



# Quelle place pour la sélection génomique chez les plantes pérennes ?

**Catherine Bastien  
David Cros  
Patrice This**

Résumé / Abstract [p. 100](#)

Quelle place pour la sélection génomique chez le palmier à huile ? [p. 102](#)

Quelle place pour la sélection génomique chez la vigne [p. 108](#)

Quelle place pour la sélection génomique chez le peuplier [p. 114](#)

Conclusion [p. 120](#)

Références bibliographiques [p. 121](#)

## Résumé



Tous les programmes de sélection de plantes pérennes doivent faire face à un défi commun : une longueur de cycle très importante combinant âge d'évaluation et âge de reproduction. Cette dernière pouvant représenter plus d'une décennie.

Chez les arbres forestiers et fruitiers, le fort encombrement spatial et l'âge d'évaluation des critères économiques de production limitent souvent les possibilités de phénotypage et augmentent les coûts d'évaluation. La longévité des plantes pérennes ainsi que la diversité des conditions environnementales de culture de ces espèces placent souvent les interactions génotype  $\times$  environnement ( $G \times E$ ) au premier plan des préoccupations des sélectionneurs. C'est bien avec une perspective d'accélérer les cycles d'amélioration et d'augmenter l'efficacité de la sélection que les sélectionneurs de plantes pérennes s'intéressent aujourd'hui à la sélection génomique.

Le développement récent du séquençage de génomes végétaux permet désormais de disposer de séquences de référence pour de nombreuses espèces pérennes faisant l'objet de programmes de sélection. Toutefois, il reste d'importants efforts à faire pour obtenir des ressources SNP en quantité suffisante pour couvrir ces génomes avec une densité élevée. En effet chez la plupart de ces espèces, le déséquilibre de liaison chute rapidement à courte distance. Ces limites expliquent que les premières expériences de sélection génomique en cours d'évaluation chez ces espèces concernent le plus souvent des populations d'entraînement de taille efficace réduite.

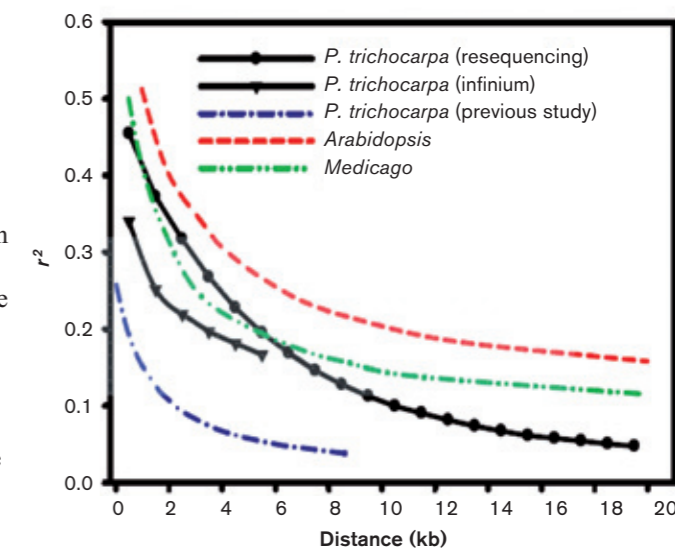
## Abstract

All breeding programs for perennial plants share a common challenge: a very long cycle combining age at testing and age at reproduction. In total, it can sum up to more than a decade. In forest and fruit trees, spatial dimensions and evaluation of economic criteria often limit the phenotyping possibilities and increase evaluation costs.

Breeders are also concerned about genotype-environment interactions due to the longevity of perennial plants and the diversity of environmental conditions they encounter. As a consequence, genomic selection is today of particular interest to breeders of perennial plants as it aims at accelerating breeding cycles and increasing selection efficiency.

The recent development of whole-genome sequencing provides reference sequences for numerous perennial species subject to breeding programs. Nevertheless, substantial efforts remain to be done to obtain SNPs in sufficient numbers to cover these genomes with a high-enough density. Indeed, in most of these species, linkage disequilibrium falls quickly at short distances. Such a limit explains why the first assessments of genomic selection in these species are based, most of the time, on training populations with small effective sizes.

Trois espèces pérennes bénéficiant de programme de sélection vont faire l'objet d'une présentation succincte des schémas de sélection en cours et d'une présentation des attentes en matière de sélection génomique.



*Populus trichocarpa*. Slavov et al., 2012

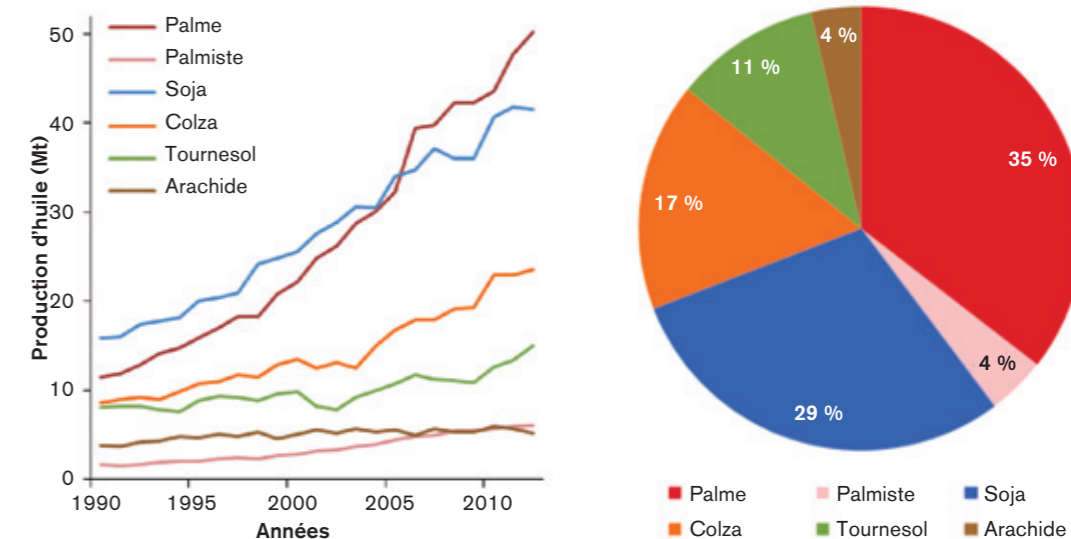
# Quelle place pour la sélection génomique chez le palmier à huile ?

## La production de palmier à huile

Le palmier à huile est la première plante oléagineuse au monde en termes de production (fig. 1). Celle-ci a été multipliée par 3,8 entre 1990 et 2010 pour dépasser 55 Mt en 2013 (USDA, 2014). Cette augmentation devrait se poursuivre car les prévisions de demande se situent entre 120 Mt et 156 Mt en 2050 (Corley, 2009). Le palmier à huile est aussi la première plante oléagineuse pour le rendement à l'hectare, qui en moyenne dans le monde atteint presque 4 t, soit environ dix fois plus que le soja (Fonds français pour l'alimentation et la santé, 2012). Par ailleurs, l'huile de palme est l'huile végétale la moins coûteuse à produire et elle peut se substituer à la plupart des autres huiles végétales.

