

Estimation des valeurs génétiques de la croissance et de la surface spécifique foliaire de *Eucalyptus urophylla* (S.T. Blake) × *Eucalyptus grandis* (Hill ex Maid.) et leurs corrélations

MAKOUANZI EKOMONO Chrissy Garel^{1,2*}, MAYINGUIDI Ulrich Crisley³

¹Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et de Foresterie, Université Marien NGOUABI, Brazzaville, République du Congo

²Institut National de Recherche Forestière (IRF), Brazzaville, République du Congo

³Centre de Recherche sur la Durabilité et la Productivité des Plantations Industrielles (CRDPI), Pointe-Noire, République du Congo

* Auteur correspondant : Tel : +242 069154009 ; Email : garelmak@yahoo.fr

Mots clés : Valeur génétique, BLUP, Corrélations, Composante de la variance, Eucalyptus.

Keys words: Breeding value, BLUP, Correlations, Variance component, Eucalyptus.

Publication date 30/09/2019, <http://www.m.ewea.org/JAPS>

1 RESUME

L'estimation des valeurs génétiques de la croissance et de la surface spécifique foliaire de l'hybride *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis* et leurs corrélations ont été étudiées en utilisant un test de descendance de 69 familles de pleins frères avec trois copies végétatives de chacun des individus, générant 1415 clones. La valeur génétique des géniteurs mâles et femelles, des familles et des clones a été estimée entre 8 et 32 mois par la meilleure prédiction linéaire non biaisée (BLUP). Les résultats montrent des corrélations fortes des valeurs génétiques entre les différents âges, suggérant une sélection précoce pour les caractères de croissance. La liaison génétique entre la surface spécifique foliaire et la croissance est négative, et pourrait s'expliquer par une compétition de plus en plus importante qui s'installe entre génotypes en raison de la croissance rapide des arbres.

ABSTRACT

In the aim to evaluate the magnitude and trend of growth and specific leaf area breeding value according to genotypical structure (half-sib family, full sib family and clone) of *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis*, a clonally replicated progeny test of 69 full-sibs and 1415 clones were used. The breeding value of male and female parents (representing the half-sibs families), full-sibs families and clones was estimated between 8 and 32 months by using the best unbiased linear prediction (BLUP). The results show strong age-age correlations of breeding values, suggesting early selection for growth traits. The genetic correlation between specific leaf area and growth is negative, and could be explained by increasing competition between genotypes due to rapid tree growth.

2 INTRODUCTION

La valeur phénotypique d'un individu est déterminée par des effets génétiques et des effets de milieu. Ainsi les premiers travaux de

génétique quantitative ont été formulés en termes de variation de caractère. L'idée de base est la partition de cette variation en

composantes attribuables chacune à une cause différente (Fisher, 1918). L'importance des composantes de la variance génétique dans la variation des caractères quantitatifs chez les arbres forestier a été abondamment étudiée (Matheson et Lindgren 1985 ; Mäki-Tanila et Kennedy 1986 ; Stocnecypher et Mc Cullough, 1986 ; Van der Werf et de Boer 1989 ; Lynch et Walsh, 1998 ; Lu *et al.*, 1999 ; Barton et Keighjtle, 2002 ; Makouanzi *et al.*, 2014 ; Bouvet *et al.*, 2015). La part de variabilité d'origine génétique peut elle-même être décomposée en une part due aux effets additifs individuels de chaque gène, dite valeur génétique additive, et une composante liée aux interactions entre gènes au même locus, appelé dominance et entre locus, nommé épistasie. Seule la valeur génétique additive se transmet d'une génération à l'autre, tandis que les interactions sont recrées aléatoirement à chaque génération. Dans un programme de sélection récurrente et réciproque, comme celui mis en œuvre au Congo sur les eucalyptus, les recombinaisons intra-populations ont pour but d'augmenter la valeur génétique additive, en retenant comme reproducteurs à chaque génération les individus à valeur génétique additive la plus élevée. Toutefois, la valeur génétique additive n'est pas une donnée observable. L'évaluation génétique a pour objectif d'estimer au mieux la valeur génétique des individus reproducteurs potentiels. Elle est donc un outil primordial d'aide à la sélection puisqu'elle fournit en pratique le critère optimal pour réaliser le choix des géniteurs (White et

Hodge, 1989 ; Borralho, 1995 ; Araújo *et al.*, 1996 ; Durel *et al.*, 1998 ; Dutkowski *et al.*, 2002 ; Xiang et Li, 2003 ; Ramalho *et al.*, 2013 ; Apiolaza, 2014). Elle permet aussi de mesurer a posteriori l'efficacité des programmes de sélection (Boichard *et al.*, 1992). La valeur génétique peut être estimée à partir d'une prédiction non biaisée (Henderson, 1975 ; Goffinet, 1983 ; Robinson, 1991 ; Zhang *et al.*, 2011) appelée BLUP (Best Linear unbiased Prediction). L'un des challenges en amélioration des arbres forestiers est la sélection précoce des génotypes, pour améliorer le gain génétique par unité de temps. Le programme d'amélioration des eucalyptus au Congo vise premièrement l'amélioration de la croissance des arbres pour avoir un plus grand rendement de biomasse ligno-cellulosique (Vigneron, 1991). L'enjeu est de mettre régulièrement à la disposition des utilisateurs du matériel de plus en plus productifs. En plus de la croissance, un trait fonctionnel : la surface spécifique foliaire (SLA : specific leaf area), intervenant dans la valeur adaptative et étroitement lié à la croissance est considéré dans cette étude. Cet article vise d'une part à déterminer l'importance et l'évolution des composantes de la variance phénotypique, et d'autre part à évaluer l'importance et l'évolution des blups suivant la structure génotypique de l'hybride *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis* (familles et demi-frères, familles de pleins-frères et clones) pour les caractères de croissance et la surface spécifique foliaire.

