

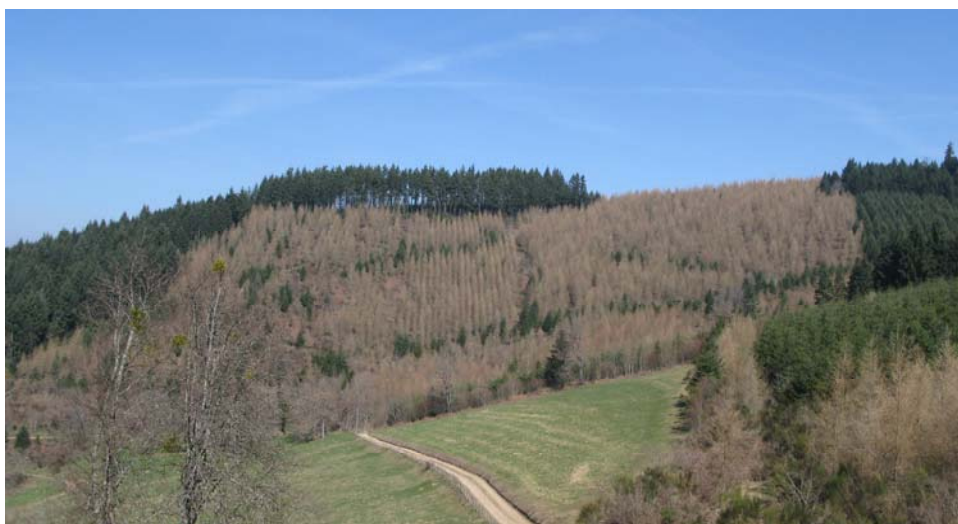
Rapport présenté par Luc E. Pâques
Chargé de recherches

INRA-UR-0388
Unité d'amélioration, de génétique et de physiologie des arbres forestiers
Centre d'Orléans

En vue de l'obtention de l'Habilitation à Diriger des Recherches

Université d'Orléans
Discipline : Sciences de la vie

L'hybridation inter-spécifique et l'hétérosis
chez les arbres forestiers



Mélèze : diallèle intra-/inter-spécifique 18x18
(Test de descendance de St-Appolinaire (69), répétition I)

Octobre 2011

Sommaire

I. INTRODUCTION	4
- <i>L'hybridation interspécifique : un phénomène fréquent dans la nature et exploité en amélioration des arbres</i>	
- <i>Un sujet d'étude riche mais en friche</i>	
II. 1^{ère} PARTIE : L'HYBRIDATION INTERSPECIFIQUE ET L'HETEROSIS CHEZ LES ARBRES FORESTIERS DONT LE MELEZE	
1. De la découverte des premiers hybrides à la valorisation raisonnée de l'hétérosis	8
2. Supériorité hybride et hétérosis	10
3. Conditions de succès de l'hybridation interspécifique	13
3.1. <i>L'aptitude au croisement des espèces</i>	
3.2. <i>Complémentarité des caractères entre espèces</i>	
3.3. <i>Hétérosis ou vigueur hybride</i>	
Expression de l'hétérosis	
Hétérosis en 2 ^{ème} génération	
Homéostasie et stabilité GxE chez les hybrides interspécifiques	
Bases génétiques de l'hétérosis	
SYNTHESE ET CONCLUSIONS DE LA PREMIERE PARTIE	35
III. 2^{ème} PARTIE : NOS TRAVAUX SUR L'HYBRIDATION INTER- SPECIFIQUE DU MELEZE : PRINCIPAUX RESULTATS ET PERSPECTIVES D'ETUDE DE L'HETEROSIS	
Introduction – bref historique	37
Phase I. Création variétale et bases du programme d'hybridation interspécifique	38
1.1 une meilleure connaissance de la diversité génétique des espèces parentes et de leur complémentarité en hybridation	
1.2 une meilleure connaissance de la supériorité hybride et de son expression et évaluation de cette stratégie de recombinaison 'aléatoire'	
1.3 une meilleure maîtrise de la biologie florale à travers les croisements contrôlés et la supplémentation pollinique en verger à graines d'hybridation	
1.4 une meilleure connaissance des conditions (effets génétiques et environnementaux) de la rhizogenèse et de leur exploitation en multiplication de masse par bouturage.	
1.5 développement de marqueurs moléculaires et morphologiques d'identification spécifique	
Conclusions	

Phase II. – Approche cognitive de la vigueur hybride ou hétérosis **46**

- 2.1. Création de plans de croisements cognitifs
- 2.2. Importance et expression de la vigueur hybride
- 2.3. Rôle du mélèze d'Europe et du mélèze du Japon dans le contrôle génétique des caractères chez l'hybride et mode de contrôle génétique des caractères
- 2.4. Prédiction de l'hétérosis
- 2.5. Hétérosis en 2^{ème} génération – effet de la consanguinité
- 2.6. Autre approche pour l'étude de l'hétérosis
- 2.7. Support 'physiologique' de l'hétérosis

Conclusions

IV. PERSPECTIVES **59**

- 4.1. Impact des populations parentales, du milieu et du temps sur l'expression de l'hétérosis : suivi des dispositifs existants et création de nouveaux dispositifs d'étude
- 4.2. Bases génétiques de l'hétérosis
- 4.3. Bases 'physiologiques' de l'hétérosis

V. CONCLUSION - REMARQUES FINALES **65**

BIBLIOGRAPHIE **67**

ANNEXES **75**

CURRICULUM VITAE **78**

PUBLICATIONS **82**

NB. Les références soulignées dans le texte sont celles auxquelles nous avons directement contribué.

