf-tying caterpillars of *Quercus alba*. *Oikos* 99, 531–537. doi:10.1034/j.1600-0706.2002.11897.x.
- Martin, L., Decourteix, M., Badel, E., Huguet, S., Moulia, B., Julien, J.-L., et al. (2014). The zinc finger protein PtaZFP2 negatively controls stem growth and gene expression responsiveness to external mechanical loads in poplar. *New Phytol.* 203, 168–181. doi:10.1111/nph.12781.
- Martin, T., Oswald, O., and Graham, I. A. (2002). Arabidopsis seedling growth, storage lipid mobilization, and photosynthetic gene expression are regulated by carbon:nitrogen availability. *Plant Physiol.* 128, 472–481. doi:10.1104/pp.010475.
- Martin, C., Schaffer, B., and Mannion, C. (2010). Effects of flooding on physiology and growth of four ornamental species in marl soil of south Florida. *J. Environ. Hort.* 28, 159–165.
- Mata, D. A., and Botto, J. F. (2009). Manipulation of light environment to produce high-quality Poinsettia plants. *HortScience* 44, 702–706.
- Matsumoto, D., Yamane, H., Abe, K., and Tao, R. (2012). Identification of a Skp1-like protein interacting with SFB, the pollen S determinant of the gametophytic self-incompatibility in *Prunus*. *Plant Physiol.* 159, 1252–1262. doi:10.1104/pp.112.197343.
- McCallum, C. M., Comai, L., Greene, E., and Henikoff, S. (2000). Targeting Induced Local Lesions IN Genomes (TILLING) for plant functional genomics. *Plant Physiol.* 123, 439–442. doi:10.1104/pp.123.2.439.
- Meijón, M., Rodríguez, R., Jesús Cañal, M., and Feito, I. (2009). Improvement of compactness and floral quality in azalea by means of application of plant growth regulators. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 119, 169–176. doi:10.1016/j.scienta.2008.07.023.
- Meng, J., Li, D., Yi, T., Yang, J., and Zhao, X. (2009). Development and characterization of microsatellite loci for *Rosa odorata* var. *gigantea* Rehder & E. H. Wilson (Rosaceae). *Conserv. Genet.* 10, 1973–1976. doi:10.1007/s10592-009-9871-7.
- Mergeai, G., and Diouf, F. B. H. (2012). Distorsions de ségrégation et amélioration génétique des plantes (synthèse bibliographique). *Base*.
- Merilo, E., Jalakas, P., Laanemets, K., Mohammadi, O., Hõrak, H., Kollist, H., et al. (2015). Absciscic acid transport and homeostasis in the context of stomatal regulation. *Mol. Plant.* 8, 1321–1333. doi:10.1016/j.molp.2015.06.006.
- Metzger, A. (1893). Der Wind als Massgebender Faktor für das Wachstum der Bäume. *Mündener Forstl* 3, 35–86.
- Meyer, R. F., and Boyer, J. S. (1972). Sensitivity of cell division and cell elongation to low water potentials in soybean hypocotyls. *Planta* 108, 77–87. doi:10.1007/BF00386508.
- Mika, A., Buler, Z., and Krawiec, A. (2003). Effects of various methods of pruning apple trees after planting. *J. Fruit Ornament. Plant Res.*, 11, 33–44.
- Millan, T., Osuna, F., Cobos, S., Torres, A. M., and Cubero, J. I. (1996). Using RAPDs to study phylogenetic relationships in *Rosa*. *Theor. Appl. Genet.* 92, 273–277. doi:10.1007/BF00223385.
- Miller, S., Broom, F., Thorp, T., and Barnett, A. (2001). Effects of leader pruning on vine architecture, productivity and fruit quality in kiwifruit (*Actinidia deliciosa* cv. Hayward). *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 91, 189–199. doi:10.1016/S0304-4238(01)00259-X.
- Milošević, T., Milošević, N., and Glišić, I. (2013). Tree growth, yield, fruit quality attributes and leaf nutrient