3 MATERIEL ET METHODES

3.1 Matériel végétal et dispositif expérimental : L'étude s'est effectuée dans le massif forestier d'eucalyptus de Pointe-Noire en République du Congo, situé à 4° de latitude Sud et 12° de longitude Est. L'ensemble des mesures de terrain a été réalisé à la station de KISSOKO (11°59'21"E 4°45'51"S) situé à environ 20 km au nord-est de Pointe-Noire. Le matériel végétal utilisé provient des familles élites de pleins-frères de l'hybride *E. urophylla* × *E. grandis*, obtenues par pollinisation contrôlée entre 13 géniteurs *E.*

urophylla, utilisés comme femelle et 11 géniteurs *E. grandis*, utilisés comme mâle (tableau 1). La sélection de ces géniteurs a été faite par « backward selection » sur la valeur en croisement hybride. Les descendants obtenus après hybridation ont été répliqués par multiplication végétative, puis un test de descendance de 69 familles de pleins frères (tableau 1) avec trois copies végétatives de chacun des individus a été installé. Ce test est un dispositif en bloc complètement randomisé. Le nombre de répétitions est égal à 3. L'unité expérimentale est

une parcelle de 5 x 5 plants. Chaque placeau correspond à une famille de pleins frères. La surface de l'essai est de 7,3 hectares. L'écartement de

plantation est de 4m x 3m, soit une densité de plantation de 833 tiges à l'hectare.

Tableau 1 : Plan de croisement et nombre de clones par famille pour chaque croisement.

		Mâle (<i>Eucalyptus grandis</i>)										Total	
		9-101	9-111	9-113	9-115	9-118	9-131	9-15	9-159	9-21	9-29		9-66
Femelle (<i>Eucalyptus urophylla</i>)	14-109		25		25			25	25	25	24	25	174
	14-142				25			25		24	13	25	112
	14-144		25		24	13	10		10	25	25	14	146
	14-230		23		25			18	9	25	20	25	145
	14-233				9					14			23
	14-242		20		4					22	10	25	81
	14-289		25		24			5		25		25	104
	14-33									23	24	8	55
	14-63		24	4	25	10		25		15		26	129
	14-73	4	23							23		25	75
	14-74		25		25	24						28	102
	14-76		25			25		24	10	25	25	25	159
	14-82		25		10					25	25	25	110
	Total	4	240	4	196	72	10	122	54	271	166	276	1415

3.2 Variables étudiées : Pour mesurer la croissance, deux variables ont été considérées : la hauteur totale (HT) des arbres et la circonférence (C) à 1,30 mètre du sol. La hauteur totale a été mesurée à 8, 18, 25 et 32 mois alors que la circonférence à 1,30 mètre a été prise à 18, 25 et 32 mois. La surface spécifique foliaire (SLA) a été déterminée en considérant l'ensemble des arbres de l'essai. Sur chaque individu, 10 feuilles du houppier supérieur situées sur un axe secondaire et 10 autres feuilles du houppier inférieur situées sur un axe tertiaire ont été récoltées. La récolte s'est effectuée dans tous les azimuts de l'arbre pour prendre en compte des éventuelles différences d'ensoleillement.

Les feuilles choisies sont des feuilles adultes, ni juvéniles ni sénescentes avec une expansion du limbe terminée, indemnes de toute attaque de pathogènes. Les échantillons de feuilles ont été transportés au laboratoire où ils ont été scannés, permettant ainsi l'obtention des images numériques. Le logiciel Matlab8 a permis de réaliser le traitement d'images, et la mesure de la surface foliaire de chaque image numérique. Suite à la numérisation des feuilles, un séchage à l'étude a été effectué pendant 72h à 65°C. Les échantillons ont été ensuite pesés à l'aide d'une balance de précision (au 10000^{ème} de grammes). La surface spécifique foliaire a été calculée par la formule suivante :

$$SLA = \frac{\sum_i^n S_i}{\sum_i^n M_i} (m^2/Kg)$$

Si désigne la surface d'une feuille, Mi la masse d'une feuille et n le nombre de feuilles. La surface unitaire des feuilles a été calculée par la formule suivante :

$$Suf = \frac{\sum_i^n S_i}{n} (cm^2)$$

3

3.3 Analyse statistique des données : Le modèle linéaire mixte utilisé est le suivant :

$$y = \mu 1_n + X_B + Z_{col(B)}^{col(B)} + Z_r^r + Z_M^M + Z_{F^F}^F + Z_{MF}^{MF} + Z_C^C + Z_{plot}^{plot} + \varepsilon$$

Où y est le vecteur de mesures relatif à chaque individu ; X et Z sont les matrices d'incidence liées respectivement à l'effet fixe et aux effets aléatoires ; B est le vecteur de l'effet fixe du bloc ; $\text{col}(B)$ est le vecteur des effets aléatoires des colonnes dans les blocs, $\text{col}(B) \sim N(0, \sigma^2_{\text{col}(B)}\text{Id})$; σ^2 désigne la variance ; Id désigne une modélisation par la matrice identité ; r est le vecteur des effets aléatoires liés aux lignes, $r \sim N(0, \sigma^2_r\text{Id})$; M est le vecteur des effets aléatoires liés aux mâles, $M \sim N(0, \sigma^2_M\text{Id})$; F est le vecteur des effets aléatoires liés aux femelles, $F \sim$

$N(0, \sigma^2_F\text{Id})$; MF est le vecteur des effets aléatoires d'interaction entre mâles et femelles, $MF \sim N(0, \sigma^2_{MF}\text{Id})$; C est le vecteur des effets aléatoires des clones, $C \sim N(0, \sigma^2_C\text{Id})$; plot est le vecteur des effets aléatoires liés aux parcelles, $\text{plot} \sim N(0, \sigma^2_{\text{plot}}\text{Id})$; ε est le vecteur de l'erreur résiduelle, $\varepsilon \sim N(0, \sigma^2_\varepsilon\text{Id})$. Les BLUPs générés par l'analyse de variance sont les équivalents des solutions des équations du modèle mixte :

$$\begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}Z \\ Z'R^{-1}X & Z'R^{-1}Z + G^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{\mu} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}y \\ Z'R^{-1}y \end{bmatrix}$$

Cette relation a été démontrée par Henderson (1975), et est largement utilisée en amélioration des plantes et des animaux (Gilmour *et al.*, 2006 ;

Piepho *et al.*, 2008). Les coefficients de corrélation de Pearson entre les BLUPs ont été obtenus en appliquant la formule classique suivante :

$$r(x, y) = \frac{\text{cov}(x, y)}{\sigma_x \sigma_y}$$

$\text{cov}(x, y)$ désigne la covariance entre x et y , les caractères à corrélés ; $\sigma_x \sigma_y$ désigne le produit des écarts-types des variables x et y . Les analyses

statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel ASreml version 3, implémenté dans le logiciel R-Studio version 3.3.2.