L'huile de palme est utilisée à 80 % dans l'alimentation humaine (huile de table, huile de friture, margarine, etc.) et à 20 % dans l'industrie (savonnerie, cosmétiques, lubrifiants, etc.). Environ 1% de l'huile de palme sert à produire du biodiesel. La culture commerciale du palmier à huile à grande échelle a démarré en Afrique et en Asie du Sud-Est au début du xx<sup>e</sup> siècle, puis s'est développée dans toute la zone tropicale. Aujourd'hui, l'Asie du Sud-Est réalise l'essentiel de la production et les principaux consommateurs sont des pays émergents. L'huile de palme comporte environ 50 % d'acides gras saturés, acide palmitique en tête. De ce fait, son intérêt nutritionnel fait débat mais, consommée dans le cadre d'un régime alimentaire équilibré, elle ne semble pas mauvaise pour la santé.

Figure 1 – Les principales huiles végétales : (A) évolution de la production entre 1990 et 2012 ; (B) importance relative des différentes huiles dans la production de 2012  
Source : FAO, <http://faostat.fao.org/>, le 16 mai 2014



Le palmier à huile est un enjeu important de développement pour de nombreux pays du Sud. La culture du palmier à huile peut générer des revenus élevés et stables. Plus de la moitié de l'huile de palme produite aujourd'hui provient de petites exploitations, au nombre d'environ trois millions. Quand il est correctement planifié par les gouvernements et mis en œuvre par les planteurs, le développement du palmier à huile se traduit par un fort développement économique des régions concernées et par une importante réduction de la pauvreté rurale. Cependant, les exigences pédo-climatiques de la culture amènent une cohabitation forcée avec des zones de très forte biodiversité, ce qui peut conduire à la déforestation de grandes étendues de forêts, avec des conséquences environnementales très négatives. Un des enjeux majeurs de la filière palmier à huile est donc l'évolution vers une production durable, donc à une

Femelle



intensification sans polluer sur les surfaces existantes. La RSPO (Roundtable on sustainable palm oil) est une initiative internationale pour la certification et la promotion d'une huile de palme durable. Aujourd'hui, 1,3 Mha de plantations sont certifiées RSPO, soit 10 % environ de la surface mondiale plantée.

Mâle



Le palmier à huile (*Elaeis guineensis*) est une monocotylédone pérenne de la famille des Arécacées. Il s'agit d'une herbe géante qui produit des régimes tout au long de l'année et dont la pulpe des fruits fournit l'huile de palme. Le palmier à huile est monoïque mais avec une reproduction rendue allogame par l'alternance des cycles mâles et femelles (dioécie temporelle). Il n'y a pas de reproduction végétative naturelle mais elle est possible, bien que délicate, par culture *in vitro*.

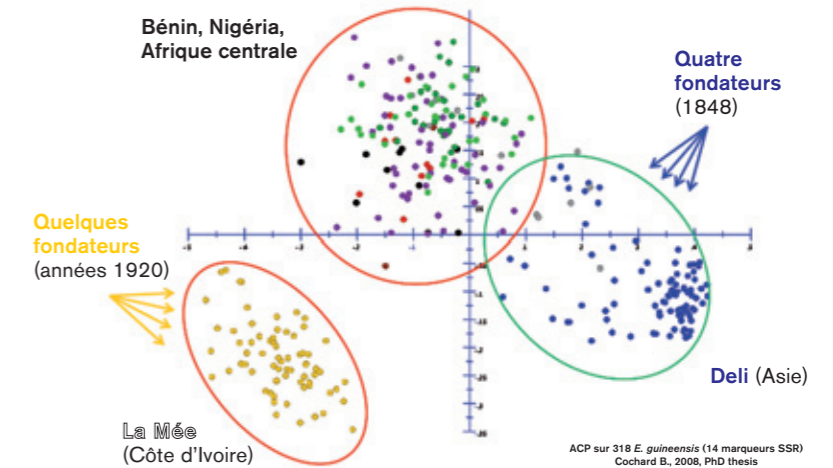
Le palmier à huile est diploïde et possède 16 paires de chromosomes. Son génome couvre environ 2 000 cM (Billotte *et al.*, 2005 ; Seng *et al.*, 2011 ; Ting *et al.*, 2014) et, d'après la séquence publique, environ 1,8 Gb avec 34 802 gènes prédits (Singh *et al.*, 2013). Chez le palmier à huile coexistent trois types, définis par la présence ou l'absence de coque autour de l'amande, un caractère sous le contrôle d'un gène à deux allèles codominants.

Le type sauvage *dura* a des fruits avec une coque épaisse, le *pisifera* des fruits dépourvus de coque mais des régimes qui avortent et le *tenera*, leur hybride, a des fruits avec une coque mince et n'a pas de problème d'avortement de régimes. Le rendement annuel en huile de palme est le produit de plusieurs caractères essentiellement additifs : le nombre de régimes et leur poids moyen, le pourcentage de fruits dans le régime, le pourcentage de pulpe dans les fruits et le pourcentage d'huile dans la pulpe des fruits. La plante commence à produire lors de sa troisième ou quatrième année et est en général exploitée pendant une vingtaine d'années.

## L'amélioration génétique

Figure 2

Schéma de sélection récurrente réciproque appliquée au palmier à huile depuis 1957



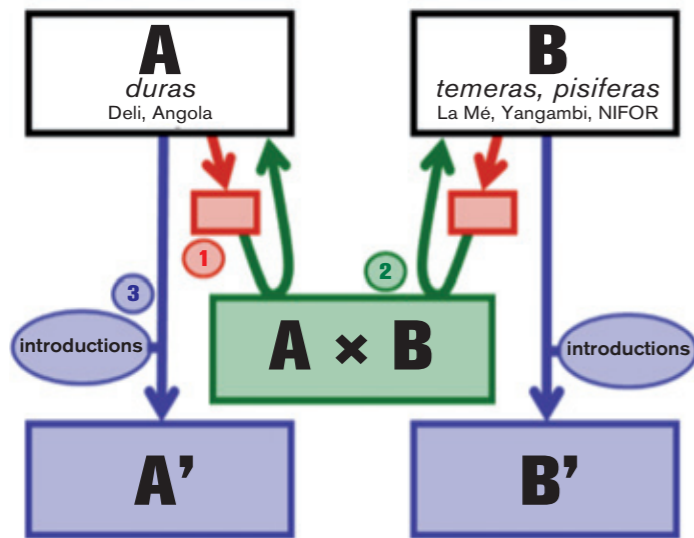
À partir des années 1950, suite à la mise en évidence du déterminisme génétique du type de fruit, les palmiers à huile *tenera* ont remplacé les *dura* dans les plantations commerciales, amenant une augmentation de 30 % du rendement en huile (Corley et Lee, 1992). L'amélioration génétique s'appuie sur deux groupes parentaux complémentaires, le groupe A (essentiellement la population Deli asiatique) et le groupe B (africain). Ils ont une base génétique étroite, avec 4 fondateurs pour les Deli et 15 à 20 pour le groupe B. Ils ont été indépendamment soumis à une sélection massale et à de la consanguinité. Le groupe A produit un petit nombre de gros régimes et le groupe B un grand nombre de petits régimes.