- content of “Roxana” apricot as influenced by natural zeolite, organic and inorganic fertilisers. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 156, 131–139. doi:10.1016/j.scienta.2013.04.002.
- Mittler, R., Finka, A., and Goloubinoff, P. (2012). How do plants feel the heat? *Trends Biochem. Sci.* 37, 118–125. doi:10.1016/j.tibs.2011.11.007.
- Miura, K., and Tada, Y. (2014). Regulation of water, salinity, and cold stress responses by salicylic acid. *Front. Plant Sci.* 5, 4. doi:10.3389/fpls.2014.00004.
- Miyawaki, K., Matsumoto-Kitano, M., and Kakimoto, T. (2004). Expression of cytokinin biosynthetic isopentenyltransferase genes in Arabidopsis : tissue specificity and regulation by auxin, cytokinin, and nitrate. *Plant J.* 37, 128–138. doi:10.1046/j.1365-313X.2003.01945.x.
- Moghaddam, H. H., Leus, L., De Riek, J., Van Huylenbroeck, J., and Van Bockstaele, E. (2012). Construction of a genetic linkage map with SSR, AFLP and morphological markers to locate QTLs controlling pathotype-specific powdery mildew resistance in diploid roses. *Euphytica* 184, 413–427. doi:10.1007/s10681-011-0616-6.
- Molina-Montenegro, M. A., Gallardo-Cerda, J., Flores, T. S. M., and Atala, C. (2012). The trade-off between cold resistance and growth determines the Nothofagus pumilio treeline. *Plant Ecol.* 213, 133–142. doi:10.1007/s11258-011-9964-5.
- Morel, P. (2001). Growth control of Hydrangea macrophylla through water restriction. *Acta Hort.*, 51–58.
- Morel, P., Crespel, L., Galopin, G., and Moulia, B. (2012). Effect of mechanical stimulation on the growth and branching of garden rose. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 135, 59–64. doi:10.1016/j.scienta.2011.12.007.
- Morel, P., Galopin, G., and Donès, N. (2009). Using architectural analysis to compare the shape of two hybrid tea rose genotypes. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 120, 391–398. doi:10.1016/j.scienta.2008.11.039.
- Morgan, J. M. (1984). Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 35, 299–319. doi:10.1146/annurev.pp.35.060184.001503.
- Mori, I. C., and Schroeder, J. I. (2004). Reactive oxygen species activation of plant Ca²⁺ channels. A signaling mechanism in polar growth, hormone transduction, stress signaling, and hypothetically mechanotransduction. *Plant Physiol.* 135, 702–708. doi:10.1104/pp.104.042069.
- Mortensen, L. M., and Strømme, E. (1987). Effects of light quality on some greenhouse crops. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 33, 27–36. doi:10.1016/0304-4238(87)90029-X.
- Moulia, B., Coutand, C., and Julien, J.-L. (2015). Mechanosensitive control of plant growth: bearing the load, sensing, transducing, and responding. *Front. Plant Sci.* 6, 52. doi:10.3389/fpls.2015.00052.
- Muleo, R., Morini, S., and Casano, S. (2001). Photoregulation of growth and branching of plum shoots: physiological action of two photosystems. *Vitr. Cell. Dev. Biol. - Plant* 37, 609–617. doi:10.1007/s11627-001-0107-x.
- Mutava, R. N., Prince, S. J. K., Syed, N. H., Song, L., Valliyodan, B., Chen, W., et al. (2015). Understanding abiotic stress tolerance mechanisms in soybean: a comparative evaluation of soybean response to drought and flooding stress. *Plant Physiol. Biochem.* 86, 109–120. doi:10.1016/j.plaphy.2014.11.010.
- Myneni, R. B., Keeling, C. D., Tucker, C. J., Asrar, G., and Nemani, R. R. (1997). Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* 386, 698–702. doi:10.1038/386698a0.
- Myster, J., and Moe, R. (1995). Effect of diurnal temperature alternations on plant morphology in some greenhouse crops—a mini review. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 62, 205–215. doi:10.1016/0304-

- Niinemets, U., and Lukjanova, A. (2003). Total foliar area and average leaf age may be more strongly associated with branching frequency than with leaf longevity in temperate conifers. *New Phytol.* 158, 75–89. doi:10.1046/j.1469-8137.2003.00712.x.
- Niu, G., and Rodriguez, D. (2009). Growth and physiological responses of four rose rootstocks to drought stress. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 134, 202–209.
- Nyquist, W. E., and Baker, R. J. (1991). Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. *CRC. Crit. Rev. Plant Sci.* 10, 235–322. doi:10.1080/07352689109382313.
- Ogunniyan, D. J., and Olakojo, S. A. (2015). Genetic variation, heritability, genetic advance and agronomic character association of yellow elite inbred lines of maize (*Zea mays* L.). *Niger. J. Genet.* doi:10.1016/j.nigjg.2015.06.005.
- Okada, K. (2015). DNA markers and the molecular mechanism of self-(in)compatibility in Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai). *Hortic. J.* 84, 183–194. doi:10.2503/hortj.MI-IR04.
- Okami, M., Kato, Y., Kobayashi, N., and Yamagishi, J. (2015). Morphological traits associated with vegetative growth of rice (*Oryza sativa* L.) during the recovery phase after early-season drought. *Eur. J. Agron.* 64, 58–66. doi:10.1016/j.eja.2014.12.006.
- Okello, R. C. O., de Visser, P. H. B., Heuvelink, E., Marcelis, L. F. M., and Struik, P. C. (2016). Light mediated regulation of cell division, endoreduplication and cell expansion. *Environ. Exp. Bot.* 121, 39–47. doi:10.1016/j.envexpbot.2015.04.003.
- Olukolu, B. A., Trainin, T., Fan, S., Kole, C., Bielenberg, D. G., Reighard, G. L., et al. (2009). Genetic linkage mapping for molecular dissection of chilling requirement and budbreak in apricot (*Prunus armeniaca* L.). *Genome* 52, 819–828. doi:10.1139/g09-050.
- Osorio, M., Breia, E., Rodrigues, A., Osorio, J., Roux, X., Daudet, F., et al. (2006). Limitations to carbon assimilation by mild drought in nectarine trees growing under field conditions. *Environ. Exp. Bot.* 55, 235–247. doi:10.1016/j.envexpbot.2004.11.003.
- Ouzounis, T., Fretté, X., Rosenqvist, E., and Ottosen, C.-O. (2014). Spectral effects of supplementary lighting on the secondary metabolites in roses, chrysanthemums, and campanulas. *J. Plant Physiol.* 171, 1491–1499. doi:10.1016/j.jplph.2014.06.012.
- Pal, P. K., Agnihotri, V. K., and Deosharan Singh, R. (2014). Impact of level and timing of pruning on flower yield and secondary metabolites profile of *Rosa damascena* under western Himalayan region. *Ind. Crops Prod.* 52, 219–227. doi:10.1016/j.indcrop.2013.10.022.
- Pangga, I. B., Hanan, J., and Chakraborty, S. (2013). Climate change impacts on plant canopy architecture: implications for pest and pathogen management. *Eur. J. Plant Pathol.* 135, 595–610. doi:10.1007/s10658-012-0118-y.
- Paterson, A. H., Damon, S., Hewitt, J. D., Zamir, D., Rabinowitch, H. D., Lincoln, S. E., et al. (1991). Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: comparison across species, generations, and environments. *Genetics* 127, 181–197.
- Paterson, A. H., Lander, E. S., Hewitt, J. D., Peterson, S., Lincoln, S. E., and Tanksley, S. D. (1988). Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature* 335, 721–726. doi:10.1038/335721a0.

