HAL open science

Etude de la supériorité hybride. Le rôle de la phénologie, de la résistance à la cavitation et de l'architecture dans l'expression de l'hétérosis chez le mélèze

Elodie Venon

To cite this version:

Elodie Venon. Etude de la supériorité hybride. Le rôle de la phénologie, de la résistance à la cavitation et de l'architecture dans l'expression de l'hétérosis chez le mélèze. Biodiversité et Ecologie. 2017. hal-03247316

HAL Id: hal-03247316

https://hal.inrae.fr/hal-03247316v1

Submitted on 3 Jun 2021

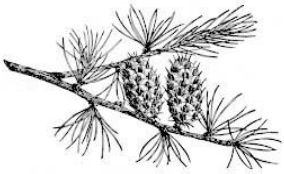
HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

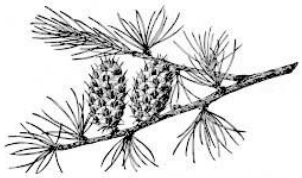
L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Master 2 Forêts et agrosystèmes

Université d'Orléans

Année 2016-2017





Elodie VENON

Etude de la supériorité hybride
Le rôle de la phénologie, de la résistance à la cavitation et de l'architecture dans l'expression de l'hétérosis chez le mélèze

INRA Centre Val de Loire, Unité Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières,
2163 Avenue de la pomme de pin, 45075 Orléans, France

Encadrant : Luc Pâques

Résumé : Chez les arbres forestiers, l'hétérosis est un paramètre difficile à étudier. A l'INRA d'Orléans il existe un dispositif diallèle intra-/inter-spécifique permettant cette étude sur le Mélèze. Il a pour but l'analyse de la construction de l'hétérosis depuis la plantation ainsi que l'étude des déterminants génétiques et éco-physiologiques dans l'expression de l'hétérosis. Le but de ce stage est de caractériser l'expression de l'hétérosis dans deux milieux hydriques contrastés et de comprendre, par des méthodes exploratoires, le rôle de l'architecture, de la résistance à la cavitation et de la phénologie dans l'expression de l'hétérosis chez le mélèze hybride.

Nous avons montré que l'expression de l'hétérosis est plus forte en milieu stressant pour la disponibilité en eau qu'en milieu non stressant. Dans ce dispositif, l'architecture joue un rôle dans l'expression de l'hétérosis chez le mélèze tandis que la phénologie et la résistance à la cavitation semblent avoir des rôles plus limités.

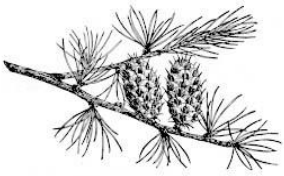
Cependant il s'agit d'une étude exploratoire qui reste à être confirmée par un échantillonnage plus important, un approfondissement des méthodes utilisées afin d'avoir une meilleure précision dans les résultats ainsi que l'analyse d'autres caractères (eco-) physiologiques

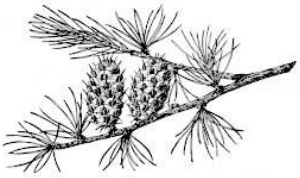
Mots clés : croisement diallèle, croissance, milieu contrasté, *Larix*, vigueur hybride

Master 2 Forêts et agrosystèmes

Université d'Orléans

Année 2016-2017





Elodie VENON

Etude de la supériorité hybride
Le rôle de la phénologie, de la résistance à la cavitation et de l'architecture dans l'expression de l'hétérosis chez le mélèze

INRA Centre Val de Loire, Unité Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières,
2163 Avenue de la pomme de pin, 45075 Orléans, France

Encadrant : Luc Pâques

Résumé Chez les arbres forestiers, l'hétérosis est un paramètre difficile à étudier. A l'INRA d'Orléans il existe un dispositif diallèle intra-/inter-spécifique permettant cette étude sur le Mélèze. Il a pour but l'analyse de la construction de l'hétérosis depuis la plantation ainsi que l'étude des déterminants génétiques et éco-physiologiques dans l'expression de l'hétérosis. Le but de ce stage est de caractériser l'expression de l'hétérosis dans deux milieux hydriques contrastés et de comprendre, par des méthodes exploratoires, le rôle de l'architecture, de la résistance à la cavitation et de la phénologie dans l'expression de l'hétérosis chez le mélèze hybride.

Nous avons montré que l'expression de l'hétérosis est plus forte en milieu stressant pour la disponibilité en eau qu'en milieu non stressant. Dans ce dispositif, l'architecture joue un rôle dans l'expression de l'hétérosis chez le mélèze tandis que la phénologie et la résistance à la cavitation semblent avoir des rôles plus limités.

Cependant il s'agit d'une étude exploratoire qui reste à être confirmée par un échantillonnage plus important, un approfondissement des méthodes utilisées afin d'avoir une meilleure précision dans les résultats ainsi que l'analyse d'autres caractères (eco-) physiologiques

Mots clés : croisement diallèle, croissance, milieu contrasté, *Larix*, vigueur hybride

ABSTRACT: Among forest trees, heterosis is a difficult parameter to study. At the INRA of Orléans, there is an adequate mating plan and experimental design allowing to finely study heterosis in Larch. Its purpose is to describe how heterosis is built up over time for several traits and to study the genetic and (eco-) physiological determinants of its expression. The goal of this study is to characterize the expression of heterosis in two contrasting soil water regimes and to understand, through exploratory methods, the role of architecture, cavitation resistance and phenology in the expression of heterosis in hybrid larch.

We showed that heterosis is stronger in the non-irrigated treatment than in the irrigated one. In this trial, architecture plays a role in the expression of heterosis in larch, while phenology and cavitation resistance seem to have limited roles.

However, it is necessary to experiment further with larger samples of genetic material, to explore further the methodologies used for a better accuracy in the results and to include new eco-physiological traits.

Keywords : *contrast modality, diallel mating plans, growth, hybrid vigor, larix*

INTRODUCTION

Les évènements d'hybridation sont des phénomènes naturels qui jouent un rôle important dans la formation de nouvelles espèces animales ou végétales (Li et al. 2012; Birchler et al. 2003).

En amélioration végétale, l'hybridation consiste à croiser deux individus (souvent des lignées homozygotes) afin d'obtenir une nouvelle variété qui vise à être plus performante que les précédentes à des degrés plus ou moins marqués. La supériorité hybride qui en découle peut-être due à deux phénomènes différents, la complémentarité de caractères et la vigueur hybride (Pâques 2007). La complémentarité de caractères permet de tirer profit dans un même individu des caractères d'intérêts des deux parents. C'est le cas par exemple de l'hybride entre *Eucalyptus nitens* et *E. globulus* qui pousse dans les zones froides du Chili, là où *E. globulus*, sensible au froid, est incapable de se développer (Dungey 2001). La vigueur hybride, ou hétérosis, correspond à une plus grande rapidité de développement, une biomasse plus importante et de plus grandes tolérances aux maladies, aux insectes et aux stress environnementaux des descendants hétérozygotes en comparaison de leurs parents homozygotes (Guo et al. 2006; Hochholdinger et Hoecker 2007; Birchler et al. 2003). Il existe deux façons de définir l'hétérosis, soit par comparaison de la descendance hybride avec la moyenne des deux parents (« hétérosis parent moyen ») ou par comparaison de la descendance

avec le meilleur des deux parents (« hetérosis meilleur parent ») pour un trait donné (Hochholdinger et Hoecker 2007).
L'hétérosis ou vigueur hybride a été décrit pour la première fois par Charles Darwin en 1876 après avoir observé que des descendances de maïs allogames étaient 25% plus grandes que des descendances de maïs consanguines puis redécouverts indépendamment par George H. Shull et Edward M. East en 1905 (Hochholdinger et Hoecker 2007). Depuis l'hétérosis est largement étudié en amélioration des plantes et notamment pour les plantes de grandes cultures telles que le maïs (Guo et al. 2006), le riz (Bao 2005) ou le soja (Cerna et al. 1997).

A ce jour, plusieurs hypothèses sur les causes génétiques de l'hétérosis ont été établies : la dominance et l'over-dominance (sur-dominance). L'hypothèse de dominance correspond à la suppression d'allèles récessifs délétères d'un parent par des allèles dominant de l'autre parent chez la descendance hybride. L'hypothèse « d'over dominance » correspond à la combinaison hétérozygote des allèles à un locus unique supérieur à une des combinaisons d'allèles à ce locus homozygote (Li et Wu 1997; Hochholdinger et Hoecker 2007; Birchler et al. 2003). Une troisième hypothèse correspondant à des mécanismes d'épigénétique a aussi été établie cependant il a été démontré sur des plants de tomates que l'hétérosis pouvait se manifester même en absence de mécanisme d'épistasie (Hochholdinger et Hoecker 2007).

Chez les arbres forestiers, le terme « hybridation » concerne presque exclusivement les hybrides interspécifiques et dans une moindre mesure les hybrides entre populations d'une espèce donnée. L'hétérosis est difficile à étudier (Li et Wu 1997). Des dispositifs particuliers tels que des plans de croisement diallèle inter- et intra-spécifique doivent être mis en place (Pâques 2009). Il existe peu de plans de croisement de ce type car ce sont des dispositifs compliqués à obtenir et à mettre en place. En effet, ce genre de dispositif demande beaucoup de place ainsi que du temps. Les arbres étant des organismes longévifs à croissance lente, plusieurs dizaines d'années d'observation sont nécessaires avant d'obtenir des résultats. Les dispositifs doivent être répétés dans l'espace afin d'observer les effets environnementaux. Il existe cependant quelques dispositifs de ce type sur le pin maritime (Harfouche et Kremer 2000) ou sur le mélèze à l'INRA d'Orléans.

De plus, contrairement aux espèces de grandes cultures telles que le maïs, où un hétérosis fort est observé à partir de lignées homozygotes, chez les arbres forestiers tels que le mélèze par exemple, la comparaison se fait à partir de parents souvent fortement hétérozygotes, ce qui rend

la mise en évidence de l'hétérosis plus complexe. Les premières études d'hétérosis sur arbres forestiers ont été réalisées sur le peuplier. Par la suite, de par sa croissance rapide, le peuplier est devenu une espèce-modèle pour l'étude de l'hétérosis (Li et Wu 1997). De nombreux traits morphologiques, anatomiques et physiologiques sont relativement bien documentés. Par exemple, des études ont été réalisées sur des caractères tels que la largeur de feuille, la croissance de la tige ou encore la capacité d'enracinement entre des hybrides de *Populus trichocarpa* et *Populus deltoïdes* (Li et Wu 1997).

Des études ont été réalisées selon un plan diallèle entre plusieurs populations de pin maritime *Pinus pinaster* (Harfouche et Kremer 2000). Les auteurs ont cherché à suivre l'évolution de l'expression de l'hétérosis en fonction de différentes provenances au cours du temps. Ils ont montré une tendance au déclin de l'hétérosis avec l'âge pour certains caractères comme la croissance en hauteur. Cependant, il n'y a pas de corrélation établie entre l'âge et l'expression de l'hétérosis pour des caractères tels que la sinuosité de la tige ou la résistance aux insectes.