4 RESULTATS

4.1 Description de la variabilité : La hauteur et la circonférence moyenne des arbres augmente, naturellement, entre 8 et 32 mois (tableau 2). La surface spécifique foliaire baisse avec l'âge ($17,93 \pm 3,34 \text{ m}^2/\text{kg}$ à 8 mois contre $12,51 \pm 2,90 \text{ m}^2/\text{kg}$ à 18 mois). La variabilité phénotypique augmente avec l'âge pour les caractères de

croissance, tandis qu'elle baisse pour la surface spécifique foliaire (tableau 2). Les courbes des fréquences de la hauteur et de la circonférence à différents âges rendent compte de l'évolution de leur structure vers la loi normale (figure 1). Les distributions des fréquences de la SLA à 8 et 18 mois suivent également la loi normale (figure 2).

Tableau 2 : Statistiques descriptives de la hauteur (à 8, 18, 25 et 32 mois), la circonférence (à 18, 25 et 32 mois) et la surface spécifique foliaire (à 8 et 18 mois).

	<i>HT8</i>	<i>HT18</i>	<i>HT25</i>	<i>HT32</i>	<i>C18</i>	<i>C25</i>	<i>C32</i>	<i>SLA8</i>	<i>SLA18</i>
Moyenne	1,18	5,26	9,10	11,95	13,80	22,76	26,68	17,93	12,51
Écart-type	0,71	2,05	3,08	3,71	6,14	8,82	9,72	3,34	2,90
Variance de l'échantillon	0,50	4,19	9,47	13,75	37,72	77,83	94,51	11,19	8,40
Coefficient de variation	60,17	38,97	33,85	31,05	44,49	38,75	36,43	18,63	23,18
Minimum	0,10	0,22	0,30	1,20	0,80	0,80	1,00	4,62	2,87
Maximum	4,47	10,80	17,80	20,70	36,20	46,80	53,90	35,37	31,76
Effectif	3592	3411	3241	3164	3205	3194	3161	3193	3368

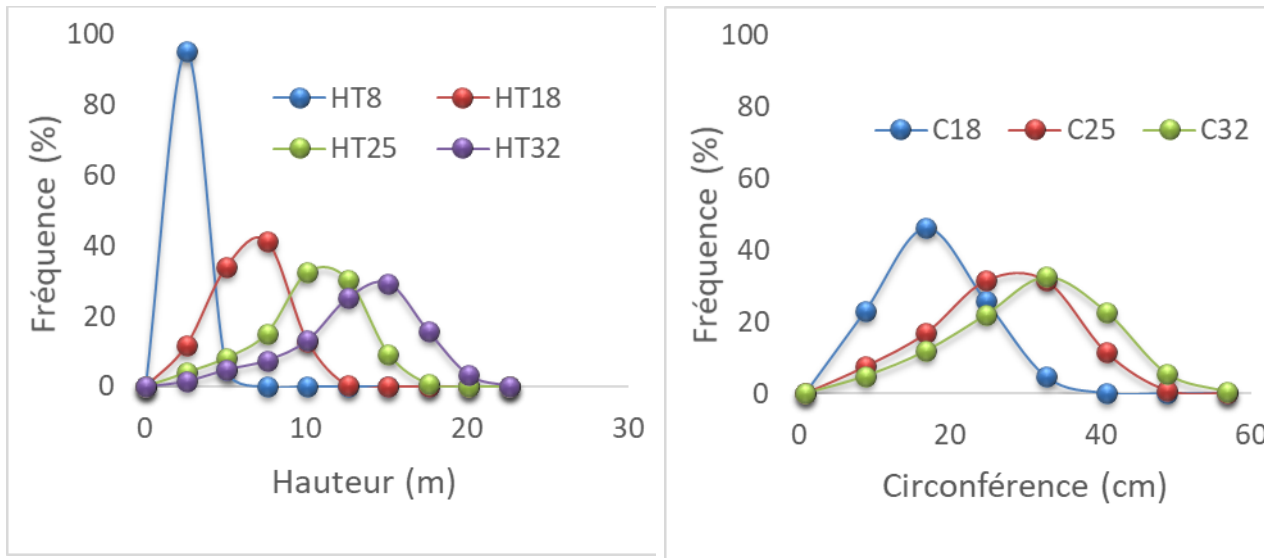


Figure 1 : Evolution avec l'âge de la distribution de fréquences de la hauteur et de la circonférence.

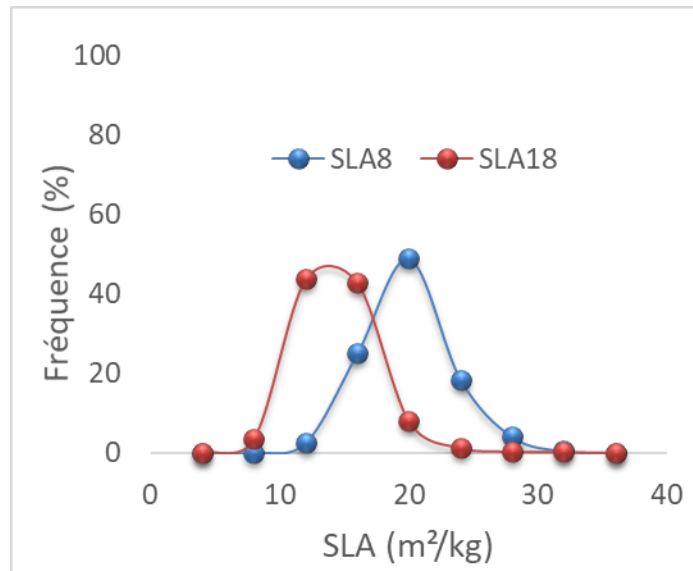


Figure 2 : Evolution avec l'âge de la distribution de fréquences de la surface spécifique foliaire.