- Paul, M. J., and Driscoll, S. P. (1997). Sugar repression of photosynthesis: the role of carbohydrates in signalling nitrogen deficiency through source:sink imbalance. *Plant, Cell Environ.* 20, 110–116. doi:10.1046/j.1365-3040.1997.d01-17.x.
- Paulus, S., Schumann, H., Kuhlmann, H., and Léon, J. (2014). High-precision laser scanning system for capturing 3D plant architecture and analysing growth of cereal plants. *Biosyst. Eng.*, 1–11.
- Peleg, Z., and Blumwald (2011). Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 14, 290–295. doi:10.1016/j.pbi.2011.02.001.
- Peng, J., Richards, D. E., Hartley, N. M., Murphy, G. P., Devos, K. M., Flintham, J. E., et al. (1999). “Green revolution” genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature* 400, 256–261. doi:10.1038/22307.
- Pflieger, S., Lefebvre, V., and Causse, M. (2001). The candidate gene approach in plant genetics: a review. *Mol. Breed.* 7, 275–291. doi:10.1023/A:1011605013259.
- Piwat, S., Lefebvre, V., and Causse, M. (2001). The candidate gene approach in plant genetics: a review. *Mol. Breed.* 7, 275–291. doi:10.1023/A:1011605013259.
- Poorter, L. (1999). Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Funct. Ecol.* 13, 396–410. doi:10.1046/j.1365-2435.1999.00332.x.
- Pop, E. W., Oberbauer, S. F., and Starr, G. (2000). Predicting vegetative bud break in two arctic deciduous shrub species, *Salix pulchra* and *Betula nana*. *Oecologia* 124, 176–184. doi:10.1007/s004420050005.
- Pospíšilová, J., Synková, H., and Rulcová, J. (2000). Cytokinins and water stress. *Biol. Plant.* 43, 321–328. doi:10.1023/A:1026754404857.
- Portemer, V. (2009). Impacts de la contrainte hydrique sur l'architecture du rosier miniature: étude des gènes impliqués et développement de protocoles de transformation génétique en vue de leur validation. Ph.D. thesis, Poitiers.
- Qubbaj, T., Reineke, A., and Zebitz, C. P. W. (2005). Molecular interactions between rosy apple aphids, *Dysaphis plantaginea*, and resistant and susceptible cultivars of its primary host *Malus domestica*. *Entomol. Exp. Appl.* 115, 145–152. doi:10.1111/j.1570-7458.2005.00255.x.
- Raab, F., Blood, E., Steiner, T., and Jones, H. (1979). Magnetic position and orientation tracking system. *IEEE Trans. Aerosp. Electron. Syst.* AES-15, 709–718. doi:10.1109/TAES.1979.308860.
- Rabot, A., Henry, C., Ben Baaziz, K., Mortreau, E., Azri, W., Lothier, J., et al. (2012). Insight into the role of sugars in bud burst under light in the rose. *Plant Cell Physiol.* 53, 1068–1082. doi:10.1093/pcp/pcs051.
- Rae, A. M., Pinel, M. P. C., Bastien, C., Sabatti, M., Street, N. R., Tucker, J., et al. (2008). QTL for yield in bioenergy *Populus*: identifying G×E interactions from growth at three contrasting sites. *Tree Genet. Genomes* 4, 97–112. doi:10.1007/s11295-007-0091-3.
- Rajapakse, S., Byrne, D. H., Zhang, L., Anderson, N., Arumuganathan, K., and Ballard, R. E. (2001). Two genetic linkage maps of tetraploid roses. *TAG Theor. Appl. Genet.* 103, 575–583. doi:10.1007/PL00002912.
- Rajapakse, N. C., and Kelly, J. W. (1994). Influence of spectral filters on growth and postharvest quality of potted miniature roses. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 56, 245–255. doi.org/10.1016/0304-4238(94)90006-X.
- Randoux, M., Davière, J.-M., Jeauffre, J., Thouroude, T., Pierre, S., Toualbia, Y., et al. (2014). RoKSN, a floral repressor, forms protein complexes with RoFD and RoFT to regulate vegetative and reproductive