Le mélèze est une espèce pionnière de l'hémisphère nord, vivant entre 300 et 3000 m d'altitude. C'est un des rares conifères à perdre ses aiguilles. Il est apprécié des forestiers pour sa croissance juvénile rapide et sa bonne architecture de tige. De plus il a une bonne qualité de bois notamment en matière de densité du bois, de propriétés mécaniques et de durabilité naturelle du bois. Le bois de mélèze est utilisé dans de nombreux contextes tels que le revêtement de sol, lambris ou des structures extérieures telles que des ponts, clôture ou chalet. Sa couleur est particulièrement appréciée pour tout ce qui est parquet et confection de meuble en ébénisterie (Pâques 2013 ; Riou-Nivert 2001).

Pour ces raisons, le mélèze est particulièrement apprécié des forestiers européens, en particulier le mélèze d'Europe (*Larix decidua*) et le mélèze du Japon (*L.kaempferi*). Le mélèze européen a une tige plus rectiligne, une meilleure résistance à la sécheresse estivale et un bois plus fin que le mélèze japonais. Le mélèze du Japon quant à lui se développe mieux en région océanique, a une croissance juvénile plus rapide et une meilleure résistance à certaines maladies comme le chancre (*Lachnellula willkommii*) et le meria (*Meria laricis*). Mais il a une forme plus flexueuse, une branchaison plus importante et est plus sensible aux sècheresses estivales. Cette complémentarité de caractères laisse présager l'intérêt de l'hybridation entre ces deux espèces. En effet, le mélèze hybride pourrait donc combiner les atouts des deux parents, c'est-à-dire avoir une croissance initiale plus rapide et une meilleure résistance aux gelées de printemps et au chancre (Riou-Nivet 2001, Pâques 2013).

A l'INRA Centre Val de Loire, l'unité d'Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières mène un programme sur l'amélioration génétique de l'espèce pure *Larix decidua* mais aussi de l'hybride interspécifique entre le mélèze européen et le mélèze Japonais.
C'est pour cela qu'une partie du programme d'amélioration du mélèze de l'INRA Centre Val de Loire porte sur la compréhension des mécanismes à la base de l'hétérosis. Un dispositif de croisement diallèle entre *L. decidua* et *L. kaempferi* a été réalisé. Ce dispositif a été mis en place dans le but d'étudier finement l'expression et la « construction » de l'hétérosis au niveau inter- et intra- annuel pour divers caractères adaptatifs et d'intérêt économique en liaison avec des conditions environnementales contrastées depuis la plantation.

C'est dans ce contexte que s'inscrit ce stage. Dans le cadre d'études antérieures, il a été montré que les 3 taxa d'intérêt avaient vis-à-vis de leurs phénologies et de leurs rythmes de croissance des comportements différents (Pâques 2009). Par ailleurs, de rares études physiologiques de l'hétérosis chez le mélèze ont été réalisées. Dans une première étude, Matyssek et al. (1987) ont cherché à comparer les échanges de gaz des aiguilles des trois espèces. Ils ont montré qu'en condition naturelle, les échanges de gaz dans les aiguilles n'expliquent pas la meilleure croissance du mélèze hybride (Matyssek et al. 1987 a.). Dans une seconde étude Matyssek et al. étudient les effets des caractères de croissance sur l'hétérosis du mélèze. Ils montrent dans cette étude que le mélèze hybride combine les caractères de croissance avantageux de ses deux parents : c'est-à-dire la forte longueur de branches du mélèze japonais et la forte densité d'aiguilles du mélèze européen (Matyssek et al. 1987 b.).
Mélèze d'Europe et mélèze du Japon diffèrent fortement vis-à-vis de leur résistance à la sécheresse : la très forte sensibilité du mélèze du Japon aux sécheresses estivales est bien connue des forestiers, faisant restreindre en France son utilisation aux zones sous forte influence océanique. Une étude réalisée par l'IRSTEA montre des performances optimales de l'hybride dans des stations avec des réserves utiles du sol d'au moins 100 mm mais qui chutent fortement lorsque les réserves utiles du sol descendent en dessous de 80 mm (Cazaux et al. 1993). L'eau semble donc un facteur limitant au moins pour certaines espèces de mélèze.

Mon stage vise à travers une étude exploratoire, à mettre en évidence le rôle de la phénologie, de la résistance à la cavitation et de l'architecture sur la construction de la vigueur hybride chez les 3 taxa. Les objectifs sont d'une part de quantifier l'expression de l'hétérosis pour la croissance interannuelle et de mesurer l'incidence du milieu sur son expression, et d'autre part

de caractériser le rôle de la phénologie, de la résistance à la cavitation et de l'architecture dans l'expression de l'hétérosis chez le mélèze hybride.

MATERIELS ET METHODES

1- Matériel végétal :

- Le matériel végétal :

Le matériel végétal étudié appartient au genre *Larix*. Il s'agit d'un extrait cloné d'un plan de croisement diallèle intra- et interspécifique entre 9 clones de mélèze d'Europe (*Larix decidua)* et 9 clones de mélèze du Japon (*Larix kaempferi)*. Le dispositif comprend 12 familles pour chacune des 3 espèces (*L. decidua, L. kaempferi* et *L.x eurolepis*) et 12 individus par famille. Ces familles sont connectées entre elles par deux parents européens (104 et 106) et deux parents japonais (3194 et 3200) communs aux descendants inter- et intra-spécifiques (Annexe 1).
Les arbres ont été greffés en 2011 à raison de 4 à 6 ramets/individu (clone) sauf les clones parents qui ont été greffés au printemps 2010.

- Le dispositif expérimental :

Le dispositif est situé dans la pépinière de l'INRA Centre Val de Loire, à Ardon (47°49'58''N, 1°54'47''E, 109m). Les arbres ont été plantés pendant l'hiver 2012-2013. Il s'agit d'un site atypique d'un point de vue écologique pour la plantation du mélèze mais sa proximité du laboratoire est idéale pour un suivi régulier. Installé sur l'ancien lit de la Loire, il s'agit d'un site particulièrement drainant. Dans ce contexte, il a été décidé d'installer ce dispositif avec deux régimes hydriques contrastés (Annexe 2). Dans la première modalité, les arbres sont irrigués à l'aide d'un goutte-à-goutte enterré dans le sol pendant toute la saison de végétation, depuis juin 2015. Dans la seconde modalité, les arbres ne sont pas irrigués. Dans chaque modalité, les 3 taxa ont été plantés séparément en bandes suivant un schéma expérimental en blocs aléatoires complets avec parcelle mono-arbre (Annexe 3).

2- Mesures et observations :

a- Mesures interannuelles :

- Croissance :

Des mesures de croissance interannuelle ont été effectuées depuis 2013. Ces mesures ont été réalisées dans le but de pouvoir comparer les croissances interannuelles des trois espèces et situer le mélèze hybride par rapport à ses deux parents. Pour cela, chaque année, les croissances apicales sont collectées à l'aide d'une perche graduée et les croissances radiales sont mesurées à 1 m du sol à l'aide d'un pied à coulisse. D'après ces mesures, des mesures d'accroissements annuelles apicaux et radiaux, et le volume total en 2016 ont été calculés. Le volume total est calculé d'après la formule suivante :

$Vtot = 0.406780^{E-5} \times C^2130 \times Htot$ (1)

Avec Vtot le volume total en mètre cube, C^2130 la circonférence à 1m30 en centimètres et Htot la hauteur totale en mètres (Pauwels 1999).

- Phénologie :

La phénologie foliaire est observée chaque année. Ces observations sont réalisées afin d'étudier s'il existe des décalages de phénologie entre les trois espèces avec l'hypothèse qu'une plus longue saison de végétation chez le mélèze hybride pourrait expliquer une meilleure vigueur de celui-ci. Au printemps, des observations de débourrement ont été récoltées et à l'automne des observations de sénescence. Pour le débourrement, les observations ont été effectuées avec différentes échelles. En 2014, les analyses sont faites à partir d'observations réalisés sur le bourgeon terminal. Les arbres ont été considérés comme débourrés lorsque leurs bourgeons terminaux avaient atteint le stade 3 (figure 1 photo 3). Les arbres étaient considérés comme sénescent lorsque leurs bourgeons terminaux avaient atteint le stade 3 (bourgeon visible et verdâtre). En 2016 une échelle BBCH revisitée est utilisée. Cette méthode consiste à noter la date quand 50% de chacun des stades est atteint (Annexe 4). Pour les observations de senescence (jaunissement et chute d'aiguilles) une échelle BBCH classique est utilisée, les

arbres étaient considérés comme sénescents lorsque 50% de leurs aiguilles étaient jaunes (ou tombées).

Figure 1 photographie des différents stades de débourrement chez le mélèze
Stade 0: le bourgeon est dormant, stade 1: le bourgeon commence à gonfler, stade 2 : les aiguilles commencent légèrement à sortir du bourgeon, stade 3 : les aiguilles continuent à sortir mais reste en fourreau, stade 4: les aiguilles sont sorties complètement, stade 5 : les aiguilles s'étale le bourgeon est complètement débourré

b- Mesures d'architecture :

La taille du houppier –et donc de l'appareil photosynthétique – conditionne fortement la production de biomasse (Roussel 1976). L'hypothèse testée est que les plus fortes croissances du mélèze hybride résulteraient d'une activité photosynthétique plus intense, en particulier liée à une surface foliaire plus importante (Matyssek et al 1987 a. et b.). L'indice de surface foliaire (LAI) étant un paramètre difficilement accessible, on cherche dans cette étude exploratoire à établir un proxy du LAI par une estimation du nombre de brachyblastes présents sur la totalité de l'arbre. Les brachyblastes sont des rameaux courts portant des aiguilles sur certains conifères tels que le mélèze : ils portent l'essentiel des aiguilles de l'arbre (Annexe 5).

Pour cela, un sous-échantillon de 40 arbres a été réalisé. Ces individus ont été sélectionnés dans 3 blocs homogènes de la partie irriguée du dispositif afin de limiter les interactions avec le milieu. Les individus choisis proviennent de 2 familles européennes (104 et 106) et 2 familles japonaises (3194 et 3200) ainsi que les 4 familles d'hybrides connectées. Les familles ont été choisies délibérément de façon à avoir un fort gradient d'hétérosis entre les 4 familles (une famille avec un hétérosis positif fort, une famille avec un hétérosis négatif et deux familles avec des hétérosis positif intermédiaires). Ce gradient est basé d'après le calcul de l'hétérosis sur le volume total des arbres en 2016. Parmi les 4 familles de mélèzes sélectionnées, 5 individus ont été tirés au sort. Sur chaque arbre, les branches primaires des accroissements 2014 et 2015 ont

été comptées et leurs longueurs mesurées. Les accroissements 2016 n'ont pas pu être pris en compte pour l'analyse car certains arbres étant trop hauts, la longueur des branches était inaccessible.

Sur chacun des arbres, deux branches ont ensuite été sélectionnées sur les accroissements 2013 et 2014 en veillant à choisir des branches similaires sur chaque arbre. Chaque branche sélectionnée est une branche proleptique (branche ayant un âge antérieur à l'accroissement qui la porte). Leurs longueurs ont été mesurée et le nombre total de brachyblastes (uniquement sur l'axe primaire) a été compté de manière à calculer une densité moyenne de brachyblastes par unité de longueur. A partir de cette estimation et de la longueur totale des branches des accroissements 2014 et 2015, on a estimé le nombre total de brachyblastes présents sur l'arbre.

c- Mesure de la résistance à la cavitation :

Des mesures de résistance à la cavitation ont été réalisées dans le but d'étudier si une meilleure résistance à la cavitation pouvait expliquer une production de biomasse plus importante chez le mélèze hybride. Ces mesures pourront ensuite être comparées avec des individus ayant subi de réel dégât lié à la sécheresse. En effet, les mesures de résistance à la cavitation permettent de caractériser la résistance à la sécheresse des arbres en reproduisant en laboratoire le phénomène de cavitation (phénomène responsable de la formation de bulles d'air dans le xylème des plantes, empêchant la sève de circuler correctement et conduisant à l'embolie) (Lamy 2012).