Les croisements inter-groupes A × B présentent de l'hétérosis dans la production de régimes, qui dépasse de plus de 25 % celle des croisements intra-populations. En 1957, la supériorité des hybrides A × B pour la production d'huile de palme a amené l'adoption d'un schéma de sélection récurrente réciproque (SRR ; fig. 2 ; Gascon et de Berchoux, 1964 ; Meunier et Gascon, 1972). Il met à profit l'hétérosis issu de la complémentarité entre groupes A et B et permet, en utilisant des *pisifera* africains pour féconder des *dura* Deli, de produire des croisements commerciaux de type *tenera* de bonne qualité de régimes. Ce schéma de SRR a été très efficace car il a permis un progrès génétique considérable, estimé à 1 % par an (Durand-Gasselin



et al., 2000). Malgré tout, il possède plusieurs inconvénients :

- des coûts importants, en particulier de main-d'œuvre,
- un temps important pour connaître la valeur génétique des individus testés en croisement, ce qui amène à un intervalle de génération long (environ vingt ans), alors que la maturité sexuelle du palmier à huile est atteinte relativement rapidement,
- un nombre réduit d'individus testés sur descendance, inférieur à 200 par génération et groupe parental, qui aboutit à une faible intensité de sélection.



### Le schéma de sélection...

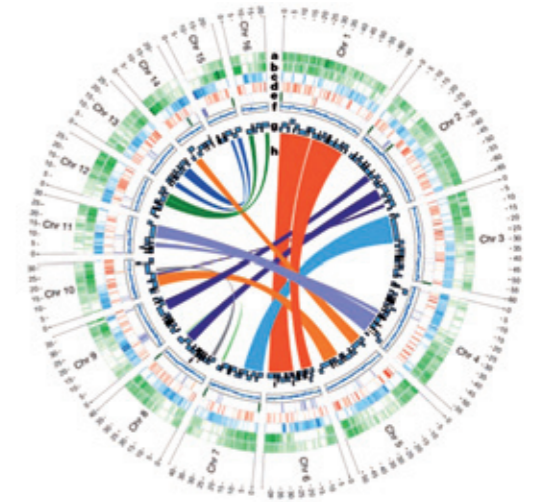
Un cycle de sélection dure au moins douze ans et comporte trois étapes :

- 1 Les populations A et B de départ sont soumises à une **sélection sur les caractères les plus héréditaires** (les moins influencés par l'environnement), comme le pourcentage de pulpe sur le fruit.
- 2 Les individus A et B sélectionnés sont croisés entre eux et évalués dans des essais génétiques. La **sélection finale** est faite **sur les aptitudes à la combinaison**.
- 3 Les individus sélectionnés sont **autofécondés et recombinés** au sein de chaque groupe pour former deux populations A et B améliorées qui serviront de point de départ au cycle suivant et à produire des semences commerciales.

### Connaissances sur le génome

Trois études ont mis en évidence des QTL liés au rendement en huile de palme (Tisné et al., in prep. ; Rance et al., 2001 ; Billotte et al., 2010). Par exemple, grâce à une approche multi-parentale avec 375 palmiers hybrides A x B (Billotte et al., 2010) ont mis en évidence 76 QTL impliqués dans 24 caractères quantitatifs, dont 39 QTL de caractères directement liés au rendement (nombre de feuilles émises, poids moyen des régimes, pourcentage d'huile dans la pulpe, etc.). Cependant, ceci n'a pas abouti à

une sélection assistée par marqueurs. Les ressources moléculaires actuellement disponibles sont un ensemble de plus de 300 SSR (Billotte et al., 2005 ; Singh et al., 2008 ; Tranbarger et al., 2012), une puce à ADN comptant 4 451 SNP (Ting et al., 2014) et plusieurs milliers de SNP identifiés par GBS.



Chromosome du palmier à huile. 2013

### Perspectives d'application de la sélection génomique

Les principaux objectifs visés avec la sélection génomique sont le raccourcissement de l'intervalle de génération et l'accroissement du nombre de candidats à la sélection, afin d'augmenter le gain génétique annuel. Comme le nombre d'individus testés en croisement est réduit, les populations d'apprentissage disponibles sont de petites tailles et ceci peut potentiellement avoir un effet néfaste sur la précision de la sélection génomique. Cependant, la taille de la population d'apprentissage et le nombre de marqueurs nécessaires pour atteindre une précision satisfaisante devraient être limités par la petite taille efficace des populations d'amélioration.

#### Point de départ...

- Intervalle de génération long
- Tests en croisement lourds => peu d'individus testés.
- Faible taille efficace des populations

#### Place de la SG...

- + réduction possible si précision suffisante
- + augmentation intensité de la sélection
- petites populations d'apprentissage
- + DL fort limite marqueurs et taille des populations d'apprentissage.

Figure 3 – Attentes en matière de sélection génomique chez le palmier à huile

# Quelle place pour la sélection génomique chez la vigne ?

## La production de la vigne

La vigne (*Vitis vinifera* L.) est une espèce pérenne ligneuse, originaire de la région caspienne, où elle a été domestiquée environ 6 000 ans avant J.-C. (This *et al.*, 2006). Elle est aujourd'hui présente sur les cinq continents.

La France est un des premiers producteurs de vins dans le monde, avec une production autour de 45 Mhl/an pour un chiffre d'affaires à la production supérieur à 11 milliards d'euros (estimation FranceAgriMer 2011).

La filière vigne et produits de la vigne représente donc en France un poids économique très important et contribue fortement à l'équilibre de la balance commerciale (en 2012, 9,5 M€ d'excédents pour les vins et spiritueux). En 2010, avec 788 637 ha dont 771 500 ha dédiés à la production de vins, la culture de la vigne représente 3 % de la surface agricole utile mais 15 % de la valeur de la production agricole. Elle concerne 87 400 exploitations soit 23 % des UTA agricoles correspondant à 250 000 emplois directs.