- development in rose. *New Phytol.* 202, 161–173. doi:10.1111/nph.12625.
- Raymond O. (1999). Domestication et sélection dirigée chez le rosier analyse historique via les phénotypes morphologique, chimique et biochimique. PhD Thesis, Lyon.
- Reddy, S., and Finlayson, S. A. (2014). Phytochrome B promotes branching in Arabidopsis by suppressing auxin signaling. *Plant Physiol.* 164, 1542–1550. doi:10.1104/pp.113.234021.
- Reddy, S. K., Holalu, S. V, Casal, J. J., and Finlayson, S. A. (2013). Absciscic acid regulates axillary bud outgrowth responses to the ratio of red to far-red light. *Plant Physiol.* 163, 1047–1058. doi:10.1104/pp.113.221895.
- Reed, J. W., Nagpal, P., Poole, D. S., Furuya, M., and Chory, J. (1993). Mutations in the gene for the red/far-red light receptor phytochrome B alter cell elongation and physiological responses throughout Arabidopsis development. *Plant Cell* 5, 147–157. doi:10.1105/tpc.5.2.147.
- de Reffye, P (1979) Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. simulation spatiale des modules tropicaux sous l'effet de la pesanteur. Application au Coffea robusta. Ph.D. thesis, Paris.
- Reubens, B., Pannemans, B., Danjon, F., Proft, M., Baets, S., Baerdemaeker, J., et al. (2009). The effect of mechanical stimulation on root and shoot development of young containerised Quercus robur and Robinia pseudoacacia trees. *Trees* 23, 1213–1228. doi:10.1007/s00468-009-0360-x.
- Reynders-Aloisi, S., and Bollereau, P. (1996) Characterization of genetic diversity in genus Rosa by random amplified polymorphic DNA. *Acta Hort.* 424, 253–259.
- Ritchie, J. T., and Nesmith, D. S. (1991). "Temperature and crop development," in *Modeling plant and soil systems* Agronomy Monograph. (American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America), 5–29. doi:10.2134/agronmonogr31.c2.
- Roberts, A. V, Gladis, T., and Brumme, H. (2009). DNA amounts of roses (Rosa L.) and their use in attributing ploidy levels. *Plant Cell Rep.* 28, 61–71. doi:10.1007/s00299-008-0615-9.
- Rodriguez, M., Rau, D., Papa, R., and Attene, G. (2008). Genotype by environment interactions in barley (Hordeum vulgare L.): different responses of landraces, recombinant inbred lines and varieties to Mediterranean environment. *Euphytica* 163, 231–247. doi:10.1007/s10681-007-9635-8.
- Roman, H. (2015). Etude du photocontrôle du débourrement : rôles des photorécepteurs (phyA, phyB, cry1) et des cytokinines dans la transduction du signal lumineux. PhD. Thesis, Angers.
- Roman, H., Rapicault, M., Miclot, A. S., Larenaudie, M., Kawamura, K., Thouroude, T., et al. (2015). Genetic analysis of the flowering date and number of petals in rose. *Tree Genet. Genomes* 11, 85. doi:10.1007/s11295-015-0906-6.
- Ru, S., Main, D., Evans, K., and Peace, C. (2015). Current applications, challenges, and perspectives of marker-assisted seedling selection in Rosaceae tree fruit breeding. *Tree Genet. Genomes* 11, 8. doi:10.1007/s11295-015-0834-5.
- Sah, H., Pratibha, Kumar, R., and Topwal, M. (2014). Response of NPK on growth, yield and quality of oriental pear: a review. *Indian Hortic. J.* 4, 1–8.
- Sanger, F., Air, G. M., Barrell, B. G., Brown, N. L., Coulson, A. R., Fiddes, J. C., et al. (1977). Nucleotide sequence of bacteriophage φX174 DNA. *Nature* 265, 687–695. doi:10.1038/265687a0.
- Saunders, R. C., Jacobs, G., and Strydom, D. K. (1991). Effect of pruning on fruitset and shoot growth of 'Packham's Triumph' pear trees. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 47, 239–245. doi:10.1016/0304-

- Scheu, S. (2003). Effects of earthworms on plant growth: patterns and perspectives. *Pedobiologia (Jena)*. 47, 846–856. doi:10.1078/0031-4056-00270.
- Schiex, T., and Gaspin, C. (1997). CARTHAGENE: constructing and joining maximum likelihood genetic maps. *Proc. 8th Int. Conf. Intell. Syst. Mol. Biol.* 5, 258–267.
- Schlichting, C. D. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17, 667–693. doi:10.1146/annurev.es.17.110186.003315.
- Segura, V., Cilas, C., Laurens, F., and Costes, E. (2006). Phenotyping progenies for complex architectural traits: a strategy for 1-year-old apple trees (*Malus x domestica* Borkh.). *Tree Genet. Genomes* 2, 140–151. doi:10.1007/s11295-006-0037-1.
- Semagn, K., Bjørnstad, Å., and Ndjiondjop, M. (2006). An overview of molecular marker methods for plants. *African J. Biotechnol.* 5, 2540–2568. doi:10.4314/ajb.v5i25.56080.
- Shalini, L., and Sharma, D. (2006). Persistence and movement of paclobutrazol residues in a mango orchard soil. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 76, 930–934. doi:10.1007/s00128-006-1007-x.
- Sharma, D. B., and Swarup, A. (1988). Effects of short-term flooding on growth, yield and mineral composition of wheat on sodic soil under field conditions. *Plant Soil* 107, 137–143. doi:10.1007/BF02371555.
- Shimelis, H., and Shiringani, R. (2010). Variance components and heritabilities of yield and agronomic traits among cowpea genotypes. *Euphytica* 176, 383–389. doi:10.1007/s10681-010-0222-z.
- Shimizu-Sato, S., and Mori, H. (2001). Control of outgrowth and dormancy in axillary buds. *Plant Physiol.* 127, 1405–1413. doi:10.1104/pp.010841.
- Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K., and Seki, M. (2003). Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6, 410–417. doi:10.1016/S1369-5266(03)00092-X.
- Shupert DA, Byrne DH, Pemberton HB (2007) Inheritance of Xower traits, leaXet number and prickles in roses. *Acta Hort.* 751, 331–335
- Silva, C. M. M. S., Vieira, R. F., and Nicoletta, G. (2003). Paclobutrazol effects on soil microorganisms. *Appl. Soil Ecol.* 22, 79–86. doi:10.1016/S0929-1393(02)00110-5.
- Simon, S., Morel, K., Durand, E., Brevalle, G., Girard, T., and Lauri, P.-É. (2012). Aphids at crossroads: when branch architecture alters aphid infestation patterns in the apple tree. *Trees* 26, 273–282. doi:10.1007/s00468-011-0629-8.
- Simons, P. J. (1981). The role of electricity in plant movements. *New Phytol.* 87, 11–37. doi:10.1111/j.1469-8137.1981.tb01687.x.
- Sinoquet, H., Thanisawanyangkura, S., Mabrouk, H., and Kasemsap, P. (1998). Characterization of the light environment in canopies using 3D digitising and image processing. *Ann. Bot.* 82, 203–212. doi:10.1006/anbo.1998.0665.
- Skirycz, A., and Inzé, D. (2010). More from less: plant growth under limited water. *Curr. Opin. Biotechnol.* 21, 197–203. doi:10.1016/j.copbio.2010.03.002.
- Smertenko, A., Draber, P., Viklicky, V., and Opatrny, Z. (1997). Heat stress affects the organization of microtubules and cell division in *Nicotiana tabacum* cells. *Plant, Cell Environ.* 20, 1534–1542.

doi:10.1046/j.1365-3040.1997.d01-44.x.