Pour cette étude, un sous-échantillon de 115 arbres a été réalisé. Les échantillons ont tous été sélectionnés dans la partie irriguée du dispositif de l'INRA d'Orléans car ce sont des arbres qui n'ont pas subi *a priori* de stress lié à la sécheresse. Tous les individus des 4 familles hybrides choisies pour les mesures d'architecture ainsi que tous les clones parentaux des 4 familles parentes (104 et 106 pour les mélèzes européens et 3194 et 3200 pour les mélèzes japonais) ont été échantillonnés. Sur chacun de ces arbres, une portion de branche d'environ 50 cm, comprenant une partie de l'accroissement 2015 et la totalité ou une partie de l'accroissement 2016 a été récoltée en mars 2017, avant l'apparition des aiguilles sur les branches. Les branches ont toutes été récoltées dans la même orientation pour chaque arbre et placées dans un récipient rempli d'eau. Les branches secondaires ont été coupées lorsqu'elles étaient présentes. Les échantillons ont ensuite été emballés dans des linges humides et conservés au froid dans des

sacs plastiques pour limiter la déshydratation. Ils ont ensuite été envoyés à l'unité Biogéco de l'INRA de Bordeaux pour analyse à l'aide du cavitron (plateforme GENOBOIS).
Le cavitron est une centrifugeuse dans laquelle les banches sont placées. Aux extrémités, deux récipients rempli d'eau sont placés et induisent un gradient de pression hydraulique maintenant la circulation de l'eau. Une caméra repère la vitesse de déplacement du niveau d'eau, proportionnelle à la conductance hydraulique de la branche. La centrifugeuse fait tourner la branche jusqu'à 13 000 tours par minute afin de simuler la manière dont la sève est « tirée » dans l'arbre entre les deux extrémités. L'évolution de la conductance hydraulique en fonction de la vitesse de rotation (équivalente à une pression négative) est ensuite modélisée et étudiée. Cette courbe caractérise la tolérance à la sécheresse de la plante. Lorsque la pression chute de moitié, l'arbre peut mourir, et plus la pression à laquelle cela se passe est grande, plus l'arbre est considéré comme résistant à la sécheresse. (Lamy 2012)

Les mesures analysées sont la P12 (pression du xylème conduisant à 12% de perte de conductance), P50 (pression du xylème conduisant à 50% de perte de conductance), P88 (pression du xylème conduisant à 88% de perte de conductance), Kmax (conductance maximale) et la pente de la courbe à P50.
La caractérisation des individus pour leur résistance à la cavitation réalisée à partir des ramets en condition irriguée est ensuite mise en relation avec le comportement *in situ* des ramets en condition non irriguée (survie, descente de cime : voir ci-dessous).

d- Observation d'autres caractères adaptatifs :

Des mesures de survie ont été réalisées en 2013, 2014, 2015 et 2016. Une sécheresse sévère survenue durant l'été 2015 a fait souffrir les arbres de la partie non irriguée du dispositif. De nombreux arbres ont été marqués par cette sécheresse que ce soit par la mort de l'individu ou par des descentes de cime plus ou moins importantes. Donc pour l'année 2015, deux mesures des arbres ont été prises. La première correspondant à la hauteur totale de l'arbre et la deuxième correspondant à la hauteur vivante de l'arbre. Ainsi, par la différence de ces deux mesures, il est possible d'obtenir la hauteur relative de descente de cime indiquant la sévérité avec laquelle l'arbre a été atteint lors de cette sécheresse.

3- Analyses statistiques :

Les analyses ont toutes été réalisées avec l'aide du logiciel R. 3.3.2

a- Données quantitatives :

Différents modèles d'ajustement des données aux effets environnementaux ont été testés afin de déterminer quel modèle était le plus judicieux d'utiliser. Le modèle retenu est un modèle mixte prenant pour facteur fixe le niveau espèce et pour facteur aléatoire le facteur bloc et un modèle spatial (splines) prenant en compte l'hétérogénéité du dispositif en calculant les performances d'un individu par rapport aux performances de ses plus proches voisins. Les clones parentaux ayant été greffés avant les individus étudiés (2010), ils ont été retirés de l'analyse. Dans un premier temps les analyses ont été réalisées au niveau taxa.

Pour chaque taxa et dans chaque dispositif, l'hétérosis absolu et relatif ont été calculés en fonction de chacun des deux parents et de la moyenne des deux parents d'après les formules suivantes.

$Ha = Mh – Mp$ (2)

$Hr = 100 * (Mh-Mp) / Mp$ (3)

Avec Ha l'hétérosis absolu, Hr, l'hétérosis relatif, Mh la valeur moyenne de l'hybride, Mp la valeur moyenne des deux parents (ou du meilleur parent) pour un caractère donné. La significativité de l'hétérosis mis en évidence provient du résultat de la comparaison de moyenne entre l'hybride et le parent étudié.
Ensuite la même analyse a été réalisée au niveau des 4 familles sélectionnées pour les sous-échantillons utilisés pour l'étude de l'architecture et de résistance à la cavitation.

b- Architecture :

Pour les mesures d'architecture les analyses sont faites au niveau des 4 familles sélectionnées. Les variables mesurées pour l'architecture (nombre de branches, longueur de branches, densité

de brachyblastes, nombre estimé de brachyblastes) ont été mises en relation avec les mesures de croissance annuelle (hauteur 2016, diamètre 2016 et volume totale 2016) par des coefficients de corrélation de Pearson. Un hétérosis absolu et relatif a aussi été calculé pour les différentes variables d'architecture.

c- Mesures de phénologie :

Bien que les observations de phénologie aient été faites à intervalles réguliers, il n'est pas rare qu'une date précise ne puisse être attribuée à chacun des stades d'observation. Aussi pour récupérer la date correspondant au stade 3 (Il s'agit du stade comparé entre les différentes années car c'est le seul commun pour les années 2015, 2016 et 2017), une modélisation par régression lœss (méthode non paramétrique produisant des courbes lissées, ajustées à un nuage de points) a été réalisée de manière à pouvoir prédire les dates manquantes. Ensuite des analyses de variance ont permis de tester les effets espèces, traitements hydriques et familles. Ces analyses de variances ont été ajustées par un modèle spatial de la même manière que pour les données quantitatives.

d- Résistance à la cavitation :

Les différentes variables de résistance à la cavitation ont été comparées pour les différentes espèces. Une analyse de variance réalisé de la même manière que pour les données quantitatives a permis de tester les effets espèces et familles. L'hétérosis a ensuite été calculée et des corrélations de Pearson ont été calculées entre les variables de résistances à la cavitation et les marques visibles de sécheresse présentent sur les clones non irrigués.

RESULTATS

Nous avons étudié 1875 arbres répartis sur deux modalités. Dans la partie irriguée du dispositif 345 mélèzes européens, 319 mélèzes hybrides et 368 mélèzes japonais. Dans la partie non irriguée du dispositif 302 mélèzes européens, 229 mélèzes hybrides et 312 mélèzes japonais. Les mesures s'étendent sur les cinq dernières années du printemps 2013 au printemps 2017.

- Caractères adaptatifs :

En milieu irrigué le mélèze européen a un pourcentage de mortalité de 2,3 %, le mélèze hybride un pourcentage de mortalité de 0,6 % et le mélèze du Japon de 8%. En condition non stressante il y a donc peu de mortalité, le mélèze japonais est néanmoins légèrement plus touché que les mélèzes européens et hybrides. En milieu non irrigué le mélèze européen a un pourcentage de mortalité de 21,2%, le mélèze hybride de 1,7% et le mélèze du Japon de 25,3% (figure 3). En condition stressante, la mortalité des mélèzes japonais et européen est plus forte que les mélèzes hybrides. Les mélèzes hybrides ont une très faible mortalité dans les deux modalités.

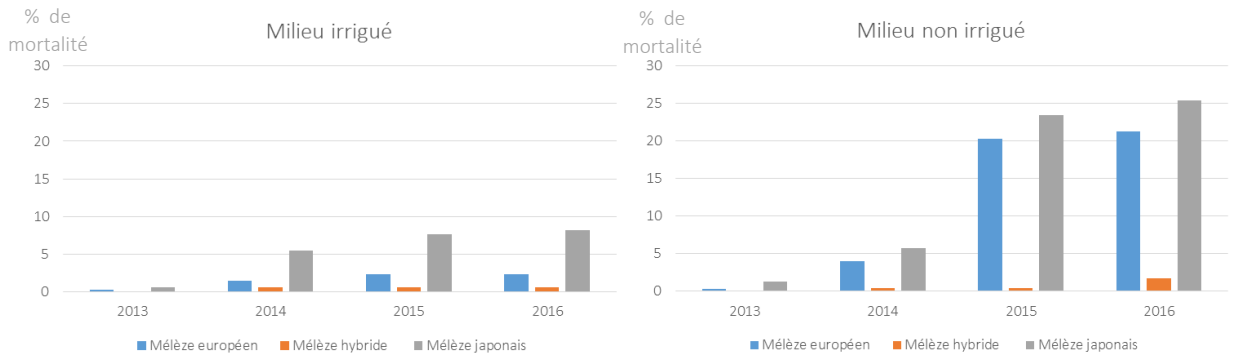


Figure 3 : graphiques représentants le pourcentage de mortalité cumulé en fonction des deux milieux pour les trois taxa en milieu irrigué et non irrigué

Dans la partie non irriguée du dispositif de nombreux arbres touchés par la sécheresse de 2015 ont subi des descentes de cimes. Sur la proportion d'arbres touchés, le mélèze européen a en moyenne une proportion de perte de hauteur vivante de 63% (± 19.5%), le mélèze hybride de 30% (± 12 %) et le mélèze japonais de 56 % (± 16%) (Annexe 6). Le mélèze hybride est donc le moins touché par les descentes de cimes.

- Croissance :

La figure 4 montre l'évolution des accroissements annuels en hauteur en fonction des années pour les trois espèces en distinguant les deux traitements. Avant la mise en place des traitements hydriques différenciés début juin 2015, le mélèze européen est significativement plus petit que les mélèzes japonais et hybrides pour la croissance apicale et radiale. Il n'y a pas de différence significative entre le mélèze du Japon et le mélèze hybride pour la croissance apicale mais le mélèze japonais a une croissance radiale significativement plus grande. Après la mise en place des traitements (2015 et 2016), dans la partie irriguée, le mélèze européen est le plus petit (moyenne : 330 cm ± 45 cm) et le mélèze japonais le plus grand (moyenne : 406 cm ± 42cm). Dans la partie non irriguée, le mélèze européen reste le plus petit (moyenne : 257cm ± 37 cm) tandis que c'est le mélèze hybride qui est significativement plus grand (moyenne : 311 cm ± 50 cm). Pour la croissance radiale, dans la partie irriguée, le mélèze d'Europe est le plus faible (256 mm ± 50 mm) tandis que les mélèzes hybrides et japonais ont des diamètres proches (358 mm ± 67,5 mm pour le mélèze hybride et 333 mm ± 83,5 mm) (Annexe 6).