L'ensemble des variances augmentent avec l'âge des arbres. Le modèle d'analyse utilisé prend en compte les effets environnementaux relatifs à la localisation des arbres sur une même ligne ou une même colonne et aussi au sein d'un même plateau. Les effets spatiaux lignes et colonnes sont faibles. La composante résiduelle de la variance est de loin la plus importante comparativement aux autres

composantes du modèle (figures 3, 4 et 5). Quel que soit l'âge et le caractère, la variance femelle est supérieure à la variance mâle, et la variance entre familles supérieure à celles des parents, sauf dans le cas où la variance mâle est nulle. Les coefficients de variation phénotypique sont plus élevés pour les caractères de croissance comparativement à la SLA (tableau 2).

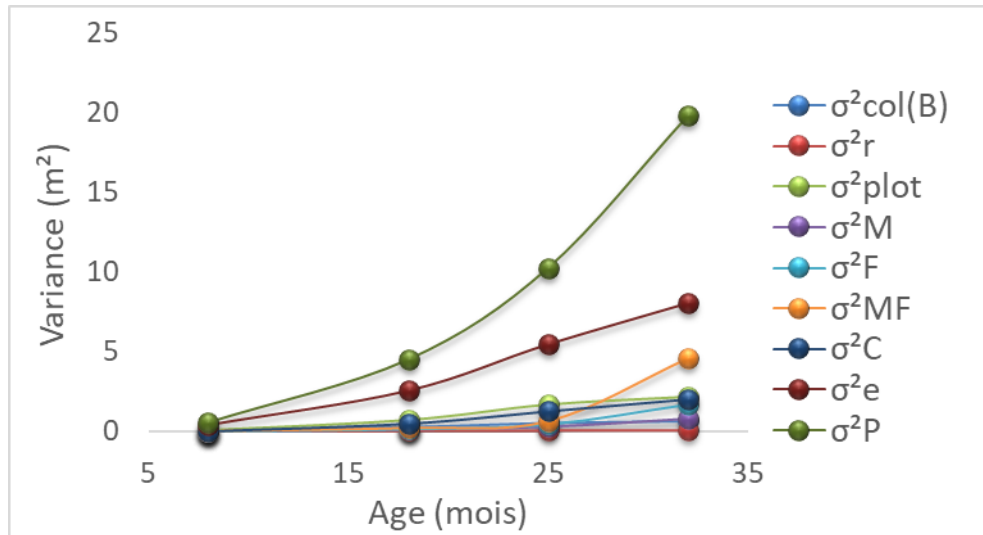


Figure 3 : Evolution des variances génétiques et environnementales de la hauteur.

Légende : $\sigma^2_{col(B)}$: variance due à l'effet colonnes dans les blocs, σ^2_r : variance due aux lignes, σ^2_{plot} : variance due aux placeaux, σ^2_M : variance due aux mâles, σ^2_F : variance due aux femelles, σ^2_{MF} : variance due à l'interaction entre mâles et femelles, σ^2_C : variance due aux clones, σ^2_e : variance résiduelle, σ^2_P : variance phénotypique.

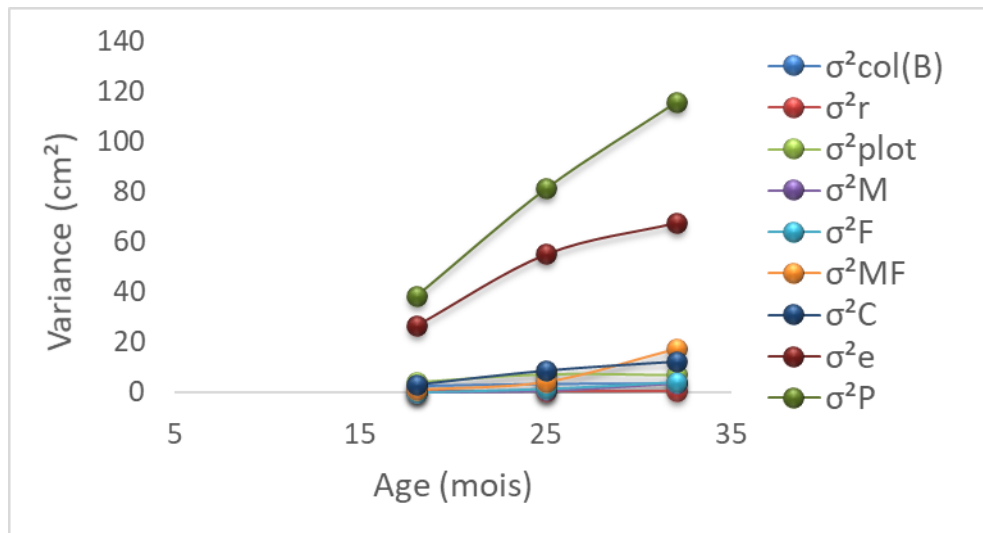


Figure 4 : Evolution des variances génétiques et environnementales de la circonférence.

Légende : $\sigma^2_{col(B)}$: variance due à l'effet colonnes dans les blocs, σ^2_r : variance due aux lignes, σ^2_{plot} : variance due aux placeaux, σ^2_M : variance due aux mâles, σ^2_F : variance due aux femelles, σ^2_{MF} : variance due à l'interaction entre mâles et femelles, σ^2_C : variance due aux clones, σ^2_e : variance résiduelle, σ^2_P : variance phénotypique.