- Smith, H. (1982). Light quality, photoperception, and plant strategy. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 33, 481–518. doi:10.1146/annurev.pp.33.060182.002405.
- Sneller, C. H., Kilgore-Norquest, L., and Dombek, D. (1997). Repeatability of yield stability statistics in soybean. *Crop Sci.* 37, 383. doi:10.2135/cropsci1997.0011183X003700020013x.
- Snoeck, J., and de Reffye, P. (1980). Influence des engrais sur l'architecture et la croissance du caféier Robusta. *Café, Cacao, Thé.* 24, 259-266.
- Spiller, M., Linde, M., Hibrand-Saint Oyant, L., Tsai, C.-J., Byrne, D. H., Smulders, M. J. M., et al. (2011). Towards a unified genetic map for diploid roses. *Theor. Appl. Genet.* 122, 489–500. doi:10.1007/s00122-010-1463-x.
- Strand, A., Hurry, V., Gustafsson, P., and Gardeström, P. (1997). Development of *Arabidopsis thaliana* leaves at low temperatures releases the suppression of photosynthesis and photosynthetic gene expression despite the accumulation of soluble carbohydrates. *Plant J.* 12, 605–614.
- Su, H., Abernathy, S. D., White, R. H., and Finlayson, S. A. (2011). Photosynthetic photon flux density and phytochrome B interact to regulate branching in *Arabidopsis*. *Plant. Cell Environ.* 34, 1986–1998. doi:10.1111/j.1365-3040.2011.02393.x.
- Suss, K., and Schultze, T. (2003). Microsatellite markers for genetic analysis and the differentiation of roses. Patent No WO2003/097869. Available online at: <http://patentscope.wipo.int/search/en/WO2003097869>
- Takei, K., Ueda, N., Aoki, K., Kuromori, T., Hirayama, T., Shinozaki, K., et al. (2004). AtIPT3 is a key determinant of nitrate-dependent cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol.* 45, 1053–1062. doi:10.1093/pcp/pch119.
- Takemura, Y., Kuroki, K., Matsumoto, K., and Tamura, F. (2013). Cultivar and areal differences in the breaking period of bud endodormancy in pear plants. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 154, 20–24. doi:10.1016/j.scienta.2013.02.011.
- Talanova, V. V., Akimova, T. V., and Titov, A. F. (2003). Effect of whole plant and local heating on the ABA content in cucumber seedling leaves and roots and on their heat tolerance. *Russ. J. Plant Physiol.* 50, 90–94. doi:10.1023/A:1021996703940.
- Tanksley, S. D., Ganai, M. W., Prince, J. P., de Vicente, M. C., Bonierbale, M. W., Broun, P., et al. (1992). High density molecular linkage maps of the tomato and potato genomes. *Genetics* 132, 1141–1160.
- Tardieu, F., Granier, C., and Muller, B. (2011). Water deficit and growth. Co-ordinating processes without an orchestrator? *Curr. Opin. Plant Biol.* 14, 283–289. doi:10.1016/j.pbi.2011.02.002.
- Tartarini, S., Gianfranceschi, L., Sansavini, S., and Gessler, C. (1999). Development of reliable PCR markers for the selection of the Vf gene conferring scab resistance in apple. *Plant Breed.* 118, 183–186. doi:10.1046/j.1439-0523.1999.118002183.x.
- Teichmann, T., and Muhr, M. (2015). Shaping plant architecture. *Front. Plant Sci.* 6, 233. doi:10.3389/fpls.2015.00233.
- Teixeira, J., Missiaggia, A., Dias, D., Scarpinati, E., Viana, J., Paula, N., et al. (2011). QTL analyses of drought tolerance in *Eucalyptus* under two contrasting water regimes. *BMC Proc.* 5, 40. doi:10.1186/1753-6561-5-S7-P40.
- Telewski, F. W., and Jaffe, M. J. (1986). Thigmomorphogenesis: anatomical, morphological and mechanical