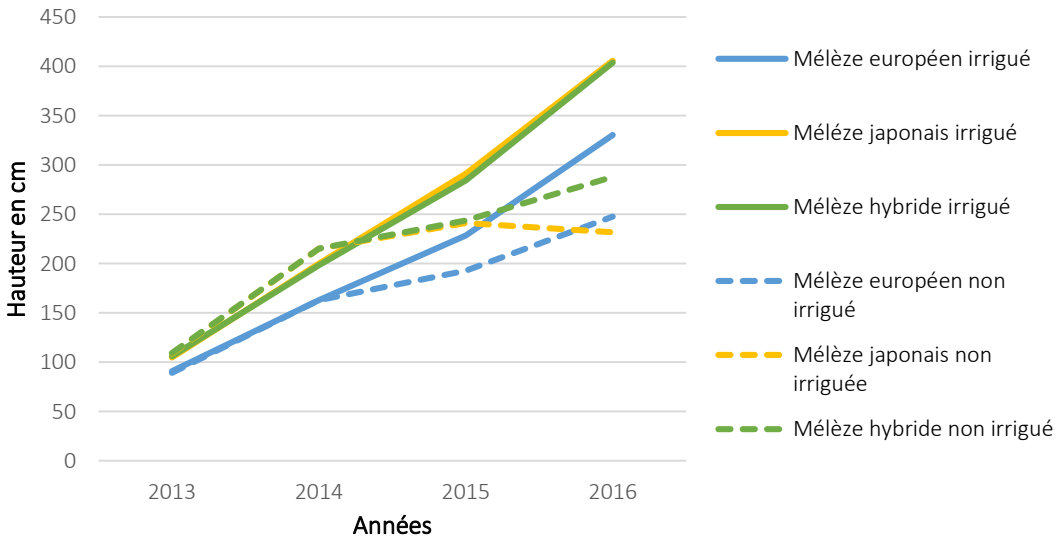


Figure 4 : Courbe d'accroissement annuel moyen en hauteur pour les 3 taxa en fonction des deux traitements : irrigué et non irrigué

Le volume des tiges calculé en 2016 permet d'avoir une bonne estimation de la biomasse aérienne de l'arbre. Dans la partie irriguée, le mélèze européen a un volume de 43 dm^3 (± 15 dm^3), le mélèze hybride 71 dm^3 (± 20 dm^3) et le mélèze japonais 78 dm^3 (± 15 dm^3). Dans la partie irriguée du dispositif c'est donc le mélèze japonais qui a le volume le plus important. Dans la partie non irriguée, le mélèze européen a un volume de 27 dm^3 (± 10 dm^3), le mélèze hybride un volume de 35 dm^3 (± 15 dm^3) et le mélèze japonais un volume de 46 dm^3 (± 15 dm^3) (Annexe 5). Dans la partie non irriguée du dispositif, c'est donc le mélèze hybride qui a le volume le plus important (p-value < 0.05).

- Description de l'hétérosis :

En milieu irrigué l'hétérosis relatif par rapport aux parents moyens est positif pour tous les caractères de croissance (+ 8% pour la hauteur 2013, + 9.3 % pour la hauteur 2014, + 10.8% pour le diamètre 2014, + 9.4% pour la hauteur 2015, + 8.1% pour le diamètre 2015, + 9.8 % pour la hauteur 2016 et + 6.3% pour le diamètre 2016). Cependant, en valeur absolue le mélèze japonais est l'espèce qui a la meilleure croissance (Annexe 6). En milieu non irrigué, l'hétérosis relatif par rapport aux parents moyens est supérieur à l'hétérosis parents moyens en milieu irrigué (+ 20.7% pour la hauteur 2015, + 18.8% pour le diamètre 2015, + 20% pour la hauteur 2016 et + 23.6% pour le diamètre 2016) mais en valeur absolu l'hybride est l'espèce qui a la plus grande croissance (Annexe 6).

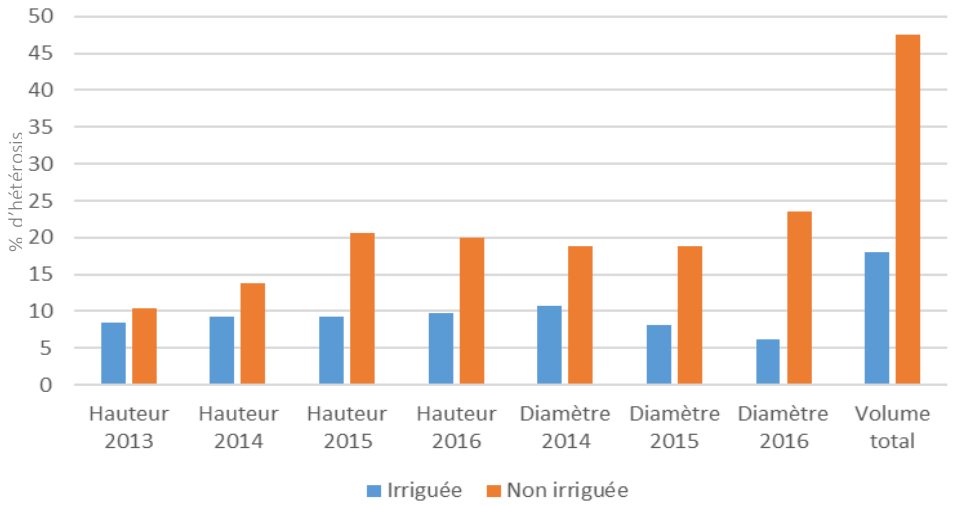


Figure 5 : Graphique représentant l'hétérosis relatif en fonction des parents moyens pour les deux traitements du dispositif (irrigué et non irrigué)

Le volume total calculé en 2016, permet d'estimer la biomasse totale de l'arbre en 2016. Pour le volume total, le pourcentage d'hétérosis est de 18% dans la partie irriguée et de 48% dans la partie non irriguée. Dans une même modalité les pourcentages d'hétérosis varient d'une année à l'autre.

L'hétérosis relatif (par rapport aux parents moyens) a ensuite été calculé au niveau familial pour le volume total de 2016 pour les quatre familles hybrides dans le milieu irrigué : 104*3194, 104*3200, 106*3194 et 106*3200 (figure 5). Ce sont ces quatre familles qui sont ensuite comparés pour les mesures d'architectures et de résistances à la cavitation.

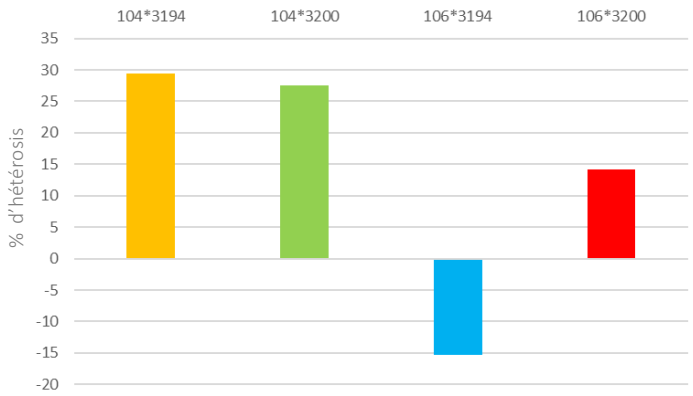


*Figure 6 : Barplot représentant le pourcentage d'hétérosis relatif par rapport aux parents moyens pour 4 familles hybrides : 104*3194, 104*3200, 106*3194 et 106*3200*

Les quatre familles hybrides ont des niveaux d'expression de l'hétérosis très contrasté. La première combinaison (104*3194) a un hétérosis élevé (+29.4%), la deuxième et la quatrième combinaison (104*3200 et 106*3200) ont des hétérosis intermédiaires (+27% et +14%). La troisième combinaison (106*3194) a un hétérosis négatif (-15.3%). Ce sont ces quatre familles au niveau d'hétérosis contrastés qui seront comparées entre elles pour toutes les analyses réalisées au niveau familial.

- Architecture :

Comme on vient de le voir, la vigueur hybride se traduit dans tous les cas par une production de biomasse plus importante chez l'hybride que chez ses « parents moyens » et même en condition non irrigué par rapport à son meilleur parent. Une des hypothèses pouvant expliquer cette plus forte production de biomasse pourrait être liée à une activité photosynthétique plus importante chez l'hybride que chez ses parents. L'activité photosynthétique est une donnée difficilement accessible mais l'activité photosynthétique est fortement dépendante de la surface foliaire (Matyssek 1987).

Dans cette étude exploratoire, nous avons souhaité utilisé une méthode rapide permettant d'avoir un proxy du LAI (indice de surface foliaire) et donc une idée approximative de l'importance de l'appareil photosynthétique dans la production de biomasse des arbres.
Un sous échantillon de 40 arbres a été étudié avec 10 mélèzes japonais, 10 mélèzes européens et 20 mélèzes hybrides.
Le mélèze européen a en moyenne 78 branches (± 11,5 branches), le mélèze hybride 75 branches (± 9,5 branches) et le mélèze japonais 81 branches (± 6 branches). La longueur de branches cumulé du mélèze européen est de 4277 cm (± 912,5 cm), la longueur cumulée du

mélèze hybride est de 4441,8 cm (± 967,5 cm) et la longueur de branche cumulée pour le mélèze japonais est de 4128,9 cm (± 629,5 cm). La densité de brachyblastes est de 0,66 brachyblaste par cm pour le mélèze européen, 0.57 brachyblaste par cm pour le mélèze hybride et 0.50 cm brachyblaste par cm pour le mélèze japonais. Le nombre de brachyblastes total estimé pour le mélèze européen est de 2728, pour le mélèze hybride de 2408 et pour le mélèze japonais de 2004. L'échantillon étudié étant petit, nous n'observons pas de différence significative ; cependant nous pouvons observer des tendances. Le mélèze hybride a tendance à avoir une longueur de cumulée de branches plus grande que les mélèzes japonais et européens et le mélèze européen a une densité de brachyblastes significativement plus importante que le mélèze du Japon. Globalement, le mélèze européen a tendance à avoir un nombre de brachyblastes estimé plus élevé que les mélèzes hybrides et japonais (Annexe 6).

Des corrélations ont ensuite été calculées entre le volume total de l'arbre (estimateur de la biomasse aérienne) et les différentes composantes de l'architecture (tableau I).

Tableau I : Tableau de corrélations entre les différentes variables d'architecture
*avec coef : le coefficient de corrélation de Pearson entre les deux variables étudiées, * : p-value = 0.05, ** : p-value = 0.01 et *** : p-value= 0.001*

	Volume total 2016	Longueur de branches total	Nombre de branches total	Densité de brachyblastes
Volume total 2016	coef			
Longueur de branches total	0.86***	coef		
Nombre de branches total	0.55***	0.79***	coef	
Densité de brachyblastes	-0.72***	-0.52***	-0.22	coef
Nombre brachyblastes estimé	0.53***	0.82***	0.81***	0.03

D'après le tableau I, le volume total est significativement corrélé positivement avec la longueur de branches totale de l'arbre (r = 0.86 p-value < 0.001). Le volume est corrélé positivement mais de façon moins importante avec le nombre de branches total (r = 0.55 p-value < 0.001) et le nombre de brachyblastes total estimé (r = 0.53 p-value < 0.001). En revanche le volume est corrélé négativement avec la densité de brachyblastes (r = -0.72 p-value < 0.001). De plus, le nombre de brachyblastes estimé est corrélé positivement avec la longueur de branches (r = 0.82 p-value < 0.001) et avec le nombre de branches (r = 0.81 p-value < 0.001). Ces corrélations indique qu'il aurait été possible d'avoir une estimation correcte du nombre de brachyblastes seulement en comptant le nombre de branches total de l'arbre.