Pour les Français, le vin revêt une valeur historique et patrimoniale forte. C'est un produit culturel par excellence ! La viticulture façonne le paysage et, de par le lien avec la gastronomie et les cultures locales, elle a un impact patrimonial indéniable.

La filière repose très majoritairement sur des produits transformés par fermentation et distillation avec, comme produit majeur, le vin : en termes de surface, le raisin de table ne représente que 1 % de la surface viticoles en France. En termes de volume, les eaux-de-vie issues de la distillation des vins représentent 17 % du volume de vin produit en France. Le vin est donc bien le produit majeur de la filière. Cependant, la filière vigne et produits de la vigne présente une très grande diversité tant au niveau de la production que des modes d'organisation.

## La vigne, un peu de botanique et de biologie

La totalité des plants cultivés en France appartient à l'espèce *Vitis vinifera* L. La multiplication végétative permet une reproduction quasiment à l'identique des plants d'une même variété. La diversité variétale s'exprime à deux niveaux : greffon et porte-greffe, l'association porte-greffe/greffon étant quasi obligatoire en France du fait du phylloxera.

Environ deux cents variétés (ou cépages) de vigne sont inscrites au catalogue français (IFV-INRA-Montpellier Supagro-Viniflor, 2007), mais parmi celles-ci, une quinzaine représente 85 % environ de l'encépagement. La liste des cépages autorisés en vin d'AOP et d'IGP est très réglementée et définie par décret pour chaque région viticole. De la même façon, une trentaine de porte-greffes sont disponibles, avec 16 variétés dominantes (données FranceAgriMer). Aujourd'hui, près de 94 % du matériel végétal utilisé par les viticulteurs (environ 200 millions de plants vendus par an) proviennent de la sélection clonale réalisée en France par l'IFV et ses partenaires (données FranceAgriMer 2010).

Une diversité du matériel végétal est également présente au sein des cépages. En effet, un nombre plus ou moins élevé de clones, selon les cépages, est disponible pour les viticulteurs, ce qui permet l'accès à une faible variabilité intra-variétale.

*Vitis vinifera* est une espèce diploïde qui présente 19 paires de chromosomes. L'espèce est allogame mais la structure des vignobles souvent mono-cépages conduit à de l'autogamie. En condition contrôlée, les croisements artificiels sont possibles, même s'ils sont relativement délicats du fait de la petite taille des fleurs et du besoin de castration manuelle des fleurs hermaphrodites.



Fleur femelle

## L'amélioration génétique

### Un peu d'histoire

Depuis sa domestication, environ 6 000 ans avant J.-C. (vigne dans la région caspienne ; McGovern, 2003), la vigne n'a cessé d'être améliorée pour pouvoir aujourd'hui coloniser l'ensemble de la planète, sur une large palette de conditions pédoclimatiques.

Une des plus importantes modifications a concerné le déterminisme sexuel des fleurs : la vigne a évolué de la vigne sauvage dioïque (*V. vinifera subspecies sylvestris*) aux variétés cultivées hermaphrodites, tout en évoluant également au niveau de caractéristiques qualitatives (Zohary, 1995), notamment l'augmentation des sucres pour permettre une meilleure fermentation (Pouget, 1988).

La culture de la vigne sur ses propres racines a été possible jusqu'à l'arrivée du phylloxera dans les vignobles européens à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle (Pouget, 1990). Ce fut une époque très importante pour la création variétale avec non seulement la création des porte-greffes par des croisements interspécifiques avec des espèces américaines résistantes au phylloxera, mais aussi la période de la création des hybrides producteurs directs (HPD), plantes résistantes au phylloxera et aux maladies fongiques que sont l'oïdium et le mildiou. Les hybrides producteurs directs ont représenté jusqu'à 40 % du vignoble français dans les années 1950 puis ont complètement disparu (Galet, 1957).

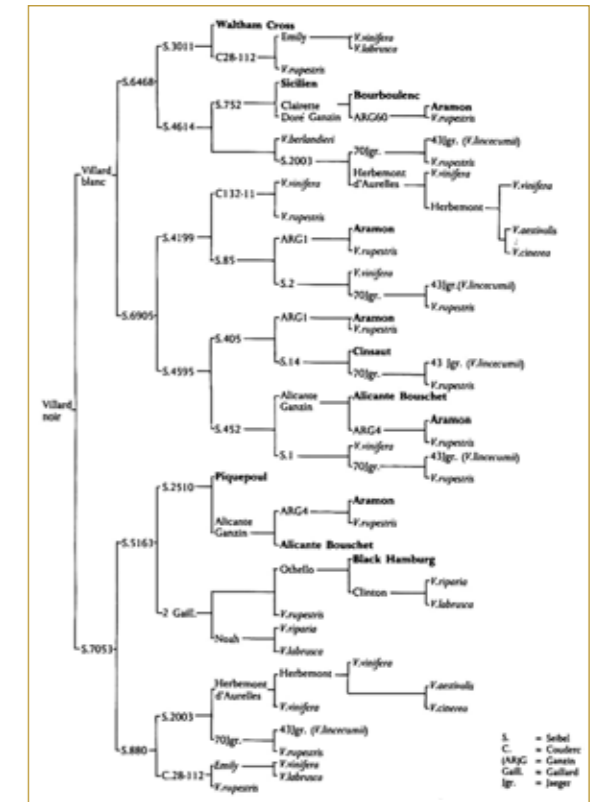
Du fait de l'interfertilité entre la plupart des espèces du genre *Vitis*, le pool génétique disponible pour la sélection est relativement large avec une soixantaine d'espèces originaires d'Amérique et d'Asie.

La sélection de nouvelles variétés de vigne s'est ensuite intensifiée pour les variétés de raisins de tables, et est restée stable pour les variétés de cuves, pour lesquelles la difficulté d'acceptabilité des nouvelles variétés en AOP a fortement réduit l'incidence de la création variétale.

La sélection variétale est uniquement publique en France, avec deux organismes sélectionneurs que sont l'INRA et l'IFV. La durée des cycles de sélection est longue,

avec une durée classique du cycle de sélection-évaluation de l'ordre de vingt ans. Les schémas de sélection les plus classiques sont simples (croisements biparentaux et sélection massale), mais quelques croisements plus longs ont été réalisés notamment pour l'introgression de gènes de résistance (Bouquet *et al.*, 2000) et la création des HPD (fig. 1).

Figure 1 – Schéma de création du cultivar Villard noir.



### Les enjeux actuels de la sélection de la vigne

Les enjeux actuels auxquels est confrontée la filière vont relancer l'intérêt de la création variétale.

Alors que la viticulture française est unanimement reconnue pour la qualité de ses vins, elle a un fort impact sur l'environnement. En 2006, la viticulture représentait 3,3 % de la SAU et 14,4 % de la consommation de produits phytosanitaires en valeur (Butault *et al.*, 2010). En 2006, l'IFT (indice de fréquence de traitement) national moyen était de 13,8 (Mezières *et al.*, 2009) avec une forte variabilité entre les régions de production (de 7,4 en Provence à 22 en Champagne).