- analysis of genetically different sibs of *Pinus taeda* in response to mechanical perturbation. *Physiol. Plant.* 66, 219–26.
- Terfa, M. T., Roro, A. G., Olsen, J. E., and Torre, S. (2014). Effects of UV radiation on growth and postharvest characteristics of three pot rose cultivars grown at different altitudes. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 178, 184–191. doi:10.1016/j.scienta.2014.08.021.
- Tompkins, D. K., Fowler, D. B., and Wright, A. T. (1993). Influence of agronomic practices on canopy microclimate and septoria development in no-till winter wheat produced in the Parkland region of Saskatchewan. *Can. J. Plant Sci.* 73, 331–344. doi:10.4141/cjps93-050.
- Torre, S., and Moe, R. (1998). Temperature, DIF and photoperiod effects on the rhythm and rate of stem elongation in *Campanula isophylla* Moretti. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 72, 123–133. doi:10.1016/S0304-4238(97)00115-5.
- Torre, S., Roro, A.G., Bengtsson, S., Mortensen, L., Solhaug, K.A., Gislerød, H.R., and Olsen, J.E. (2012). Control of plant morphology by UV-B and UV-B-temperature interactions. *Acta Hortic.* 956, 207–214.
- Trouverie, J., Thevenot, C., Rocher, J. P., Sotta, B., and Prioul, J. L. (2003). The role of abscisic acid in the response of a specific vacuolar invertase to water stress in the adult maize leaf. *J. Exp. Bot.* 54, 2177–2186. doi:10.1093/jxb/erg234.
- Tuskan, G. A., Difazio, S., Jansson, S., Bohlmann, J., Grigoriev, I., Hellsten, U., et al. (2006). The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray). *Science*. 313, 1596–604. doi:10.1126/science.1128691.
- Ueda, Y. Takeshita, D. and Ando, T. (1996). Pollination in *Rosa rugosa* Thunb. ex Murray. *Acta Hort.* 424, 309–310.
- Umehara, M., Hanada, A., Magome, H., Takeda-Kamiya, N., and Yamaguchi, S. (2010). Contribution of strigolactones to the inhibition of tiller bud outgrowth under phosphate deficiency in rice. *Plant Cell Physiol.* 51, 1118–1126. doi:10.1093/pcp/pcq084.
- UPOV (2010). Guidelines for the conduct of tests for distinctness, homogeneity and stability; rose, *Rosa* L. <http://www.upov.int/edocs/tgdocs/en/tg011.pdf>. Accessed 15 November 2015.
- Van Ooijen, JW. (2004). MAPQTL 5.0 software for the mapping of quantitative trait loci in experimental populations. Plant Research International, Wageningen.
- Van Ooijen, JW. (2006). JoinMap 4, Software for the calculation of genetic linkage maps in experimental populations. Kyazma B. V, Wageningen.
- Varshney, R. K., Hoisington, D. A., Nayak, S. N., and Graner, A. (2009). Molecular plant breeding: methodology and achievements. *Methods Mol. Biol.* 513, 283–304. doi:10.1007/978-1-59745-427-8_15.
- Vartapetian, B. B., and Jackson, M. B. (1997). Plant adaptations to anaerobic stress. *Ann. Bot.* 79, 3–20. doi:10.1093/oxfordjournals.aob.a010303.
- Verdu, C. (2013). Cartographie génétique des composés phénoliques de la pomme. Analytical chemistry. Ph.D. thesis. Angers.
- Vergne, P., Maene, M., Gabant, G., Chauvet, A., Debener, T., and Bendahmane, M. (2010). Somatic embryogenesis and transformation of the diploid *Rosa chinensis* cv Old Blush. *Plant Cell, Tissue Organ Cult.* 100, 73–81. doi:10.1007/s11240-009-9621-z.
- Verheij, E. W. (1972). Competition in apple, as influenced by Alar sprays, fruiting, pruning and tree spacing. H. Veenman & Zonen BV.

- Vettakkorumakankav, N. N., Falk, D., Saxena, P., and Fletcher, R. A. (1999). A crucial role for gibberellins in stress protection of plants. *Plant Cell Physiol.* 40, 542–548. doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a029575
- Via, S., and Lande, R. (1985). Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution (N. Y.)*. 39, 505–522.
- de Vienne, D. (1995). Les marqueurs moléculaires en génétique et biotechnologies végétales. INRA Éditions, Paris.
- de Vienne, D. (1998). Les marqueurs moléculaires en génétique et biotechnologies végétales. Editions Q. , ed. INRA.
- Visscher, P. M., Hill, W. G., and Wray, N. R. (2008). Heritability in the genomics era - concepts and misconceptions. *Nat. Rev. Genet.* 9, 255–266. doi:10.1038/nrg2322.
- Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., López-Upton, J., and Vargas-Hernández, J. J. (2007). Growth and frost damage variation among *Pinus pseudostrobus*, *P. montezumae* and *P. hartwegii* tested in Michoacán, México. *For. Ecol. Manage.* 253, 81–88. doi:10.1016/j.foreco.2007.07.005.
- Voesenek, L. A. C. J., and Bailey-Serres, J. (2015). Flood adaptive traits and processes: an overview. *New Phytol.* 206, 57–73. doi:10.1111/nph.13209.
- de Vries, D. P., Dubois, L. A. M., and Smeets, L. (1986). The effect of temperature on axillary bud-break of hybrid tea-rose seedlings. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 28, 281–287. doi:10.1016/0304-4238(86)90010-5.
- de Vries, D. P., and Smeets, L. (1979). Effects of temperature on growth and development of hybrid Tea-rose seedlings. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 11, 261–268. doi:10.1016/0304-4238(79)90009-8.
- Wang, J. Y. (1960). A critique of the heat unit approach to plant response studies. *Ecology* 41, 785. doi:10.2307/1931815.
- Wang, G., Ehlers, J. D., Ogbuchiekwe, E. J., Yang, S., and McGiffen, M. E. (2004). Competitiveness of erect, semierect, and prostrate cowpea genotypes with sunflower (*Helianthus annuus*) and purslane (*Portulaca oleracea*). *Weed Sci.* 52, 815–820. doi:10.1614/WS-03-148R.
- Wang, Y., and Li, J. (2008). Molecular basis of plant architecture. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 253–79. doi:10.1146/annurev.arplant.59.032607.092902.
- Wang, X., Pang, Y., Zhang, J., Zhang, Q., Tao, Y., Feng, B., et al. (2014). Genetic background effects on QTL and QTL×environment interaction for yield and its component traits as revealed by reciprocal introgression lines in rice. *Crop J.* 2, 345–357. doi:10.1016/j.cj.2014.06.004.
- Wang, L., and Ruan, Y.-L. (2013). Regulation of cell division and expansion by sugar and auxin signaling. *Front. Plant Sci.* 4, 163. doi:10.3389/fpls.2013.00163.
- Watson, J. D., and Crick, F. H. C. (1953). Molecular structure of nucleic acids: a structure for deoxyribose nucleic acid. *Nature* 171, 737–738. doi:10.1038/171737a0.
- White, J. (1979). The plant as a metapopulation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10, 109–145. doi:10.1146/annurev.es.10.110179.000545.
- Whiting, M. D., and Ophardt, D. (2005). Comparing novel sweet cherry crop load management strategies. *HortScience* 40, 1271–1275.
- Wilkinson, S., and Davies, W. J. (2010). Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to