L'hétérosis relatif aux parents moyen a ensuite été calculé pour les quatre familles hybrides (Tableau II).

Tableau II : Tableau représentant les pourcentages d'hétérosis du mélèze hybride par rapport à la moyenne de ses deux parents pour les caractères d'architecture et de volume

	Longueur de branches totale	Nombres de branches totale	Densité de brachyblastes	Nombre de brachyblastes total estimé	Volume total 2016
104*3194	27,27	-1,29	-10,72	16,82	36,63
104*3200	12,35	-10,20	-11,55	-0,79	24,10
106*3194	-31,93	-17,07	8,65	-24,81	-45,75
106*3200	12,81	6,31	-5,48	11,92	28,87

La première combinaison (104*3194), est la famille qui a l'hétérosis le plus fort pour le volume total (+ 37%.) C'est aussi la famille qui a l'hétérosis le plus fort pour la longueur totale de branches (27%) et pour le nombre total de brachyblastes estimé (17%). Les deux combinaisons aux hétérosis modérés pour le volume (104*3200 et 106*3200) ont des hétérosis modérés pour la longueur de branches totale (+12 et 13%) et le nombre de brachyblastes estimé (+12 et -0.8%). La combinaison à l'hétérosis négatif pour le volume (106*3200) a également un hétérosis négatif pour la longueur de branches (-32%) et pour le nombre de brachyblastes estimé (-25%). Pour la densité de brachyblastes on a des niveaux d'hétérosis d'ordre de grandeurs différents pour les quatre combinaisons avec les familles 104*3194, 104*3200 et 106*3200 qui ont un hétérosis négatif alors que la famille 106*3194 a un hétérosis positif (Tableau II).

- Résistance à la cavitation :

Un sous échantillon de 100 arbres a été étudié avec 7 mélèzes japonais, 7 mélèzes européen et 86 mélèzes hybrides.

Le Kmax, correspond à la conductivité native de l'arbre sans embolie (Lamy 2012). Le mélèze européen a un Kmax de 0.0003, et les mélèzes hybrides et japonais de 0.0002. Le mélèze européen a donc une conductivité native sans embolie significativement plus grande que les mélèzes hybrides et japonais.

Les mesures P12, P50 et P88 correspondent aux pressions pour lesquelles la pression du xylème correspond à 12%, 50% et 88% de la perte de conductance. P12 est un estimateur de début d'entré de l'air dans le xylème, il représente les premiers signes de cavitation détectable (Lamy 2012). Plus cette pression est forte, plus l'arbre débutera la cavitation de façon tardive, plus il sera donc résistant à la cavitation. Ici les mélèzes européens et japonais ont une pression moyenne du xylème conduisant à 12% de perte de conductance de -2.95MPa tandis que le

mélèze du japon a une pression moyenne de -3.02 MPa. Il n'y a pas de différence significative entre les trois espèces. La mesure de P50 indique la pression pour laquelle l'arbre a une perte de conductance de 50%. Plus cette pression est élevée plus l'arbre sera considéré comme résistant à la cavitation. Dans notre étude, le mélèze européen a une pression moyenne conduisant 50% de perte de conductance de -3.8 MPa, le mélèze hybride de -3.88 MPa et le mélèze japonais de -3,78 MPa. Il n'y a pas de différence significative entre les trois espèces. P88 indique la pression pour laquelle l'arbre a une perte de conductance de 88%. A cette pression l'individu est théoriquement mort (Lamy 2012) Pour le mélèze européen cette valeur est de -4,67 MPa, pour le mélèze hybride de -4,8 MPa et pour le mélèze japonais de -4,55 MPa. Il n'y a pas de différence significative entre les trois taxa. La pente de la courbe donne une indication sur la vitesse à laquelle la cavitation progresse dans la branche. Plus cette valeur sera grande, plus la vitesse de cavitation sera élevée. Ici il n'y a pas de différence significative même si le mélèze japonais a une pente de la courbe plus forte (82 % MPa^{-1}) que les mélèzes européens (66 %MPa^{-1}) et les mélèzes hybrides (65 %MPa^{-1}). Il n'y a donc pas de différences significatives entre les trois espèces pour les valeurs de vulnérabilité à la cavitation. Les trois espèces ont donc des résistances à la cavitation similaires même si une tendance se dessine pour le mélèze du Japon qui semble plus sensible.

Ces mesures de résistance à la cavitation sont ensuite comparées avec les observations de dégâts liés à la sécheresse observée dans la partie non irriguée du dispositif (descente de cime et mortalités). Au niveau individuel (ramets des mêmes clones), aucune corrélation entre les valeurs de mesures de résistance à la cavitation et les observations de pourcentage de descente de cime et les fréquences de mortalité au niveau de la partie non irriguée du dispositif (Annexe 7). Au niveau familial, même si la corrélation n'est pas significative ($r = 0.5$ p-value = 0.2) des tendances sont observables. La figure 7 représente la proportion de descente de cime visible dans la partie non irriguée en fonction des P50 mesurés dans la partie irriguée. Cette figure montre que les familles ayant les P50 les plus faibles (perte de conductivité) sont les familles qui ont la proportion de descente de cime la plus basse. Dans cette partie du graphique on retrouve les familles hybrides. Les familles les moins résistantes à la sécheresse sont les familles japonaises.

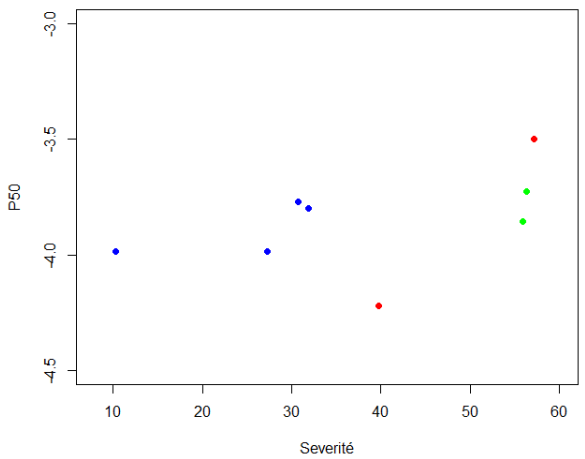


Figure 7 : Proportion de descente de cime lié à la sécheresse en fonction de la P50 avec en bleu les familles hybrides en rouges les familles européennes et en vert les familles japonaises

- Phénologie :

La troisième hypothèse permettant d'expliquer une productivité de biomasse meilleure chez l'hybride que chez ses parents pourrait être une saison de végétation plus longue. Pour cela des observations de phénologie printanière et automnale ont été réalisées afin de tester s'il existe des décalages entre les dates de début et de fin de saison de végétation entre les trois espèces.
Dans la partie irriguée 345 mélèzes européens, 319 mélèzes hybrides et 368 mélèzes japonais ont été étudié. Dans la partie non irriguée, 302 mélèzes européens, 229 mélèzes hybrides et 312 mélèzes japonais ont été étudiés.
En 2016, il y a une différence significative des saisons de végétation entre les traitements (tableau III).

Tableau III : Tableau comparant les dates de saison de végétation en jours julien entre les milieux pour l'année 2016
** : résultats significatif (p-value < 0.05)*

traitement	Non Irriguée	Irriguée
Date de débourrement 2016	85,94* (± 3,93)	85,30* (±3,76)
Date de senescence 2016	313,44* (± 12,59)	309,57* (± 8,91)
Durée de saison de végétation 2016	227,76* (± 12 ,67)	224,37* (± 9,58)

Le débourrement est plus précoce en milieu irrigué (différence d'une journée en moyenne). La senescence est plus tardive en milieu non irrigué (différence de quatre jours en moyenne). En moyenne, la saison de végétation est plus longue en milieu non irrigué de 3 jours par rapport à la partie irriguée. A l'échelle d'une saison de végétation ses résultats sont très courts. Les

différences sont certes significatives mais d'un point de vu biologique il y a peu de différences entre les durées de saisons de végétations entre les traitements.

Au niveau taxa, les différences ne sont pas plus grandes qu'entre les dispositifs (Annexe 6). En 2014, le débourrement a lieu en moyenne au jour julien 96 chez le mélèze d'Europe, 97 chez le mélèze hybride et 101 chez le mélèze du Japon. En 2014 c'est donc le mélèze européen qui débourre le plus tôt puis le mélèze hybride et enfin le mélèze du Japon. La sénescence à lieu en moyenne au jour julien 262 pour le mélèze européen et hybride et 259 pour le mélèze du Japon. Il n'y a pas de différence significative entre ces trois taxa pour la date de sénescence en 2014. Au total en 2014 la saison de végétation dure 165 jours pour les mélèzes européens et hybrides et 158 jours pour les mélèzes du Japon. Il n'y a pas de différences significatives dans la durée de saison de végétation des trois taxa en 2014.

Pour 2016, dans la partie irriguée, le débourrement commence au jour julien 86 pour le mélèze d'Europe et 85 pour les mélèzes hybrides et japonais. Il n'y a pas de différence significative entres les trois espèces pour le débourrement 2016 dans la partie irriguée du dispositif. La sénescence à lieu en moyenne au jour julien 316 chez le mélèze d'Europe, 323 pour le mélèze hybride et 325 pour le mélèze du Japon. Le mélèze d'Europe à une sénescence significativement plus précoce que le mélèze hybride et le mélèze du japon. La saison de végétation dure au totale 233 jours chez le mélèze européen, 228 jours chez le mélèze hybride et 226 jours chez le mélèze japonais. Le mélèze européen a une saison de végétation significativement plus longue que le mélèze du Japon.

Dans la partie non irriguée du dispositif, en 2016, le débourrement débute au jour julien 85 pour le mélèze européen et 86 pour les mélèzes hybrides et japonais. Il n'y a pas de différence significative entre les trois taxa pour le débourrement 2017 dans la partie non irriguée du dispositif. La sénescence débute au jour julien 318 pour le mélèze européen, 315 pour le mélèze hybride et 312 pour le mélèze du Japon. Le mélèze européen a une date de sénescence significativement plus tardive que les mélèzes hybrides et japonais. Au totale la saison de végétation du mélèze européen dure 233 jours ~~chez le mélèze européen~~, 228 jours chez les mélèzes hybrides et 226 jours chez les mélèzes japonais. La saison de végétation est donc significativement plus longue chez le mélèze européen puis ensuite le mélèze hybride et enfin le mélèze du Japon (Annexe 6).

Globalement, le mélèze européen a donc une saison de végétation légèrement plus longue que les mélèzes hybrides et japonais.

DISCUSSION

Le programme d'amélioration génétique sur le mélèze mis en place par l'unité d'Amélioration Génétique et Physiologie forestière de l'INRA Centre Val de Loire vise à la fois à l'amélioration de l'espèce pure *Larix decidua* et son amélioration par hybridation avec le mélèze du Japon *Larix kaempferi*. L'objectif est de tirer profit de la complémentarité des caractères des deux parents et éventuellement des effets d'hétérosis afin d'obtenir des variétés avec une forte croissance. Néanmoins, la sélection effectuée est multi-caractère et la sélection pour une forte croissance ne doit pas compromettre l'architecture des tiges, la qualité du bois et l'adaptation des individus (facteurs abiotiques et biotiques) au milieu de plantation.