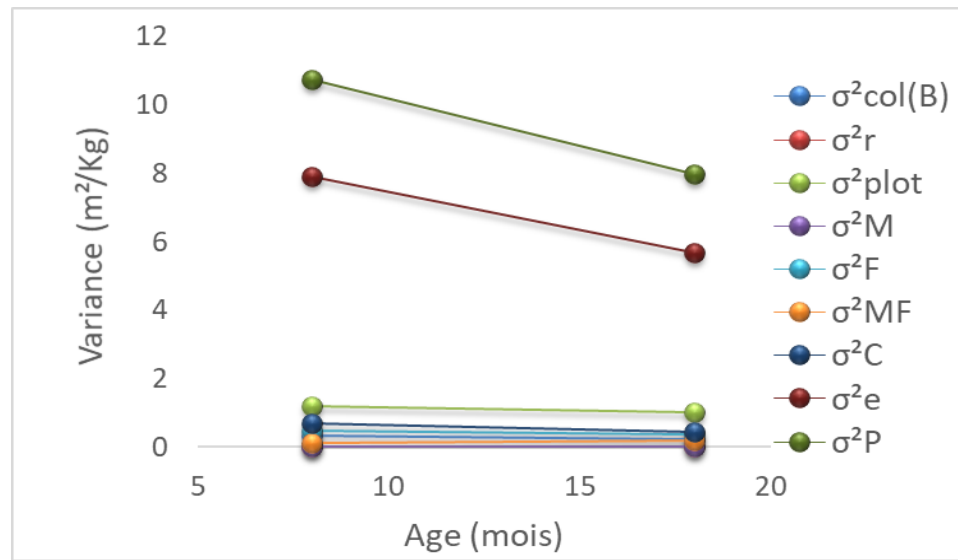


Figure 5 : Evolution des variances génétiques et environnementales de la surface spécifique foliaire.
Légende : $\sigma^2_{col(B)}$: variance due à l'effet colonnes dans les blocs, σ^2_r : variance due aux lignes, σ^2_{plot} : variance due aux placeaux, σ^2_M : variance due aux mâles, σ^2_F : variance due aux femelles, σ^2_{MF} : variance due à l'interaction entre mâles et femelles, σ^2_C : variance due aux clones, σ^2_e : variance résiduelle, σ^2_P : variance phénotypique.

4.2 Corrélations âge-âge : Le dispositif expérimental de cette étude renferme des familles de demi-frères par le mâle et par la femelle, des familles de pleins frères et des clones. Pour chaque structure génotypique, les BLUPs des individus ont été corrélés avec l'âge. Les résultats révèlent des corrélations âge-âge très fortes, avec les coefficients de corrélation compris entre 0,70 et 0,99 pour la hauteur, puis entre 0,81 et 0,97 pour la circonférence (figure 6). L'intensité de ces

corrélations augmentent avec l'âge pour les deux caractères de croissance (figure 6). Concernant la SLA, l'importance des corrélations âge-âge varie suivant la structure génotypique. On observe une corrélation négative ($r = -0,64$) entre BLUPs des mâles (figure 6A), tandis qu'elle est notée positive entre BLUPs des femelles ($r = 0,88$) (figure 6B), des familles ($r = 0,34$) (figure 6C) et des clones ($r = 0,30$) (figure 6D).

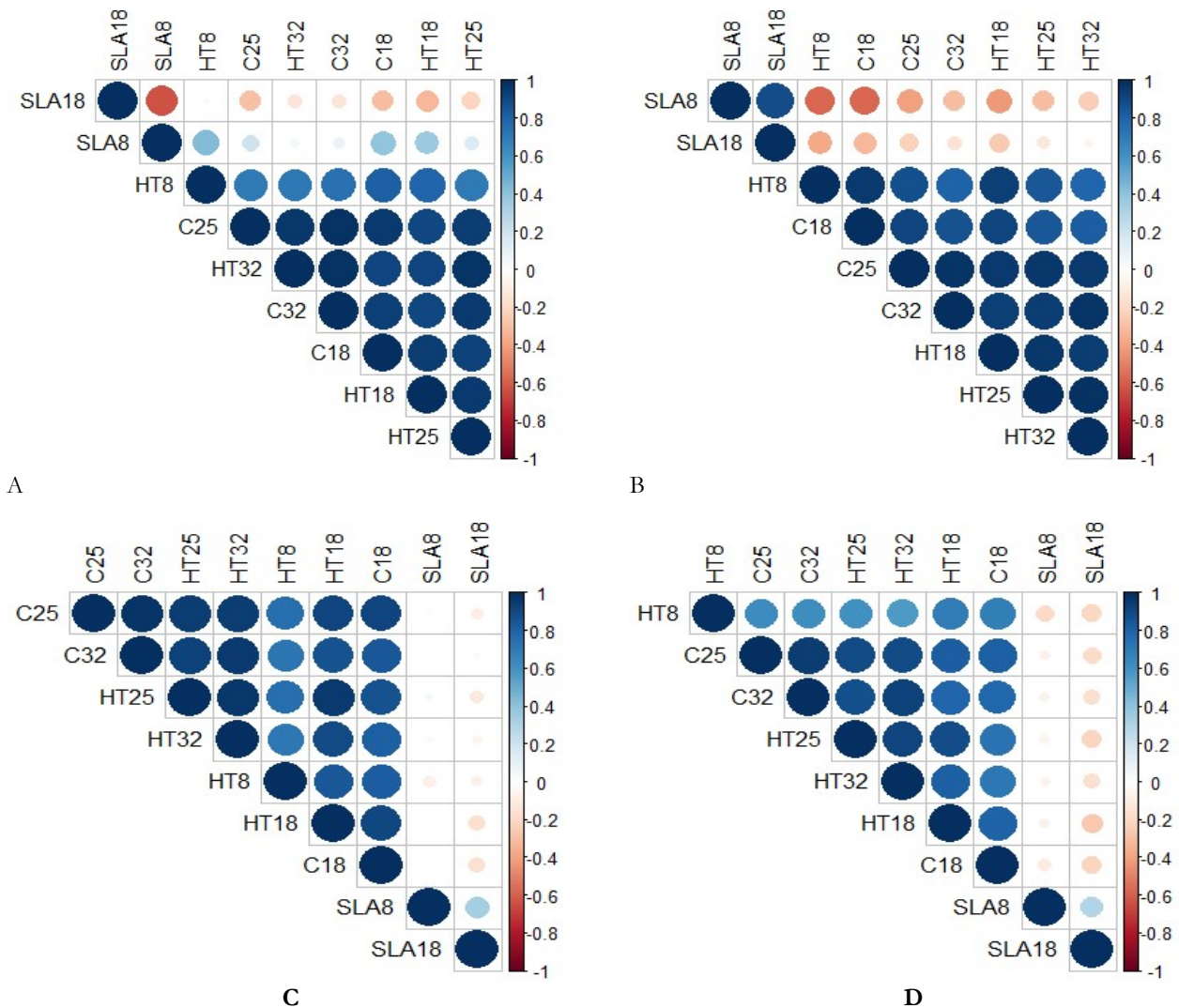


Figure 6 : Corrélations âge-âge des blups des géniteurs mâles (A), des géniteurs femelles (B), des familles de pleins frères (C) et des clones (D).