- community. *Plant, Cell Environ.* 33, 510–525.
- Williamson, M. M., Wilson, G. W. T., and Hartnett, D. C. (2012). Controls on bud activation and tiller initiation in C 3 and C 4 tallgrass prairie grasses: the role of light and nitrogen. *Botany* 90, 1221–1228. doi:10.1139/b2012-091.
- Wingler, A. (2015). Comparison of signaling interactions determining annual and perennial plant growth in response to low temperature. *Front. Plant Sci.* 5, 794. doi:10.3389/fpls.2014.00794.
- Wissemann, V. (2003). Conventional taxonomy of wild roses. In: Roberts A, Debener T, Gudin S (eds) *Encyclopedia of rose sciences*. Academic Press, London, pp 111–117.
- Wissemann, V., and Ritz, C. M. (2007). Evolutionary patterns and processes in the genus *Rosa* (Rosaceae) and their implications for host-parasite co-evolution. *Plant Syst. Evol.* 266, 79–89. doi:10.1007/s00606-007-0542-1.
- Woo, S.S., Jiang, J., Gell, B., Paterson, A.H., and Wing, R.A. (1994). Construction and characterization of a bacterial artificial chromosome library of *Sorghum bicolor*. *Nucl. Acids Res.* 22:4922–4931.
- de Wit, M., Lorrain, S., and Fankhauser, C. (2014). Auxin-mediated plant architectural changes in response to shade and high temperature. *Physiol. Plant.* 151, 13–24. doi:10.1111/ppl.12099.
- Wu, K. K., Burnquist, W., Sorrells, M. E., Tew, T. L., Moore, P. H., and Tanksley, S. D. (1992). The detection and estimation of linkage in polyploids using single-dose restriction fragments. *Theor. Appl. Genet.* 83, 294–300. doi:10.1007/BF00224274.
- Wünsche, J. N., and Lakso, A. N. (2000). Apple tree physiology - implications for orchard and tree management. *Compact Fruit Tree* 33, 82–88.
- Wylie, A.P. (1954). The history of garden roses. Part I. *Breed Sci.* 50: 257-281.
- Xu, Y., and Crouch, J. H. (2008). Marker-assisted selection in plant breeding: from publications to practice. *Crop Sci.* 48, 391. doi:10.2135/cropsci2007.04.0191.
- Xu, J., Zha, M., Li, Y., Ding, Y., Chen, L., Ding, C., et al. (2015). The interaction between nitrogen availability and auxin, cytokinin, and strigolactone in the control of shoot branching in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Rep.* 34, 1647–1662. doi:10.1007/s00299-015-1815-8.
- Xu, Y., Zhu, L., Xiao, J., Huang, N., and McCouch, S. R. (1997). Chromosomal regions associated with segregation distortion of molecular markers in F2, backcross, doubled haploid, and recombinant inbred populations in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol. Gen. Genet.* 253, 535–545.
- Yadollahi, A., Arzani, K., Ebadi, A., Wirthensohn, M., and Karimi, S. (2011). The response of different almond genotypes to moderate and severe water stress in order to screen for drought tolerance. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 129, 403–413. doi:10.1016/j.scienta.2011.04.007.
- Yan, Z., Denneboom, C., Hattendorf, A., Dolstra, O., Debener, T., Stam, P., et al. (2005). Construction of an integrated map of rose with AFLP, SSR, PK, RGA, RFLP, SCAR and morphological markers. *Theor. Appl. Genet.* 110, 766–777.
- Yan, Z., Visser, P. B., Hendriks, T., Prins, T. W., Stam, P., and Dolstra, O. (2007). QTL analysis of variation for vigour in rose. *Euphytica* 154, 53–62. doi:10.1007/s10681-006-9269-2.
- Yang, R.-C., and Baker, R. J. (1991). Genotype-environment interactions in two wheat crosses. *Crop Sci.* 31, 83. doi:10.2135/cropsci1991.0011183X003100010021x.