I. INTRODUCTION

L'hybridation interspécifique : un phénomène fréquent dans la nature et exploité en amélioration des arbres

L'hybridation interspécifique est le croisement entre des groupes ou des taxa génétiquement différents. Elle bouscule les concepts 'biologique' (Mayr 1942) mais aussi 'phylogénétique ou généalogique' d'espèce puisque ceux-ci supposant d'une manière ou d'une autre un isolement reproducteur, empêchent *a priori* l'échange de gènes entre espèces. Or celui-ci apparaît selon Arnold (1997) comme un processus continu, régulier et courant dans la nature qui permet l'introgression d'une espèce par une autre. Longtemps perçue (en particulier par les zoologistes) essentiellement sous l'angle invasif (Mallet 2005), l'hybridation interspécifique peut donc avoir des conséquences importantes sur l'évolution des espèces, la spéciation et la biodiversité.

Suffisamment rare au niveau individuel pour maintenir les différences entre espèces, l'hybridation interspécifique est cependant fréquente au niveau espèce comme le note Ellstrand *et al.* 1996. Il estime à partir de flores qu'au moins 11 % des espèces de plantes sont hybrides. Mallet (2005) quant à lui considère qu'au moins 25% de plantes et 10% des espèces animales sont impliquées dans ces processus en conditions naturelles.

Plus particulièrement chez les arbres forestiers, l'hybridation interspécifique avec introgression est rencontrée en conditions naturelles dans la plupart des genres entre de nombreuses espèces de Gymnospermes et d'Angiospermes. Elle est documentée pour de nombreuses combinaisons comme le montre le Tableau I (Annexe 1). En l'absence de barrières reproductives, elle se produit dans les zones de contact des aires naturelles des espèces qu'elles soient sympatriques ou parapatriques. En Europe, des études sont aujourd'hui menées sur plusieurs exemples possibles d'introgression, e.g. dans le complexe d'espèces chêne (*Quercus petraea*, *robur*, *pubescens*, *pyreneica*, etc) (Lepais *et al.* 2009), entre espèces de frêne (*Fraxinus excelsior*, *F. angustifolia*) (Fernandez-Manjarres *et al.* 2006), de pins (*Pinus sylvestris*, *P. mugo* et *uncinata*) (Kormutak *et al.* 2005 ; Plumettaz *et al.* 1996), d'épicéas (*Picea abies*, *P. obovata*) (Popov 2003).

En l'absence de barrières géographiques (barrières reproductives pré-zygotiques), de nombreuses autres combinaisons hybrides interspécifiques sont possibles et ont pu être observées ou obtenues (Tableau II en Annexe 2). Elles se sont produites soit spontanément à la faveur d'introduction fortuite ou volontaire d'espèces exotiques dans l'aire naturelle d'une espèce ou dans des arboreta, soit artificiellement par croisement dirigé. Plusieurs auteurs ont ainsi testé d'une manière plus ou moins systématique les possibilités de croisements entre espèces (e.g. sur *Abies* (voir Kobliha et Stejskal 2009, Chang XiangZhen *et al.* 2004), sur *Cedrus* (Fady *et al.* 2003), sur *Larix* (Avrov 1982), sur Pin à 5 feuilles (Blada), sur *Juglans* (Ulyukina 1976), sur *Populus* (Zsuffa 1973), sur *Quercus* (Lepais *et al.* 2009)).

Repérés pour leur vigueur remarquable, certains de ces hybrides ont très tôt intéressé les forestiers et plusieurs hybrides sont maintenant exploités commercialement, voire utilisés massivement en reboisement : c'est le cas des *peupliers* en France, en Europe (source presque unique des plantations commerciales ; +/-90% des peupliers plantés en France) et globalement dans tout l'hémisphère nord ; des *eucalyptus* au Portugal mais surtout dans les régions tropicales et sub-tropicales (e.g. Australie-Tasmanie, Brésil, Congo) et des *pins sub-*

tropicaux dans l'hémisphère sud (e.g. Australie¹, Argentine, Afrique du Sud). Moins importants quantitativement mais très prometteurs, des hybrides de *mélèze* sont produits en Europe (+/- 16% des mélèzes plantés en France) et plus récemment au Canada (*Larix decidua* x *L.kaempferi*), au Japon et en Corée (*L.gmelinii* x *L.kaempferi*), et en Chine (*L. gmelinii* x *L. principis-rupprechtii*). D'autres hybrides, entre autres de châtaigniers, noyers, sapins, et ormes, sont aussi exploités à plus petite échelle à des fins forestières, ou ornementales ou de production fruitière.