Des études ont été menées et sont en cours sur le contrôle génétique de l'expression de l'hétérosis à partir de dispositifs multisites en forêt, âgés maintenant d'une vingtaine d'années (Pâques 2002). Ces études montrent l'influence prédominante des effets additifs dans le contrôle génétique des caractères ; les effets de dominances sont faibles et limités à quelques caractères.

Le dispositif que j'ai étudié, implanté sur la pépinière de l'INRA à Orléans, a pour vocation un suivi fin (inter- et intra-annuel) de la manière dont l'hétérosis se construit au fil des années et pendant la saison de végétation et vise à mieux comprendre les mécanismes (éco-) physiologiques responsables de l'hétérosis. En effet, de par sa proximité avec le laboratoire, ce dispositif permet une périodicité des mesures et une instrumentation du site expérimental alors que le suivi des individus est plus difficile à mettre en œuvre à distance en forêt. De plus l'installation de ce dispositif en pépinière permet un meilleur contrôle du milieu (e.g. sol, température) et de tester plus facilement le matériel végétal sous des contraintes hydriques contrastées. Ce stage porte donc sur l'étude de l'hétérosis dans sa phase juvénile d'expression (5 premières années) et plus particulièrement, nous voulons étudier l'expression de l'hétérosis dans des milieux contrastés et explorer les rôles respectifs de la phénologie, de la résistance à la cavitation et de l'architecture dans l'expression de l'hétérosis chez le mélèze hybride.

En condition non limitantes (milieu irrigué), l'hybride manifeste une croissance apicale et radiale intermédiaire à celle de ses parents avec un hétérosis « parent moyen » positif. Le mélèze japonais a en moyenne la plus forte croissance. Cependant, il y a des hétérogénéités entre les familles hybrides avec certaines familles qui ont un hétérosis (104*3194) fort tandis que d'autres peuvent avoir un hétérosis négatif (106*3194)

La croissance d'un arbre est conditionnée par plusieurs facteurs. Je me suis intéressée dans un premier temps à l'activité photosynthétique de celui-ci (Linderholm et al. 2006).
Une série d'études réalisées sur les trois espèces de mélèze par Matyssek *et al*. s'intéresse au rôle de l'appareil photosynthétique dans l'expression de l'hétérosis chez le mélèze. Dans un premier temps les chercheurs montrent que les échanges de gaz au niveau des aiguilles ne jouent pas de rôle important dans la différence de production de biomasse entre les trois espèces (Matyssek *et al* 1987 a.). Dans une seconde étude Matyssek *et al*. (1987 b.) montrent que l'architecture des arbres a un rôle majeur. En effet, ils montrent que le mélèze hybride combine la plus forte longueur des branches du mélèze japonais et la plus forte densité d'aiguilles du mélèze d'Europe lui permettant ainsi d'augmenter sa production de biomasse.

Dans notre étude, nous avons montré que le mélèze hybride a la plus grande longueur cumulée de branches mais une densité de brachyblastes intermédiaire. Le volume des tiges est bien corrélé avec le nombre total de brachyblastes et la longueur cumulée de branches mais pas avec la densité de brachyblastes. Donc plus l'arbre aura de longue branches et plus la longueur cumulée sera élevée, plus l'arbre aura un volume important. Au niveau familial il y a une hétérogénéité entre les familles. Des familles ont des hétérosis fort (104*3194) tandis que d'autres ont des hétérosis faibles (106*3194). En vue d'une sélection de variétés hybrides, cette hétérogénéité montre qu'il est nécessaire d'étendre cette étude à toutes les familles du dispositif afin d'étudier le comportement de chacune des familles hybrides face aux familles japonaises et européennes. De plus, pour cette étude nous nous sommes limités aux mesures sur branches primaires et à une estimation du nombre total de brachyblastes, comme proxy de l'index de surface foliaire (LAI). Or il serait intéressant de poursuivre cette étude par une analyse complète de l'architecture en particulier de l'arbre en mesurant plus finement l'architecture par des mesures au niveau des aiguilles (nombre, longueur, masse sèche) et l'établissement de relations d'allométrie.

Dans un second temps, je me suis intéressé au rôle que pourrait avoir la phénologie du débourrement et la de sénescence dans l'expression de l'hétérosis. En effet notre hypothèse est qu'une saison de végétation plus longue permettrait a priori une production de biomasse plus importante, ce qui pourrait expliquer la meilleure production de biomasse du mélèze hybride par rapport « au parent moyen ». Une étude sur des semis de mélèze (Pâques 2009), montre cependant que ce n'est pas nécessairement le cas : en effet dans cette étude, l'hybride a une

saison de végétation plus courte que le mélèze européen (avec la plus longue saison de végétation) mais l'hybride est caractérisé par un meilleur rythme de croissance et une croissance plus forte. Dans notre étude, il y a peu de différences entre les trois espèces mais le mélèze européen a une saison de végétation légèrement plus longue que le mélèze japonais et le mélèze hybride. Cependant, l'observation de la phénologie reste délicate : (l'échelle de notation utilisée (BBCH) est une échelle subjective, qui dépend donc de l'appréciation de l'opérateur. Dans un dispositif tel que celui-ci où les arbres de chaque espèce en bandes il est assez difficile de passer d'une espèce a l'autre. De plus la luminosité d'une journée à une autre est différente et rend l'appréciation de la mesure difficile. La durée de saison de végétation n'ayant que peu d'impact sur la croissance du mélèze, il serait intéressant d'étudier les rythmes de croissance des trois espèces à l'aide de dendromètres automatiques par exemple. 120 dendromètres automatiques ont été installés depuis deux ans à cette fin.

Enfin, la mise en évidence d'un hétérosis plus fort (en valeurs relatives et absolues) en condition limitante (parcelle non irriguée) nous suggère que le comportement des trois espèces vis-à-vis des disponibilité en eau, et en particulier de leur comportement à la sécheresse est très différent. En effet, en milieu non irrigué, le mélèze japonais est fortement touché par la sécheresse. La sécheresse induit de la mortalité et des descentes de cimes qui impactent la croissance du mélèze japonais. Le mélèze hybride étant peu touché par la sécheresse aura donc une croissance meilleure que le mélèze japonais en condition hydrique stressante. L'eau est donc un élément très important à la croissance du mélèze. Un excès ou une carence en eau sera néfaste pour la croissance du mélèze (Masson 2005). Une meilleure résistance à la cavitation pourrait donc expliquer la plus forte croissance du mélèze hybride et donc une production de biomasse plus importante. La résistance à la cavitation est directement corrélée avec la survie des arbres en condition hydrique limitante (Lopez 2016). Le dispositif que nous étudions permet de mettre directement en relation la résistance à la cavitation des arbres (ramets) plantés dans la partie irriguée du dispositif aux impacts de la sécheresse (survie, descente de cime) sur les ramets dans la partie non irriguée du dispositif. Nos résultats montrent des tendances. Le mélèze hybride a en moyenne tendance à être plus résistant à la cavitation que les mélèzes européens et japonais. Une corrélation semble se dessiner au niveau familial (mais celle-ci n'est pas significative) mais pas au niveau individuel (ramets). Le mélèze hybride semble donc mieux adapté que les mélèzes européens et japonais à la sécheresse. Cette étude devrait être poursuivie en augmentant le nombre d'arbres (en particulier de mélèzes japonais et européens) et le nombre de branches par individu.

En milieu non irrigué, c'est le mélèze hybride qui a la meilleure croissance (en valeur relative et absolue) que les mélèzes japonais et européen qui ont des croissances similaires.
En milieu agricole, il est montré que l'expression de l'hétérosis est plus exprimée en condition optimale pour la plante qu'en milieu stressant (Mindaye 2016). Sur ce dispositif, nous avons montré que l'hétérosis est plus exprimée en condition stressante qu'en condition non stressante. Cette surexpression de l'hétérosis en condition stressante peut être liée au fait que les individus hybrides sont plus hétérozygotes que les individus parents. Cette hétérozygotie permettrait à l'hybride une complémentarité de caractères lui permettant de mieux tamponner les effets du milieu (Nanson 2004
En conclusion, en condition hydrique non limitante, c'est le mélèze japonais qui a une meilleure croissance tandis que le mélèze hybride a une croissance supérieure à la moyenne de ses parents. En condition stressante le mélèze hybride a de meilleures performances que ses parents. En particulier, sa survie y est meilleur et il ne subit pas comme le mélèze du Japon une perte de croissance liée aux descente de cime. Le mélèze hybride combine la longueur cumulée de branches importante du mélèze japonais et la densité d'aiguilles importante du mélèze européen lui permettant ainsi une production de biomasse plus importante. Aucune différence dans les durées de saison de végétation n'a été mise en évidence ici. Le mélèze hybride semble en moyenne plus résistant à la sécheresse que les mélèzes japonais et européen.
Pour les sylviculteurs, le mélèze hybride semble donc être un bon compromis pouvant être utilisé dans des milieux contrastés à l'échelle du pays, même si ponctuellement les espèces pures peuvent être mieux adaptées (mélèze du Japon en conditions non limitante pour l'eau).

REMERCIEMENT

Je remercie tout d'abord Luc Pâques pour m'avoir proposé une thématique de stage, et pour m'avoir permis de m'intégrer au monde de la recherche. Son encadrement, ses explications, corrections et conseils m'ont permis d'améliorer mon rapport jusqu'au bout.

Merci à toute l'équipe de chercheurs et ingénieurs de l'équipe AGPF de l'INRA d'Orléans pour leur accueil et les réponses apportées à mes questions et toutes leurs recommandations.

Enfin je remercie mes collègues de bureau stagiaire présents tout au long de ma période de stage pour la bonne ambiance qui a fait passer ce stage dans les meilleures conditions.