Par ailleurs, l'environnement a un fort impact sur la culture de la vigne, avec des effets sur la qualité finale des vins et la sensibilité aux maladies. La filière sera donc particulièrement exposée aux changements climatiques, situation exacerbée par la nature pérenne de cette culture et par la délimitation des régions productrices. Les conséquences du changement climatique seront cependant variables selon les régions de par l'intensité et la nature des principaux facteurs limitants (Duchêne *et al.*, 2010, Pieri *et al.*, 2012, Jones *et al.* 2005). Il conviendra donc de pouvoir maintenir la typicité et la qualité des vins dans un futur proche.

La consommation de vin est également associée à des enjeux nutritionnels et de santé publique. Les relations entre le vin et la santé sont très complexes. C'est ce que l'on appelle le « *French paradox* » : d'une part, des effets positifs de la consommation de vin sur la santé (Renaud et de Lorgeril, 1992 ; Moore et Pearson, 1986), notamment une protection contre les maladies cardio-vasculaires, et des effets positifs de divers composés du vin comme les polyphénols ou le resvératrol (Tomera, 1999) ; mais d'autre part des risques au-delà de trois verres de vin et des effets négatifs de certains composés du vin ont également été notés (Tomera, 1999). Le réchauffement climatique s'accompagnera de plus d'une augmentation du degré alcoolique des vins, et risque donc d'amplifier ce problème de santé publique si rien n'est fait. Des recherches d'ordre biotechnologique sur les levures d'une part, viticole d'autre part pour proposer des cépages aptes à produire des raisins moins sucrés, resteront de forts enjeux pour la filière.

## Connaissances sur le génome

Le génome de la vigne a été complètement séquencé (Jaillon *et al.*, 2007) et est disponible via une interface web (<https://urgi.versailles.inra.fr/Species/Vitis/Genome-Browser>).

La taille du génome est évaluée à 470 Mb. Le génome de la vigne comporte un grand nombre de régions paralogues, c'est-à-dire de séquences homologues issues d'une duplication ou d'un réarrangement du génome. Ces résultats ont permis de déterminer que le génome de la vigne était un ancien polyploïde constitué de trois génomes ancestraux (hexaploïde).

De nombreuses ressources génomiques sont disponibles (SRRS, SNP, puce Illumina 18 K) et de nombreux projets de reséquençage et GBS voient le jour régulièrement.

## Perspectives d'application de la sélection génomique

Pour une espèce dont les cycles de sélection sont longs, pour laquelle les caractères à sélectionner sont complexes (et coûteux si l'on veut réaliser des vinifications), et pour laquelle les interactions génotype × environnement sont très importantes, nous nous sommes tournés vers la sélection génomique comme moyen d'accélérer et de faciliter la sélection vigne.

Les intervalles de génération étant longs, l'évaluation de la sélection génomique vise à les réduire si la précision de prédiction est suffisante. Elle permettrait en effet de réaliser des cycles de sélection sans phénotypage. La quantité de données génomiques augmentant avec le temps, il serait aussi intéressant de mieux les intégrer dans les analyses de sélection génomique. Le gain de précision résultant d'une telle intégration dépendra vraisemblablement du caractère.

De plus, la viticulture est à l'origine de la notion de « terroir », ce qui indique l'importance des interactions génotypes × environnement. La sélection génomique pourrait donc être le moyen de prédire des comportements de vigne dans différents environnements. Par ailleurs, la variabilité clonale étant utilisée en sélection clonale, la question reste ouverte quant à l'utilisation de la sélection génomique dans un contexte de variabilité somatique.

Comme il n'existe pas à l'heure actuelle de population de référence, la sélection génomique chez la vigne est abordée à l'intérieur de croisements bi-parentaux. Un premier projet, en partie financé par le fonds CASDAR, est mené sur le vin rosé depuis 2014. La collaboration entre le Centre du Rosé en Provence, l'IFV et le centre INRA de Montpellier vise à co-concevoir les idéotypes auxquels devront se conformer les descendants de croisements entre des variétés emblématiques et des variétés ayant deux gènes de résistance au mildiou et deux à l'oïdium. Dans un second temps, la sélection génomique sera utilisée afin d'identifier précocement un petit nombre de descendants intéressants dans le but de les planter directement en dispositif VATE.



## Quelle place pour la sélection génomique chez le peuplier ?



Peupleraies dans la plaine du Pô en Italie. Photo : S. Bisoffi.



Peupleraies en Bourgogne, âgées de dix ans. Photo : A. Berthelot.



Déroutage du papier. Photo : C. Bastien.

### La production du peuplier

La culture du peuplier occupe environ 230 000 ha en France, soit 1,6 % des surfaces forestières. Le volume de bois généré par cette espèce très productive (15 m<sup>3</sup>/ha/an en moyenne) est toutefois important puisqu'il s'agit de la deuxième essence feuillue récoltée en France derrière le chêne. Présente dans tout le pays, la populiculture classique (rotation de douze à vingt ans) occupe traditionnellement les grandes vallées alluviales du nord de la France (Champagne-Ardenne, Picardie), de l'ouest du pays (Pays-de-la-Loire, Centre, Aquitaine) et de la Bourgogne. Les peupliers, cultivés en taillis à courte rotation (trois à six ans) représentent aujourd'hui une ressource de biomasse ligno-cellulosique de premier intérêt dans le secteur de la bioénergie. Depuis plus d'une centaine d'années, les variétés cultivées sont à plus de 95 % des clones issus d'une sélection phénotypique intra-spécifique (20 %) ou des clones issus d'hybridations interspécifiques (80 %). Dans l'ensemble des pays européens

mais aussi au Canada et aux États-Unis, la recherche en génétique et la sélection du peuplier sont très majoritairement publiques. Le registre international des cultivars de peuplier commercialisés dans le monde entier, géré par FAO, comportait 353 accessions en septembre 2013. Le registre français des clones de peupliers admis en catégorie testée comprend quant à lui 48 cultivars mais 10 à 12 cultivars représentent chaque année 90 % des ventes de plants. Depuis une dizaine d'années, tous les cultivars mis sur le marché en Europe font l'objet de COV. Leur diffusion est assurée par des pépiniéristes multiplicateurs licenciés (avec licence nationale exclusive ou non).

Les espèces du genre Peuplier sont des dicotylédones pérennes de la famille des Salicacées, toutes dioïques et pour lesquelles l'intervalle graine à graine est de quatre à huit ans. La plupart des espèces cultivées se multiplient végétativement très facilement par simple bouturage herbacé. Les espèces cultivées sont diploïdes ( $2n = 38$ ).