4.3 Corrélations trait-trait : Quel que soit la structure génotypique, les corrélations entre les BLUPs de la hauteur et la circonférence sont très fortes (r compris entre 0,80 et 0,99) et augmentent

avec l'âge (figure 6). Entre la croissance et la surface spécifique foliaire, la liaison entre les BLUPs est négative. Elle est plus traduite par les BLUPs entre géniteurs qu'entre familles (figure 6).

5 DISCUSSION

5.1 Variabilité des caractères : A partir de 18 mois, les variances des composantes spatiales lignes et colonnes dans blocs sont significativement différents de zéro, mais restent en général faibles. Ce résultat indique que les effets spatiaux deviennent plus importants avec l'âge et donc avec l'installation de la compétition entre les individus. La variance résiduelle est la source de variation la plus importante comparativement aux autres

sources de variation du modèle d'analyse de variance. Cette variance est en grande partie l'expression des effets environnementaux sur la variation phénotypique des individus observés. La prépondérance de la variance résiduelle par rapport aux autres sources a été rapportée par Costa e Silva *et al.* (2005) sur un même type de dispositif avec *E. globulus*. Ce résultat est couramment trouvé dans les tests de descendance, et tests clonaux de *E.*

urophylla × *E. grandis* (Bouvet et Vigneron, 1996 ; Bouvet *et al.*, 2009 ; Makouanzi *et al.*, 2017). Pour les caractères de croissance, les résultats montrent une prépondérance de la variance de dominance par rapport à la variance génétique additive. La supériorité de la variance de dominance est expliquée par Bouvet *et al.* (2009) comme étant l'effet de la superdominance observée dans les populations hybrides, et spécialement lorsqu'elles sont plantées en zone marginale. La supériorité de la variabilité des *E. urophylla* sur les *E. grandis* est mise en évidence dans le cas du programme d'amélioration génétique des eucalyptus du Congo. Cette supériorité a pour cause l'importante variabilité des populations de bases des *E. urophylla* par rapport à celle des *E. grandis* (Vigneron, 1991 ; Bouvet et Vigneron, 1996 ; Bouvet *et al.*, 2009). Avec l'âge, la surface spécifique foliaire diminue. Des résultats similaires ont été rapportés par plusieurs auteurs (Leuning *et al.*, 1991 ; King, 1999 ; Day *et al.*, 2001 ; Sefton *et al.*, 2002 ; Sands et Landsberg, 2002 ; Almeida *et al.*, 2004 ; England et Attiwill, 2006 ; Fontes *et al.*, 2006 ; Paul *et al.*, 2007 ; Pinkard *et al.*, 2007 ; Nouvellon *et al.*, 2010). Trois raisons peuvent être évoquées pour expliquer l'évolution de ce trait écophysologique avec l'âge. La première raison est liée à l'augmentation du stress hydrique (Wright *et al.*, 2004) au niveau foliaire. La gravité induit une force de capillarité qui s'affaiblit avec la hauteur augmentant ainsi le stress hydrique au niveau foliaire. Plus la feuille est stressée, plus elle est épaisse et dense et moins sa surface spécifique foliaire est élevée. La seconde raison est liée à la saison. Tardieu *et al.* (1999) rapportent que SLA décroît lorsque la contrainte environnementale pour la croissance est élevée, et augmente lorsqu'elle est faible. Il est bien établi que la saison sèche au sud du Congo entraîne une contrainte pour la croissance. Les mesures de SLA se sont effectuées suivant la saisonnalité. Les mesures à l'âge de 8 mois ont été faites en début de saison des pluies (septembre-octobre) et les mesures à 18 mois pendant la saison sèche (juin-juillet). Orgeas et Bonin (1996) mettent en évidence un effet de la saisonnalité pour la concentration en azote foliaire sur *Quercus suber*. Sur plusieurs espèces d'eucalyptus, Whitehead et Beadle (2004) rapportent les mêmes effets. Nouvellon *et al.* (2010) trouvent aussi sur des clones d'*E. urophylla* × *E. grandis* que la SLA est plus faible à la fin de la saison sèche et augmente après le début de la saison des pluies. Des

résultats similaires ont été également trouvés sur *E. tetradonta* (Prior, 2004), ainsi que sur *E. globulus* (Faria *et al.*, 1998). Il faut par ailleurs noter que l'effet de la saisonnalité est confondu avec l'effet âge, de la plante. La dernière raison est liée au changement de la morphologie foliaire de l'âge jeune à l'âge adulte (Day *et al.*, 2001). Cette dernière raison est plus valable pour les espèces à croissance lente. Dans le cas présent, la première raison paraît être la plus évidente pour expliquer l'évolution avec l'âge de la SLA. En évoquant la seconde raison, des retenues doivent être observées car les feuilles ont dû être mises en place structurellement avant les saisons où elles ont été récoltées. La variance additive de la variable SLA est exclusivement d'origine femelle. La variance de dominance est faible.