REFRENCES

Bao, J. Serial analysis of gene expression study of a hybrid rice strain (LYP9) and its Parental cultivars. Plant Physiology 138, no. 3 (2005) : 1216-31

Birchler, J.A., Auger D.L., Riddle, N.C. In search of the molecular basis of heterosis. The Plant Cell 15, no. 10 (2003) : 2236-2239

Cazaux, J.P., Chevalier, R., Gilbert, J.M., Ginisty, C. Hybrid larch trees in plantations: preliminary results from 17 sites in France. Information techniques du CEMAGREF, no. 91, note 5 (1993)

Cerna, F.J., Cianzio, S.R., Rafalski, A., Tingey, S., Dyer, D. Relationship between seed yield heterosis and molecular marker heterozygosity in soybean. Theoretical and Applied Genetics 95, no. 3 (1997) : 460-467

Dungey, H.S. Pine hybrids – a review of their use performance and genetics. Forest Ecology and Management 148, (2001) : 243-258

Guo, M., Rupe, M.A., Xiaofeng, Y., Crasta, O., Zinselmeier, C., Smith, O.S., Bowen, B. Genome-wide transcript analysis of maize hybrids : Allelic additive gene expression and yield heterosis. Theoretical and Applied Genetics 113, no. 5 (2006) :831-45

Harfouche, A., Kremer, A. Provenance hybridization in a diallel mating scheme of maritime pine (Pinus Pinaster). I. Means and variance compoments. Canadian Journal of Forest Research 30, no. 1 (2000) : 1-9

Hochholdinger, F., Hoecker, N. Towards the molecular basis of heterosis » Trends in Plant *Science* 12, no. 9 (2007) : 427-32

Lamy, J.B. Résistance à la cavitation : des mécanismes physiologiques à la génétique évolutive : de la bulle aux gènes. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux (2012)

Li, A., Fang, M-D., Song, W-Q., Chen, C-B., Qi, L-W., Wang, C-G. Gene expression profiles of two intraspecific *Larix* lines and their reciprocal hybrids. Molecular Biologie Reports 39 no. 4 (2012) : 3773-3784

Li, B., Wu, R. Heterosis and genotype x environment interaction of juvenile aspens in two contrasting sites. Canadian Journal of Forest Research 27, no. 10 (1997) :1525-1537

Linderholm, H-W. Growing season changes in the last century. Agricultural and Forest Meteorology, 137, (2006) 10-1016

Masson, G. Autécologie des essences forestières. Lavoisier (2005)

Matyssek, R., Schulze, E.-D. Heterosis in hybrid larch (*Larix decidua* x *letolepsis*) I. The role of leaf characteristics. » Trees (1987) : 219-224

Matyssek, R., Schulze, E.-D. Heterosis in hybrid larch (*Larix decidua* x *letolepsis*) II. Growth characteristics. Trees (1987) : 225-231

Mindaye, T-T., Mace, E., Godwin, I., Jordan, D. Heterosis in locally adapted sorghum genotypes and potential of hybrids for increased productivity in contrasting environments in Ethiopia. The Crop Journal (2016) : 479-489

Nanson, A. Génétique et amélioration des arbres forestiers. Presses Agronomiques de Gembloux (2004)

Pâques, L.E. Roles of European and Japanese larch in the genetic control of growth, architecture and wood quality traits in interspecific hybrids (*Larix × eurolepis Henry*) *EDP Sciences* (2002) : 10.1051

Pâques, L.E. Growth rhythm parameters as components of hybrid vigour in young seedling of hybrid larch (*Larix decidua* x *Larix kaempferi*). Silvae Genetica 58 (2009) 1-2

Pâques, L.E. Forest Tree Breeding in Europe Current State-of-the-Art and Perspectives. Springer (2013)

Pauwels, D. Tarifs de cubage pour les petits bois de mélèze (*Larix sp*.) en Ardenne. Les cahiers forestiers de gembloux 23 (1999)

Riou-Nivert, P. Les guides du sylviculteur : Le Mélèze. Institut pour le développement Forestier

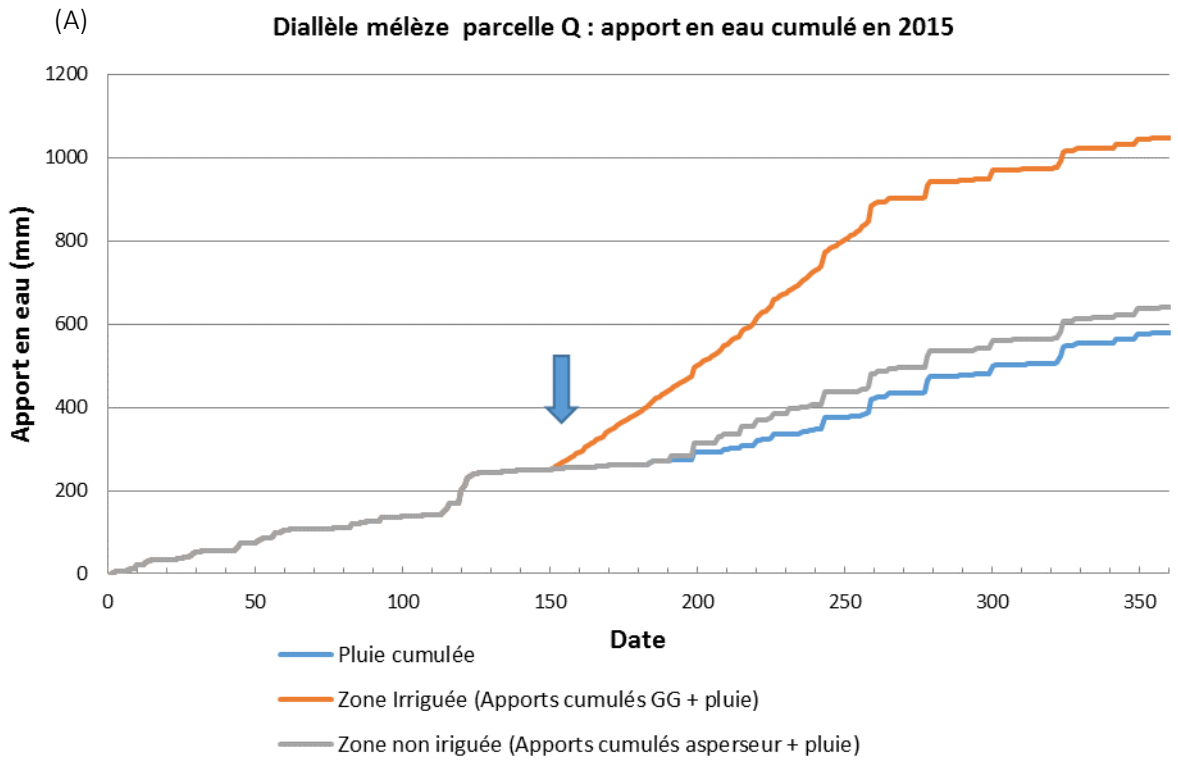
Roussel, L. Photosynthèse et croissances des arbres et des peuplements forestiers. Bois et forêt des tropiques, no. 169 (1976)

ANNEXES

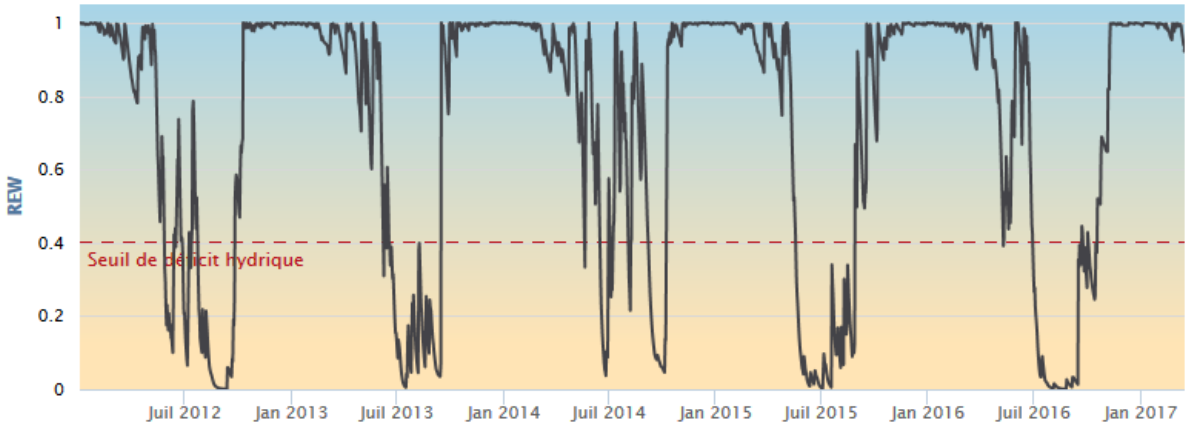
Annexe 1: *Extrait du plan de croisement diallèle inter et intra-spécifique (les nombres représentent le nombre d'individus par famille)*

père	mère	106	109	166	214	221	222	242	284	3190	3193	3194	3200	3203	3217	(vide)	Total général
104		12	12		11	12			12	12	11	12	12				106
106			11	9		9	11	12	8	12	10	12	11				105
109							1										1
221												10	9				19
222												9	12				21
3179												12	12				24
3180										1	3	11	9				24
3183												12	10				22
3194														12	13		25
3200														10	12		22
(vide)																	
Total général		**12**	**23**	**9**	**11**	**21**	**12**	**12**	**20**	**25**	**24**	**78**	**75**	**22**	**25**		**369**

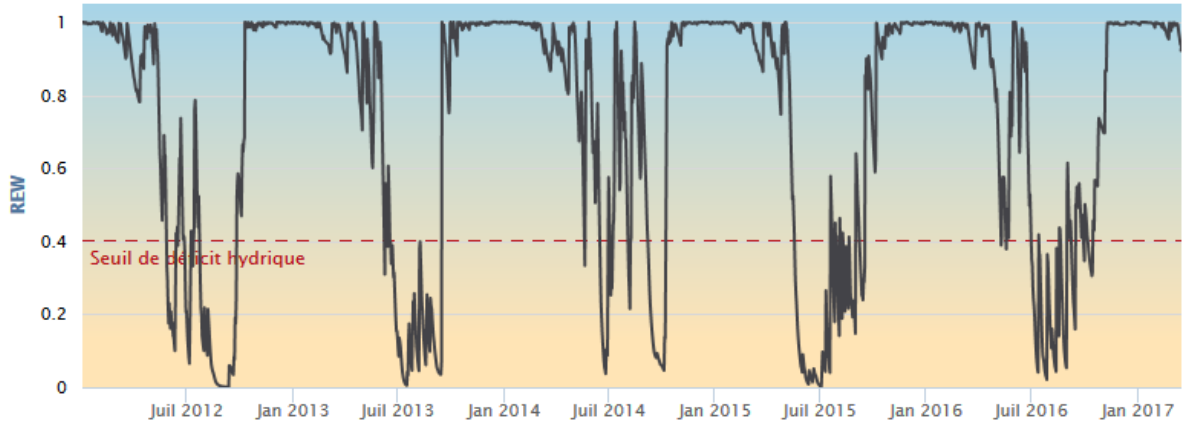
Annexe 2: *Graphique représentant les apports en eaux sur le dispositif en 2015 montrant la distinction entre le milieu irrigué et non irrigué (A), les déficits en eau sur le site de l'INRA d'Orléans (B), les déficits en eau réel sur le dispositif dans la partie non irriguée (C) et les déficits en eau dans la partie irriguée du dispositif (D) pour les années 2013, 2014, 2015 et 2016*



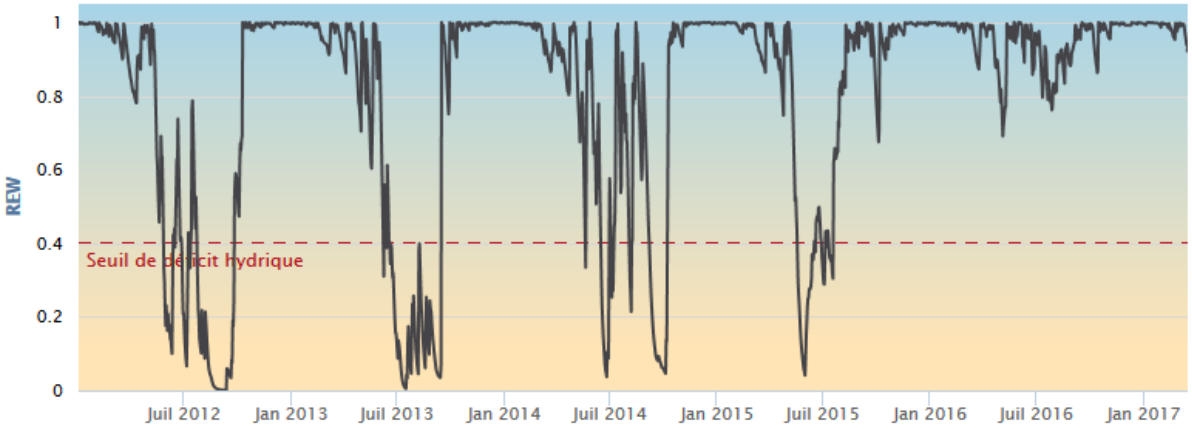
(B)