Les cartes génétiques disponibles annoncent des tailles de génome de 1 800 à 2 800 cM (Jorge *et al.*, 2005 ; Yin *et al.*, 2010 ; Fabbrini *et al.*, 2012). Un génome de référence pour l'espèce *P. trichocarpa* est disponible depuis 2006 (Tuskan *et al.*, 2006). Avec 423 Mb de séquence assemblée et 41 335 gènes prédits, le peuplier un des plus petits génomes parmi les espèces forestières d'intérêt en sélection (<http://www.phytozome.net/poplar.php>).

Cette importance économique, la possibilité d'une multiplication végétative, l'existence de méthodes de transformation génétique, la taille relativement faible de son génome ont hissé en quelques années le peuplier au rang d'arbre modèle en génétique et physiologie forestières.



## L'amélioration génétique

Les deux outils principaux à la base des programmes d'amélioration génétique des peupliers sont l'hybridation interspécifique et le clonage. La stratégie d'amélioration à long terme repose sur des schémas de sélection récurrente réciproque (SSR) impliquant trois espèces principales : *P. deltoides*, *P. trichocarpa* et *P. nigra*. Elle vise à développer de nouvelles variétés clonales intraspécifiques (*P. deltoides*) et F1 interspécifiques (*P. deltoides* × *P. nigra* et *P. deltoides* × *P. trichocarpa*). L'hybridation interspécifique cherche à valoriser la complémentarité entre espèces de caractères adaptatifs importants (enracinement, résistances aux ravageurs) mais surtout à profiter d'un hétérosis important (30 %-70 %) pour les caractères de productivité. Entre les espèces *P. deltoides* et *P. nigra*, elle ne peut avoir lieu que dans un seul sens. Le caractère dioïque des espèces limite donc les gains génétiques en réduisant l'intensité de sélection et limitant les recombinaisons possibles. Chez ces espèces fortement hétérozygotes et peu domestiquées, les tailles efficaces des populations d'amélioration sont très élevées (n = 120-300). Des corrélations modérées à élevées entre valeur clonale, aptitude générale à la combinaison intraspécifique et aptitude générale à l'hybridation permettent de valoriser au mieux des évaluations clonales réalisées à chaque étape du schéma de sélection. Les croisements contrôlés biparentaux réalisés jusqu'ici sont relativement coûteux. Ils tendent à être remplacés par des croisements polycross associant des analyses de paternité sur la base de marqueurs moléculaires (*polymix breeding strategy*).

L'évaluation des valeurs génétiques repose sur la combinaison de tests en pépinière, de tests en plantation dans au moins quatre des grandes régions populières françaises (forte interaction G × E pour les caractères de productivité) et de tests spécifiques de sensibilité à différents ravageurs menés le plus souvent en conditions contrôlées. Cette évaluation se déroule sur quinze à vingt ans pour couvrir tous les objectifs de sélection. L'encombrement physique croissant des individus et les coûts d'évaluation phénotypique conduisent à adopter une sélection à niveaux indépendants en plusieurs étapes où l'intensité de sélection maximale ne peut concerner que des caractères sélectionnables précocement (fig. 1).

Figure 1 – Schéma de sélection par étapes de cultivars de peuplier conduits par le GIS Peuplier



## Connaissances sur le génome

D'importants efforts ont été consacrés ces dernières années au développement de ressources SNP, en travaillant tout d'abord sur le reséquençage de gènes candidats puis le reséquençage de panels de 30 à 50 individus de différentes espèces de peuplier : *P. trichocarpa* (Slavov *et al.*, 2012 ; Geraldès *et al.*, 2013), *P. nigra* (INRA-IGA non publié). Aucune puce commerciale n'est actuellement disponible, seules des puces 12 K SNP à 34 K SNP (densité : 5-17 SNP/cm) ont été développées au sein de consortiums nationaux ou internationaux pour des besoins de recherche en génétique d'association. Dans ces populations d'amélioration peu domestiquées et de taille encore importante, le déséquilibre de liaison chute très rapidement après 200-500 bp.

## Perspectives d'application de la sélection génomique

Dans un contexte où la sélection assistée par marqueurs n'a jamais pu trouver sa place pour d'autres caractères que la résistance aux ravageurs, la sélection génomique offre pour les espèces forestières améliorées comme le peuplier des perspectives jusqu'ici inégalées :

- un raccourcissement des cycles de sélection (jusqu'à 70 %) par une évaluation génomique très précoce et par des économies sur des phases intermédiaires de tests sur descendances ;
- une plus grande réactivité vis-à-vis de nouveaux enjeux de sélection. Les dispositifs d'évaluation (plantations) sont relativement pérennes. Il peut être très efficace d'investir ponctuellement sur le phénotypage d'un caractère nouveau sur une population de référence déjà génotypée et maintenue grâce à la multiplication végétative ;
- une augmentation de l'intensité de sélection non seulement pour les caractères prédictibles de façon précoce mais surtout pour les caractères tels que les propriétés du bois évalués à maturité ;
- une augmentation des gains génétiques multicritères en pratiquant cette sélection multicritère en une seule étape (meilleure gestion des corrélations défavorables) ;
- une meilleure prise en compte des interactions génotype × milieu par l'élaboration de prédictions spécifiques aux « *breeding zones* » définies à partir de covariables environnementales (photopériode, climat, sols, conduite sylvicole) ;
- une meilleure exploitation de la complémentarité génique et allélique en situation interspécifique et une meilleure prédiction des aptitudes générale et spécifique à l'hybridation ;
- une meilleure gestion de la consanguinité en estimant à l'aide de marqueurs la consanguinité réelle.

Figure 2 – Attentes en matière de sélection génomique chez le peuplier

| Point de départ...   | Place de la SG...   |
|--|---|
| • Intervalle de génération long                            | + réduction possible si précision suffisante et recombinaison du phénotypage<br>+ de réactivité vis-à-vis de nouvelles demandes         |
| • Nombreux caractères complexes peu héréditaires           | + améliorer la prédiction si densité en marqueurs suffisante<br>+ optimiser le phénotypage et la sélection multi-caractères             |
| • Diversité issue de différentes populations               | + si précision suffisante en modèle multi-populations (origine DL)  |
| • Forte variabilité clonale surtout en xt interspécifiques | + augmentation de l'intensité de sélection<br>+ meilleure gestion de la consanguinité<br>+ si prédiction inclut les effets non-additifs |

Les premiers essais de sélection génomique chez les arbres forestiers (et les premiers succès qui vont avec !) ont été reportés en 2012 sur l'eucalyptus (Resende *et al.*, 2012), espèce faisant l'objet d'un programme de sélection très proche du peuplier (hybridation interspécifique, variétés clonales).