- Yao, C., and Finlayson, S. A. (2015). Absciscic acid is a general negative regulator of Arabidopsis axillary bud growth. *Plant Physiol.* 169, 611–626. doi:10.1104/pp.15.00682.
- Yin, T. M., DiFazio, S. P., Gunter, L. E., Riemenschneider, D., and Tuskan, G. A. (2004). Large-scale heterospecific segregation distortion in *Populus* revealed by a dense genetic map. *Theor. Appl. Genet.* 109, 451–463. doi:10.1007/s00122-004-1653-5.
- Yoneyama, K., Xie, X., Kusumoto, D., Sekimoto, H., Sugimoto, Y., Takeuchi, Y., et al. (2007). Nitrogen deficiency as well as phosphorus deficiency in sorghum promotes the production and exudation of 5-deoxystrigol, the host recognition signal for arbuscular mycorrhizal fungi and root parasites. *Planta* 227, 125–132. doi:10.1007/s00425-007-0600-5.
- Yoshida, T., and Kamitani, T. (1997). The stand dynamics of a mixed coppice forest of shade-tolerant and intermediate species. *For. Ecol. Manage.* 95, 35–43. doi:10.1016/S0378-1127(97)00007-8.
- Younis, A., Riaz, A., Aslam, S., Ahsan, M., Tariq, U., Javaid, F., et al. (2013). Effect of different pruning dates on growth and flowering of *rosa centifolia*. *Pak. J. Agri. Sci.* 50, 605–609.
- Yu, J., and Buckler, E. S. (2006). Genetic association mapping and genome organization of maize. *Curr. Opin. Biotechnol.* 17, 155–160. doi:10.1016/j.copbio.2006.02.003.
- Yu, C., Luo, L., Pan, H., Guo, X., Wan, H., and Zhang, Q. (2015a). Filling gaps with construction of a genetic linkage map in tetraploid roses. *Front. Plant Sci.* 5, 796. doi:10.3389/fpls.2014.00796.
- Yu, B., Zhao, C. Y., Li, J., Li, J. Y., and Peng, G. (2015b). Morphological, physiological, and biochemical responses of *Populus euphratica* to soil flooding. *Photosynthetica* 53, 110–117. doi:10.1007/s11099-015-0088-3.
- Zas, R., Merlo, E., and Fernández-López, J. (2004). Genotype x Environment interaction in maritime pine families in Galicia, Northwest Spain. *Silvae Genet.* 53, 175–182.
- Zeng, Z. B. (1994). Precision mapping of quantitative trait loci. *Genetics* 136, 1457–1468.
- Zhang, L.H., Byrne, D.H., Ballard, R.E., and Rajapakse, S. (2006). Microsatellite marker development in rose and its application in tetraploid mapping. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 131, 380–387.
- Zhang, K., Tian, J., Zhao, L., and Wang, S. (2008). Mapping QTLs with epistatic effects and QTL x environment interactions for plant height using a doubled haploid population in cultivated wheat. *J. Genet. Genomics* 35, 119–127. doi:10.1016/S1673-8527(08)60017-X.
- Zhao, D. L., Atlin, G. N., Bastiaans, L., and Spiertz, J. H. J. (2006). Developing selection protocols for weed competitiveness in aerobic rice. *F. Crop. Res.* 97, 272–285. doi:10.1016/j.fcr.2005.10.008.
- Zheng, C., Halaly, T., Acheampong, A. K., Takebayashi, Y., Jikumaru, Y., Kamiya, Y., et al. (2015). Absciscic acid (ABA) regulates grape bud dormancy, and dormancy release stimuli may act through modification of ABA metabolism. *J. Exp. Bot.* 66, 1527–1542. doi:10.1093/jxb/eru519.
- Ziegle, J. S., Su, Y., Corcoran, K. P., Nie, L., Eric Mayrand, P., Hoff, L. B., et al. (1992). Application of automated DNA sizing technology for genotyping microsatellite loci. *Genomics* 14, 1026–1031. doi:10.1016/S0888-7543(05)80126-0.
- Zieslin, N., and Mor, Y. (1990). Light on roses. A review. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 43, 1–14. doi:10.1016/0304-4238(90)90031-9.
- Zuriaga, E., Molina, L., Badenes, M. L., and Romero, C. (2012). Physical mapping of a pollen modifier locus controlling self-incompatibility in apricot and synteny analysis within the Rosaceae. *Plant Mol. Biol.* 79, 229–242. doi:10.1007/s11103-012-9908-z.

RÉSUMÉ ABSTRACT

La forme, et donc l'architecture d'une plante ornementale en pot comme le rosier buisson détermine sa qualité visuelle et peut être contrôlée via la création variétale et/ou l'utilisation de techniques culturales comme l'application de facteurs environnementaux. Cependant, ces méthodes sont appliquées empiriquement et prennent rarement en compte l'interaction Génotype x Environnement (GxE). Dans un premier temps, cette étude a montré que, parmi les trois techniques culturales testées sur cinq à huit cultivars de rosier buisson de formes contrastées, la restriction hydrique modifiait fortement l'architecture avec un effet compactant. Une forte interaction GxE a également été montrée avec trois réponses architecturales, de faible à forte, pouvant s'expliquer en partie par des concentrations différentes en cytokinines et acide salicylique entre génotypes. Dans un deuxième temps, l'analyse génétique par cartographie de l'architecture du rosier à partir de deux populations connectées en ségrégation et remontantes a montré que la plupart des caractères architecturaux étudiés étaient contrôlés par un ou plusieurs QTLs à effets faibles dont certains étaient influencés par l'environnement et/ou par le fond génétique. L'introgession de tels caractères dans d'autres fonds génétiques par exemple sera donc vraisemblablement difficile. Cette étude a souligné l'importance de prendre en compte les interactions GxE et QTLxE pour mieux raisonner les programmes de création/sélection, mais aussi pour l'utilisation des techniques culturales dans le but de contrôler l'architecture.

Mots-clés : rosier, architecture de la plante, digitalisation 3D, interaction Génotype x Environnement, analyse QTL multi-population.

The shape and therefore the architecture of a potted ornamental plant such as bush rose determines its visual quality. It can be controlled by plant breeding and/or cultivation techniques such as the environmental factor application. However, these methods are used empirically and rarely take into account the Genotype x Environment interaction (GxE). Firstly, among three cultivation techniques evaluated on five to eight rose bush cultivars with contrasted shapes, water restriction highly modified the architecture leading to more compact plants. A high GxE interaction was revealed with three architectural responses ranging from low to high. They were partly explained by different cytokinins and salicylic acid concentrations between genotypes. Secondly, the genetic analysis by mapping of the bush rose architecture based on two connected repeat-blooming populations in segregation showed that most of the architectural traits were controlled by one or several QTLs with low effects. Some of them were influenced by the environment and/or by the genetic background. The introgression of such traits in different genetic backgrounds for example will likely be difficult. This study underlined the importance of taking into consideration the GxE and QTLxE interactions to better orientate breeding programs but also to better use cultivation techniques in order to control plant architecture.

Keywords: rose, plant architecture, 3D digitalizing, Genotype x Environment interaction, multi-population QTL detection.



AGROCAMPUS OUEST • Institut supérieur des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage
65 rue de Saint-Brieuc – CS84215 – F-35042 Rennes Cedex
Tél. : 02 23 48 50 00
www.agrocampus-ouest.fr