REW
1
0.8
0.6
0.4
0.2
0
Seuil de déficit hydrique
Juil 2012
Jan 2013
Juil 2013
Jan 2014
Juil 2014
Jan 2015
Juil 2015
Jan 2016
Juil 2016
Jan 2017

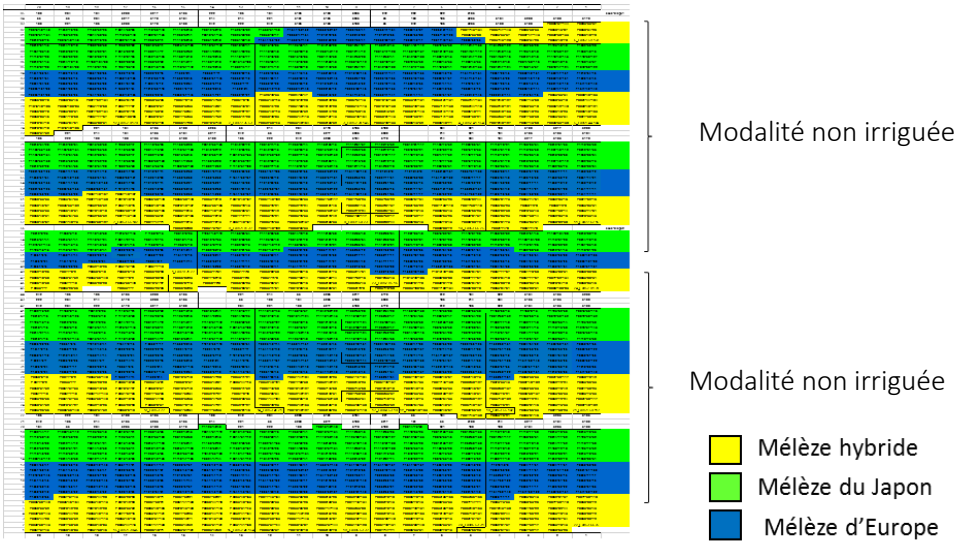
(C)


REW
1
0.8
0.6
0.4
0.2
0
Seuil de déficit hydrique
Juil 2012
Jan 2013
Juil 2013
Jan 2014
Juil 2014
Jan 2015
Juil 2015
Jan 2016
Juil 2016
Jan 2017

(D)


REW
1
0.8
0.6
0.4
0.2
0
Seuil de déficit hydrique
Juil 2012
Jan 2013
Juil 2013
Jan 2014
Juil 2014
Jan 2015
Juil 2015
Jan 2016
Juil 2016
Jan 2017

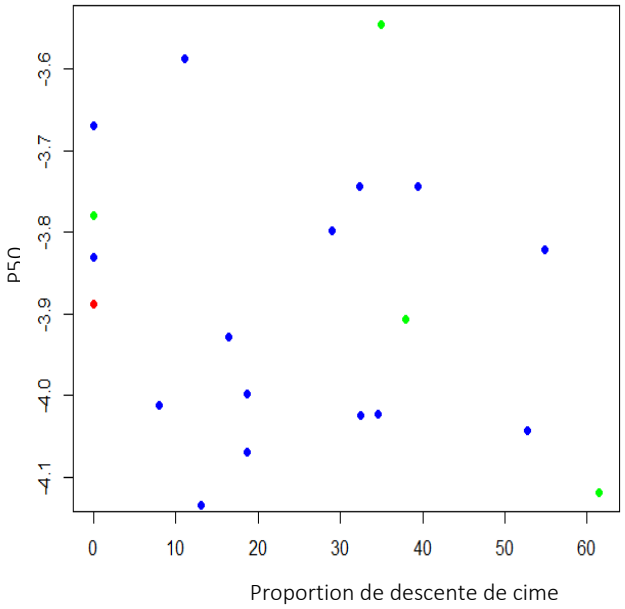
Annexe 3 : Plan du dispositif situé en pépinière de l'INRA Centre Val de Loire montrant la disposition des espèces en bande et la séparation des deux modalités (irriguée et non irriguée)



Annexe 4 : Ruban indiquant les différentes dates de passage pour les mesures de débourrement 2017

Annexe 5 : Illustration des brachyblastes de mélèze

Annexe 6 : Tableau des moyennes ajustées de croissance, architecture, résistance à la cavitation et phénologie des années 2013 à 2016 (: P-value <0.05)*

			Non Irriguée									Irriguée								
			Moyenne			Ecart-type			Coefficient de variation			Moyenne			Ecart-type			coefficient de variation		
			EL	HL	JL	EL	HL	JL	EL	HL	JL	EL	HL	JL	EL	HL	JL	EL	HL	JL
	Effectif	Unitée	**189**	**227**	**189**							**284**	**317**	**289**						
Croissance	Hauteur en 2013	cm	88,9*	109,2	109,6	24,4	29,1	24,9	27.7	25.4	21.2	90,9*	106,1	104,7	26,9	32,0	26,2	23.9	28.2	22.5
	Hauteur en 2014	cm	161,8*	216,8	217,8	40,6	48,8	36,2	25.1	20.1	15.7	162,9*	198,3	199,9	42,0	49,1	44,5	19.5	20.7	17.3
	Hauteur en 2015	cm	191,9*	247,02	246,4	45,6	55,3	42,4	23.7	19.2	16.2	228,56*	284,3*	291,3*	72,8	89,8	72,2	25.5	27.6	19.2
	Hauteur vivante 2015	cm	183,4	226,3*	188,6	54,8	72,2	78,8	29.9	24.4	28.1	227,6*	283,0*	291,3*	73,0	91,1	73,3	25.7	27.7	19.2
	Hauteur en 2016	cm	256,9	310,8*	261,4	74,1	100,6	108,4	28.9	25.3	28.4	330,3*	403,9	405,7	90,1	109,5	84,4	21.1	22.4	15.4
	Diamètre en 2014	mm	86,2*	144,6*	157,8*	36,5	51,7	47,4	36.7	35.6	30.6	85,6*	124,7*	139,5*	36,9	47,1	45,7	41.2	37.0	31.4
	Diamètre en 2015	mm	135,3*	219,4*	236,1*	58,4	79,0	67,5	37.3	33.5	26.2	165,4*	234,3*	267,9*	77,1	100,5	88,6	37.8	39.2	29.2
	Diamètre en 2016	mm	256,1*	358,7	332,9	101,1	135,8	167,0	39.5	31.8	28.4	303,8*	399,4*	448,1*	118,8	144,6	133,7	29.0	31.6	24.90
	Pousse de 2014	cm	73,2*	108,2	109,2	32,6	34,5	20,4	37.7	28.3	16.8	72,4*	92,5	96,1	30,4	33,9	29,9	32.6	32.4	26.3
	Pousse de 2015	cm	31,7	32,6	29,5	20,7	17,5	22,3	63.2	49.9	61.7	68,5*	88,2*	93,6*	46,3	55,8	46,0	58.1	60.8	41.5
	Pousse de 2016	cm	73,1	83,5*	73,2	26,5	37,0	38,2	32.0	38.2	44.7	105,5*	121,2	115,7	30,8	37,2	27,8	24.4	27.4	19.9
	Accroissement en diamètre de 2015	mm	57,2*	78,0	83,9	31,7	37,3	34,8	54.9	45.0	38.9	88,3*	115,5*	129,1*	48,4	60,1	54,0	63.7	65.0	41.5
	Accroissement en diamètre de 2016	mm	124,3	146,8*	129,4	48,0	62,3	109,7	36.1	40.1	84.7	146,5*	168,2*	186,6*	42,7	52,1	48,8	24.5	27.0	24.2
	coefficient h/d		117,3*	98,6*	106,9	58,1	41,9	72,3	17.1	18.2	23.8	115,4*	108,8*	96,4*	37,1	28,1	24,9	14.7	16.3	16.2
	Volume total de 2016	dm 3	27*	35*	46*	20,0	30,0	30,0	51.7	50.7	54.9	43*	71*	78*	30,0	40,0	30,0	47.5	49.4	36.4
Architecture	Effectif											**10**	**20**	**10**						
	Nombre de branches totale											78,1	74,55	81,2	23,07	19,31	12,57	29.5	25.9	15.4
	Longueur de branches cumulée	cm										4277,7	4441,8	4128,9	1825,9	1935,4	1259,7	43.5	43.5	30.5
	Densité de brachyblastes	brachy blastes par cm										0,68*	0,6	0,5	0,1	0,1	0,1	21.0	21.7	21.7
	Nombre de brachyblastes estimé											2728,6	2408,7	2003,7	988,0	944,6	539,0	36.2	39.2	26.9
Résistance à la cavitation	Effectif											**7**	**86**	**7**						
	P 12	MPa										-2,95	-2,95	-3,02	0,8	0,6	0,5	-25.45	-20.06	-15.90
	P 50	MPa										-3,8	-3,88	-3,78	0,5	0,3	0,2	-13.39	-9.03	-5.15
	P88	MPa										-4,67	-4,8	-4,55	0,5	0,5	0,5	-10.10	-10.75	-10.55
	Slope	%MPa-1										66,32	65,48	82,29	24,1	28,2	37,9	36.30	43.11	46.11
	Kmax											0,0003*	0,0002*	0,0002	0,0001	0,0001	0,0001	28.70	35.09	40.20
	%de descente de cime	%	62,55	30,44*	56,32	39,685	23,476	32,165	10,1	12,3	11,5									
Phénologie	Effectif		**302**	**229**	**312**							**345**	**319**	**368**						
	Date de débourrement 2014	Jours julien	98,8*	98,1*	102,6*	7,6	6,7	8,0	7.4	6.9	7.8	96,2*	97,3*	101,8*	7,0	7,1	8,2	7.3	7.2	7.8
	Date de sénéscence 2014	Jours julien	261,4	261	259,8	13,3	12,9	13,9	4.8	4.8	5.5	261,8	262,1	259	12,6	12,0	20,3	4.8	4.6	5.7
	Durée de saison de végétation 2014	Jours	165,7	163,7	157,6	22,1	15,3	22,5	8.8	9.1	10.5	165,5	164,5	158,8	13,4	14,9	16,8	8.1	9.1	10.7
	Date de débourrement 2016	Jours julien	85,4*	86,3	86,1	3,8	3,5	3,9	4.3	4.0	4.4	85,7	85,3	84,9	3,4	4,1	4,3	3.9	4.7	5.1
	Date de sénéscence 2016	Jours julien	318,4*	314,7*	311,8	7,3	9,2	9,2	2.3	2.8	3.0	316,4*	223,5	224,9	10,1	14,6	12,0	3.2	4.7	3.7
	Durée de saison de végétation 2016	Jours	232,9*	228,4*	225,9*	8,5	9,7	9,4	3.7	4.1	4.3	232,93*	228,4*	225,8	10,3	14,4	12,3	4.5	6.4	5.3

Annexe 7: Proportion de descente de cime liée à la sécheresse en fonction de la Pression du xylème induisant 50% de pertes de conductivité (P50) au niveau individuel (en bleu les familles hybrides en rouges les familles européennes et en vert les familles japonaises)