## Conclusions

Les attentes en matière de sélection génomique sont importantes chez l'ensemble des espèces pérennes. Elles concernent essentiellement la réduction des cycles de sélection, une optimisation des coûts de phénotypage et une augmentation de la précision de prédiction de caractères complexes présentant souvent de l'interaction  $G \times E$ .

Plusieurs questions méthodologiques sont aujourd'hui posées pour permettre la mise en œuvre efficace de la sélection génomique :

- définir les populations d'entraînement : Quelle taille efficace ? Quel apparentement minimum entre population d'entraînement et les populations sous sélection ? Comment concilier une approche multi-populations qui permettrait d'associer différents partenaires ?
- continuer à optimiser le génotypage : les ressources SNP permettant de couvrir de façon uniforme le génome à densité suffisante sont actuellement insuffisantes et des efforts de développement doivent être poursuivis. Quelle place donner à l'imputation pour optimiser les coûts de génotypage ? Quelle place pour le génotypage par reséquençage ?
- travailler sur les modèles de prédiction : il s'agit ici de dépasser les limites des modèles de prédiction actuels en prenant mieux en compte différentes composantes du phénotype, qui peuvent être majeures pour certains caractères d'intérêt chez différentes espèces pérennes ( $G \times E$ , effets génétiques non additifs, prédiction d'une valeur en croisement, information à des QTL connus).

### Remerciements

Timothée Flutre pour sa contribution à la rédaction de ce chapitre.

## Références bibliographiques

### Sur le palmier à huile

- BILLOTTE N., JOURJON M.F., MARSEILLAC N., BERGER A., FLORI A. *et al.*, 2010. "QTL detection by multi-parent linkage mapping in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.)." *Theoretical and Applied Genetics*, 120(8) : 1673-1687.
- BILLOTTE N., MARSEILLAC N., RISTERUCCI A.-M., ADON B., BROTTIER P. *et al.*, 2005. "Microsatellite-based high density linkage map in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.)." *Theoretical and Applied Genetics*, 110(4) : 754-765.
- CORLEY R., 2009. "How much palm oil do we need ?" *Environmental Science and Policy*, 12 : 134-139.
- CORLEY R.H.V., LEE C.H., 1992. "The physiological basis for genetic improvement of oil palm in Malaysia." *Euphytica*, 60(3) : 179-184.
- DURAND-GASSELIN T., KOUAME KOUAME R., COCHARD B., ADON B., AMBLARD P., 2000. "Diffusion variétale du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.)." *Oléagineux, corps gras, lipides*, 7(2) : 207-214.
- Fonds français pour l'alimentation et la santé, 2012. *L'huile de palme : aspects nutritionnels, sociaux et environnementaux. État des lieux*. 20 p.
- GASCON J.P., DE BERCHOUX C., 1964. « Caractéristique de la production d'*Elaeis guineensis* (Jacq.) de diverses origines et de leurs croisements — Application à la sélection du palmier à huile. » *Oléagineux*, 19(2) : 75-84.
- MEUNIER J., GASCON J., 1972. « Le schéma général d'amélioration du palmier à huile à l'IRHO. » *Oléagineux*, 27(1) : 1-12.
- RANCE K.A., MAYES S., PRICE Z., JACK P.L., CORLEY R.H.V., 2001. "Quantitative trait loci for yield components in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.)." *Theoretical and Applied Genetics*, 103(8) : 1302-1310.
- SENG T.-Y., MOHAMED SAAD S.H., CHIN C.-W., TING N.-C., HARMINDER SINGH R.S., QAMARUZ ZAMAN F., TAN S.-G. ET SYED ALWEE S.S.R., 2011. "Genetic Linkage map of a high yielding FELDA Deli  $\times$  Yangambi oil palm cross." *PLoS ONE*, 6(11) : e26593.



- SINGH R., ONG-ABDULLAH M., LOW E.-T.L., MANAF M.A.A., ROSLI R. *et al.*, 2013. “Oil palm genome sequence reveals divergence of interfertile species in Old and New worlds.” *Nature*, 500(7462) : 335-339.
- SINGH R., ZAKI N., TING N.-C., ROSLI R., TAN S.-G., LOW E.-T., ITHNIN M., CHEAH S.-C., 2008. “Exploiting an oil palm EST database for the development of gene-derived SSR markers and their exploitation for assessment of genetic diversity.” *Biologia*, 63(2) : 227-235.
- TING N.-C., JANSEN J., MAYES S., MASSAWE F., SAMBANTHAMURTHI R. *et al.*, 2014. “High density SNP and SSR-based genetic maps of two independent oil palm hybrids.” *BMC Genomics*, 15(1) : 309.
- TISNÉ S., DENIS M., CROS D., BOUVET J.-M., COCHARD B., *in prep.*
- TRANBARGER T., KLUABMONGKOL W., SANGSRARU D., MORCILLO F., TREGAR J., TRAGOONRUNG S. ET BILLOTTE N., 2012. “SSR markers in transcripts of genes linked to post-transcriptional and transcriptional regulatory functions during vegetative and reproductive development of *Elaeis guineensis*.” *BMC Plant Biology*, 12(1) : 1.
- USDA, 2014. *Oilseeds: world market and trade*. Foreign Agricultural Service, Circular Series, May 2014.

## Sur la vigne

- GALET, P., 1957. *Cépages et vignobles de France*. Le Paysan du Midi.
- IFV-INRA-Montpellier Supagro-Viniflor, 2007. *Catalogue des variétés et clones de vigne cultivés en France*, 2<sup>e</sup> édition-JL Dairien Éd. Également disponible en version informatique (<http://plantgrape.plantnet-project.org/cepapes>).
- JAILLON O., AURY J.-M., NOËL B., POLICRITI A., CLEPET C., CASAGRANDE A., CHOISNE N., AUBOURG S., VITULO N., JUBIN C., VEZZI A., LEGEAI F., HUGUENEY P., DASILVA C., HORNER D., MICA E., JUBLOT D., POULAIN J., BRUYERE C., BILLAULT A., SEGURENS B., GOUYVENOUX M., UGARTE E., CATTONARO F., ANTHOUARD V., VICO V., DEL FABBRO C., ALAUX M., DI GASPERO G., DUMAS V., FELICE N., PAILLARD S., JUMAN I., MOROLDO M., SCALABRIN S., CANAGUIER A., LE CLAINCHE I., MALACRIDA G., DURAND E., PESOLE G., LAUCOU V., CHATELET P., MERDINOGLU D., DELLEDONNE M., PEZZOTTI M., LECHARNY A., SCARPELLI C., ARTIGUENAVE F.,