5.2 Corrélations entre BLUPs : L'un des objectifs majeurs en amélioration génétique est la prédiction de la valeur génotypique des candidats à la sélection (Dutkowski *et al.*, 2002 ; Xiang et Li, 2003 ; Ramalho *et al.*, 2013 ; Apiolaza, 2014). Cet objectif est bien conforté si on arrive à la fois à prédire de façon précise la valeur génotypique et aussi, à se rendre compte de sa stabilité ou non avec l'âge. Cette étude a été menée sur un dispositif renfermant à la fois des familles et des clones, permettant une meilleure prédiction de la valeur génétique des individus. Les effets génétiques des individus changent l'âge des arbres. Les corrélations âge-âge trouvées sont très fortes. Ce résultat suggère que la connaissance de l'importance des effets additifs en phase juvénile est propice à la prédiction de son importance à l'âge adulte. La forte liaison existant entre la hauteur et la circonférence a été mise en évidence dans cette étude. Cette liaison est d'origine pléiotropique, c'est-à-dire que ce sont les mêmes groupes de gènes qui favorisent la croissance en hauteur et en circonférence chez l'eucalyptus (Bouvet *et al.*, 2009). La liaison génétique entre la surface spécifique foliaire et la croissance est négative. Plusieurs causes concourent à expliquer ces relations. Parmi lesquelles une compétition de plus en plus importante qui s'installe entre génotypes due à la croissance rapide des arbres, un stress hydrique au niveau des feuilles causées par la gravité (Wright *et al.*, 2004), et enfin l'exportation des nutriments au niveau des feuilles diminuant avec la croissance des arbres. La relation entre SLA et la croissance a été antérieurement étudiée sur des clones de *E. urophylla* × *E. grandis*

(Nouvellon *et al.*, 2010). Les résultats trouvés sont similaires à ceux de cette étude. Ils rapportent une forte et négative corrélation dans les houppiers supérieurs et moyens ($r = -0,70$) et un peu moins dans le houppier inférieur ($r = -0,40$). Cette étude a

6 CONCLUSION

Les effets additifs des gènes ne représentent qu'une partie des effets génétiques totaux pour la croissance, tandis qu'ils représentent la majeure partie des effets génétiques totaux pour la surface spécifique foliaire. Le contrôle génétique de cette dernière est donc additif. La prépondérance des effets de dominance pour la croissance résulte de la

7 REMERCIEMENTS

Nous adressons notre gratitude à la Fondation Internationale de la Science (FIS) pour avoir financé en partie cette étude. Nous remercions le Centre de Recherche sur la Durabilité et la Productivité des

8 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Almeida A.C., Landsberg J.J., Sands P.J.: 2004. Parameterization of 3-PG model for fast-growing *Eucalyptus grandis* plantations. *Forest Ecology and management*, 193: 179-195.
- Apiolaza L.A.: 2014. Linking changes to breeding objectives and genetic evaluation to genetic gain in New Zealand. *New Forests*, doi: 10.1007/s11056-014-9425-9.
- Araújo J.A., Sousa R., Lemos L. And Borralho N.M.G.: 1996. Estimates of Genetic Parameters and Prediction of Breeding Values for Growth in *Eucalyptus globulus* Combining Clonal and Full-Sib Progeny Information. *Silvae Genetica*, 45 (4): 223-226.
- Barton N.H. And Keightley P.D.: 2002. Understanding quantitative genetic variation. *Nature Reviews, Genetics*, 3: 11-21.
- Boichard D., Bonaiti B., Barbat A., Briand M.: 1992. Le modèle sous-jacent à l'évaluation des valeurs génétiques. INRA Productions animales, hs (hs), pp.185-195. hal-00896015.
- Borralho N.M.G.: 1995. The impact of individual tree mixed models (BLUP) in tree breeding strategies. In Potts B.M., Borralho N.M.G., Reid J.B., Cromer R.N., Tibbits W.N. and Raymond C.A. (eds), Proceedings of the International Union of Forest Research Organization (IUFRO), Symposium on
- Eucalypt plantations: Improving Fibre yield and Quality. Hobart, Australia, pp141-145.
- Bouvet J-M., Makouanzi G., Cros D., Vigneron Ph : 2015. Modeling additive and non-additive in a hybrid population using genome-wide genotyping – prediction accuracy implications. *Heredity*, 78: 1-12.
- Bouvet J-M., Saya A., Vigneron Ph : 2009. Trends in additive, dominance and environmental effects with age for growth traits in eucalypts hybrid populations. *Euphytica*, 165: 35-54.
- Bouvet J-M., Vigneron Ph : 1996. Variance structure in eucalyptus hybrid populations. *Silvae Genetica*, 45:2-3.
- Costa E Silva J., Dutkowski W., Borralho N.M.G : 2005. Across-site heterogeneity of genetic and environmental variances in the genetic evaluation of *Eucalyptus globulus* trials for height growth. *Annals of Forest Science*, 62: 183-191.
- Day M.E., Greenwood M.S., White A., 2001: Age-related changes in foliar morphology and physiology in red spruce and their influence on declining photosynthetic rates and productivity with tree age. *Tree Physiology*, 21: 1195-1204.
- Durel C.E., Laurens F., Fouillet A., Lespinasse Y. 1998 : Utilization of pedigree information

montré que la corrélation négative observée entre la surface spécifique foliaire et la croissance est pilotée par les effets additifs des géniteurs plutôt que les effets de dominance.

superdominance observée dans les populations hybrides, et spécifiquement lorsqu'elles sont plantées en zone marginale, comme dans notre cas. Les fortes corrélations âge-âges trouvées confortent la réalisation d'une sélection précoce pour les caractères de croissance.

Plantations Industrielles (CRDPI), pour la mise en place du dispositif expérimental et pour la récolte des données.