- PÉ E., VALLE G., MORGANTE M., CABOCHE M., ADAM-BLONDON A.-F., WEISSENBACH J., QUÉTIER F., WINCKER P., 2007. “The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla.” *Nature*, 449 : 463-468.
- MCGOVERN P.E., 2003. *Ancient wine: the search for the origins of viticulture*. Princeton Univ Press, Princeton, New Jersey, USA.
- POUGET R., 1988. « *Vitis vinifera*, histoire et évolution ». In *La Vigne et le Vin* (La Manufacture et la Cité des sciences et de l’industrie, eds), p.15-25, Graficas.
- POUGET R. 1990. *Histoire de la lutte contre le Phylloxéra de la vigne en France*. OIV, INRA, Paris, p. 156.
- THIS P., Lacombe T., Thomas M.R., 2006. “Historical origins and genetic diversity of wine grapes.” *Trends Genet*, 22 : 511-519.
- ZOHARY D., 1995. “Domestication of the Grapevine *Vitis vinifera* L. in the Near East.” In: MCGOVERN P.E., FLEMING S.J., KATZ S.H. (eds) *The Origins and Ancient History of Wine*. Gordon and Breach Sciences Publisher, New York, USA, p. 23-30.
- BOUQUET A., PAUQUET J., ADAM-BLONDON A.F., TORREGROSA L., MERDINOGLU D. WIEDEMANN-MERDINOGLU S., 2000. “Towards obtaining grapevine varieties resistant to powdery and downy mildews by conventional breeding and biotechnology.” *Bul. OIV*, 73 : 445-452.
- BUTAULT J.P., DEDRYVER C.A., GARY C., GUICHARD L., JACQUET F., MEYNARD J.M., NICOT P., PITRAT M., REAU R., SAUPHANOR B., SAVINI I, VOLAY T., 2010. *Ecophyto R&D. Quelles voies pour réduire l’usage des pesticides ? Synthèse du rapport d’étude*. INRA Éditeur (France), 90 p.
- MEZIÈRE D., GARY C., BARBIER J.M., RIO P., BERNOS L., CLÉMENT C., CONSTANT N., DELIÈRE L., FORGET D., GROSMAN J., MOLOT B., SAUVAGE D., SENTENAC G., 2009. *Ecophyto R&D, vers des systèmes de culture économes en produits phytosanitaires*. Tome III, *Analyse comparative de différents systèmes en viticulture*, MEEDDAT-MAP-INRA, 57 p. + annexe.
- DUCHENE E, HUARD F, DUMAS V, SCHNEIDER C, MERDINOGLU D, 2010. “The challenge of adapting grapevine varieties to climate change.” *Climate Research*, 41(3) : 193-204.
- JONES G.V., WHITE M.A., COOPER O.R., STORCHMANN K., 2005. “Climate change and global wine quality.” *Climatic Change*, 73 : 319-343.
- PIERI P., LEBON E., BRISSON N., 2012. “Climate Change Impact on French Vineyards as Predicted by Models.” In: *xxviii International Horticultural Congress on Science and Horticulture for People*. *Acta Hort.* 931 : 29-37.
- RENAUD S, DE LORGERIL M., 1992. “Wine, alcohol, platelets, and the French paradox for coronary heart disease.” *Lancet*, 20, 339(8808) : 1523-6.

■ TOMERA J.F., 1999. “Current knowledge of the health benefits and disadvantages of wine consumption.” *Trends in Food Science & Technology*, 10 :129-138.

## Sur le peuplier

■ FABBRINI F., GAUDET M., BASTIEN C., ZAINA G., HARFOUCHE A., BERITOGNOLO I., MARRON N., MORGANTE M., MUGNOZZA G.S., SABATTI M., 2012. “Phenotypic plasticity, QTL mapping and genomic characterization of bud set in black poplar.” *BMC Plant Biology*, 12, doi:10.1186/1471-2229-12-47.

■ GERALDES A., DiFAZIO S.P., SLAVOV G.T., RANJAN P., MUCHERO W., HANNEMANN J., GUNTER L.E., WYMORE A.M., GRASSA C.J., FARZANEH N., PORTH I., MCKOWN A.D., SKYBA O., LI E., FUJITA M., KLÁPŠT J., MARTIN J., SCHACKWITZ W., PENNACCHIO C., ROKHSAR D., FRIEDMANN M.C., WASTENEYS G.O., GUY R.D., EL-KASSABY Y.A., MANSFIELD S.D., CRONK Q.C., EHLTING J., DOUGLAS C.J., TUSKAN G.A., 2013. “A 34 K SNP genotyping array for *Populus trichocarpa*: Design, application to the study of natural populations and transferability to other *Populus* species.” *Molecular Ecology Resources*, 13, 306-323, doi: 10.1111/1755-0998.12056.

■ JORGE V., DOWKIW A., FAIVRE-RAMPANT P., BASTIEN C., 2005. “Genetic architecture of qualitative and quantitative *Melampsora larici-populina* leaf rust resistance in hybrid poplar: genetic mapping and QTL detection.” *New Phytologist*, 167(1) : 113-127.

■ RESENDE M.D.V., RESENDE M.F.R. JR., SANSALONI C.P., PETROLI C.D., MISSIAGGIA A.A., AGUIAR A.M., ABAD J.M., TAKAHASHI E.K., ROSADO A.M., FARIA D.A., PAPPAS G.J. JR., KILIAN A., GRATTAPAGLIA D., 2012. “Genomic selection for growth and wood quality in *Eucalyptus*: capturing the missing heritability and accelerating breeding for complex traits in forest trees.” *New Phytologist*, 194(1) : 116-128. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.04038.x.

■ SLAVOV G.T., DiFAZIO S.P., MARTIN J., SCHACKWITZ W., MUCHERO W., RODGERS-MELNICK E., LIPPHARDT M.F., PENNACCHIO C.P., HELLSTEN U., PENNACCHIO L.A., GUNTER L.E., RANJAN P., VINING K., POMRANING K.R., WILHELM L.J., PELLEGRINI M., MOCKLER T.C., FREITAG M., GERALDES A., EL-KASSABY Y.A., MANSFIELD S.D., CRONK Q.C.B., DOUGLAS C.J., STRAUSS S.H., ROKHSAR D., TUSKAN G.A., 2012. “Genome resequencing reveals multiscale geographic structure and extensive linkage disequilibrium in the forest tree *Populus trichocarpa*.” *New Phytologist*, 196 (3) : 713-725. doi:10.1111/j.1469-8137.2012.04258.x.

■ TUSKAN G.A., DiFAZIO S., JANSSON S., BOHLMANN J., GRIGORIEV I., *et al.*, 2006. “The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray).” *Science*, 313 (5793) : 1596-1604. doi:10.1126/science.1128691.

■ YIN T., ZHANG X., GUNTER L., PRIYA R., SYKES R., DAVIS M., WULLSCHLEGER S.D., TUSKAN G.A., 2010. “Differential Detection of Genetic Loci Underlying Stem and Root Lignin Content in *Populus*.” *PLoS ONE*, 5 (11) doi:10.1371/journal.pone.0014021.