- to estimate genetic parameters from large unbalanced data sets in apple. *Theoretical and Applied Genetics*, 96: 1077–1085.
- Dutkowski G.W., Costa E Silva J., Gilmour A.R., Lopez G.A: 2002. Spatial analysis methods for forest genetic trials. *Canadian Journal of Forestry Research*, 32: 2201–2214.
- England J.R., Attiwill P.M: 2006. Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broadleaved evergreen species, *Eucalyptus regnans* F. Muell. *Trees*, 20:79-90.
- Faria T., Silvério D., Breia E., Cabral R., Abadia A., Abadia J., Pereira J.S., Chaves M.M: 1998. Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiological Plantarum*, 102: 419-428.
- Fisher R.A: 1918. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Transactions of Royal Society of Edinburgh*, 52: 399-433.
- Fontes L., Landsberg J., Tomé M., Pacheco C.A., Soares P., Araujo C : 2006. Calibration and testing of a generalized process-based model for use in Portuguese Eucalyptus plantations. *Canadian Journal of Forest research*, 36: 3209-3221.
- Gilmour A.R., Gogel B.J., Cullis B.R. And Thompson R: 2006. ASREML User Guide, Release 2.0. Hemel Hempstead, UK: VSN International, 342p.
- Goffinet B: 1983. Selection on selected records. *Genetics Selection Evolution*, 15: 91–98.
- Henderson C. R. 1975. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics*, 31, 423-447.
- King D.A: 1999. Juvenile foliage and the scaling of tree proportions, with emphasis on Eucalyptus. *Ecology*, 80: 1944-1954.
- Leuning R., Cromer R.N., Rance S: 1991. Spatial distribution of foliar nitrogen and phosphorus in crowns of *Eucalyptus grandis*. *Oecologia*, 88: 504-510.
- Lu P.X., Huber D.A., White T.L: 1999. Potential biases of incomplete linear models in heritability estimation and breeding value prediction. *Canadian Journal of Forestry Research*, 29: 724–736.
- Lynch M. And Walsh B: 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associates, pp558-563 and 813-816.
- Mäki-Tanila A., Kennedy B.W: 1986. Mixed model methodology under genetic models with a small number of additive and nonadditive loci. In: Proceedings of the 3rd World Congress. *Genetics Applied to Livestock Production*, 12: 443–448.
- Makouanzi G., Bouvet J-M., Denis M., Saya A., Mankessi F., Vigneron Ph: 2014. Assessing the additive and dominance genetic effects of vegetative propagation ability in Eucalyptus – influence of modeling on genetic gain. *Tree genetics & Genomes*, 10: 1243-1256.
- Makouanzi G., Chaix G., Nourissier S., Vigneron Ph : 2017. Genetic variability of growth and wood chemical properties in a clonal population of *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis* in the Congo. *Southern Forests* : 1-8.
- Matheson A.C, Lindgren D: 1985. Gains from the clonal and the clonal seed-orchard options compared for tree breeding programs. *Theoretical and Applied Genetics*, 71:242–249.
- Nouvellon Y., Laclau J.P., Epron D., Kinana A., Mabilia A., Roupsard O., Bonnefond J.M., Le Maire G., Marsden C., Bontemps J.D., Saint-Andre L : 2010. Within-stand and seasonal variations of specific leaf area in clonal Eucalyptus plantation in the republic of Congo. *Forest Ecology and Management*, 259 (9): 1796-1807.
- Paul A.D., Foster G.S., Caldwell T. And Mcrae J: 1997. Trends in genetic and environmental parameters for height, diameter, and volume in a multilocation clonal study with loblolly pine. *Forest Science*, 43:87–98.
- Piepho H.P., Möhring J., Melchinger A.E., Büchse A: 2008. BLUP for phenotypic selection in plant breeding and variety testing. *Euphytica*, 161: 209-228.
- Pinkard E.A., Battaglia M., Mohammed C: 2007. Defoliation and nitrogen effects on photosynthesis and growth of *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiology*, 27: 1053-1063.
- Prior L.D., Bowman D.M.J.S., Eamus D: 2004. Seasonal differences in leaf attributes in Australian tropical tree species: family and

- habitat comparisons. *Functional Ecology*, 18: 707-718.
- Ramalho M.A.P., Carvalho B.L. And Nunes J.A.R: 2013. Perspectives for the Use of Quantitative Genetics in Breeding of Autogamous Plants. Hindawi Publishing Corporation, *ISRN Genetics*, DOI: 10.5402/2013/718127.
- Robinson G.K: 1991. That blup is a good thing: The estimation of random effects. *Statistical Science*, 6:15–51.
- Sands P.J., Landsberg J.J: 2002. Parameterization of 3-PG for plantation grown *Eucalyptus globulus*. *Forest Ecology and management*, 163: 273-292.
- Sefton C.A., Montagu K., Atwell B.J., Conroy J.P: 2002. Anatomical variation in juvenile eucalypt leaves accounts for differences in specific leaf area and CO₂ assimilation rates. *Austrian Journal of Botany*, 50: 301-310.
- Stonecypher R. And Mc Cullough R: 1981. Evaluation of full-sib families of Douglas fir in a nelder design. *Proceedings of Southern Forest Tree Improvement Conference*, 16: 56–76.
- Tardieu F., Granier C., Muller B : 1999. Modeling leaf expansion in a fluctuating environment; are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate? *New Phytologist*, 143: 33-43.
- Van Der Werf J.H.J., Meuwissen T.H.E., De Jong G: 1994. Effects of correction for heterogeneity of variance on bias and accuracy of breeding value estimation for Dutch dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 77: 3174–3184.
- Vigneron Ph : 1991. Création et amélioration des variétés hybrides d'eucalyptus au Congo. Proceedings of IUFRO congress « Intensive Forestry: the role of eucalyptus », pp 345-360.
- White T.L., Hodge G.R: 1989. Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 369p.
- Whitehead D., Beadle C.L: 2004. Physiological regulation of productivity and water use in Eucalyptus: a review. *Forest Ecology and Management*, 193 (1-2): 113-140.
- Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D. D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J. H. C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P. K., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B. B., Lee T., Lee W., Lusk C., Midgley J. J., Navas M. L., Niinemets U., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Prior L., Pyankov V.I., Roumet C., Thomas S.C., Tjoelker M.G., Veneklaas E.J. & Villar R: 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428 (6985): 821-827.
- Xiang B., Li B.L: 2003. Best linear unbiased prediction of clonal breeding values and genetic values from full-sib mating designs. *Canadian Journal of Forestry Research*, 33: 2036–2043.
- Zhang Z., Kong J., Luan S., Wang Q., Luo K., Tian Y: 2011. Estimation of genetic parameters and breeding values in shrimp *Fenneropenaeus chinensis* using the REML/BLUP procedure. *Acta Oceanologica Sinica*, 30 (1): 78-86