Un sujet d'étude riche mais en friche

En conditions naturelles, l'hybridation interspécifique est donc un processus unique pour favoriser les échanges de gènes entre espèces, et ainsi enrichir et diversifier leur patrimoine génétique (biodiversité). Comme mentionné plus haut, elle peut avoir des conséquences significatives sur l'évolution des espèces et la spéciation.

En conditions artificielles, elle est largement exploitée par les améliorateurs - agronomes et forestiers- pour combiner les propriétés favorables respectives des espèces, élargir la variabilité génétique de certaines essences ou rompre des liaisons défavorables entre caractères. Les travaux sur l'hybridation par voie artificielle peuvent aussi permettre d'anticiper les conséquences d'une hybridation naturelle en cas de perturbations des aires naturelles par l'homme (introduction d'exotiques) ou par le climat (changement d'aires naturelles suite au changement climatique).

Une bonne connaissance des mécanismes biologiques (génétiques et physiologiques) sous-jacents peut avoir des implications importantes sur la manière de conserver les espèces et/ou de les exploiter à des fins agronomiques mais peut aussi guider le déploiement d'espèces exotiques (voire aussi des plantes transgéniques).

S'agissant d'une recombinaison entre espèces différentes avec des génomes plus ou moins distincts, l'hybridation interspécifique peut être confrontée à des problèmes d'incompatibilité pré- ou post-zygotique, d'ordre morphologique, physiologique ou génétique. L'hybridation peut induire des changements dans le nombre de chromosomes, des réarrangements chromosomiques plus ou moins importants, avec ou sans modification de la taille du génome (Barre *et al.* 1998, Laere (van) *et al.* 2009). La fitness des hybrides obtenus peut être sévèrement altérée avec des manifestations en termes de stérilité (ex. Laere (van) *et al.* 2009), de survie moindre et/ou d'anomalies de croissance (ex. Volker *et al.* 2008). Inversement, chez certains hybrides interspécifiques, la fitness ne semble pas altérée et les hybrides sont eux-mêmes fertiles. Leur survie et leur croissance peuvent même être améliorées par rapport à celles des espèces parentales (ex. Kimball *et al.* 2008). Cette propriété connue sous le nom d'*hétérosis* est valorisée par les agronomes chez de nombreuses plantes cultivées.

Bien que connue depuis très longtemps et mise en avant comme technique prometteuse en amélioration, l'hybridation interspécifique a fait l'objet de peu de travaux de recherche systématiques chez les arbres forestiers. Les résultats sur les points mentionnés ci-dessus et plus particulièrement sur l'hétérosis, sont souvent absents, ou épars et mal documentés.

A l'INRA, l'hybridation interspécifique est abordée chez les essences forestières à deux niveaux : d'une part dans le cadre de l'amélioration génétique et d'autre part, dans celui de la

¹ +/- 20% des pins plantés au Queensland (d'après G. Nikles, comm.pers.)

conservation des ressources génétiques forestières (Tableau III). Nos travaux portent sur le premier aspect - l'amélioration génétique des mélèzes (*Larix* sp.) par hybridation interspécifique - et s'intéressent particulièrement à l'étude de l'hétérosis ou vigueur hybride.

Tableau III. Etudes conduites à l'INRA sur l'hybridation des espèces forestières

Genre	Amélioration	Conservation	Intérêt	Référence
Au niveau interspécifique				
<i>Cedrus atlantica</i> x <i>libani</i> , x <i>C.brevifolia</i>	(x)	x	Pollution pollinique	Fady <i>et al.</i> 2003
<i>Larix decidua</i> x <i>L.kaempferi</i>	x		Création d'hybrides performants	Pâques (en cours)
<i>Pinus sylvestris</i> x <i>P.mugo (uncinata)</i>		x	Introgression	Bastien, Valadon (en cours)
<i>Juglans regia</i> x <i>J.nigra</i>	x		Création d'hybrides performants	Fady <i>et al.</i> 2003
<i>Populus deltoïdes</i> x <i>P.trichocarpa</i>	x		Création d'hybrides performants	Bastien (en cours)
<i>Populus trichocarpa</i> x <i>P.nigra</i>	x		Création d'hybrides performants	Bastien (en cours)
<i>Populus deltoïdes</i> x <i>P. nigra</i>	x	x	Flux de gènes entre compartiments cultivé et sauvage (ripsylve)	Vanden Broeck <i>et al.</i> 2005; (en cours)
<i>Fraxinus excelsior</i> x <i>F.oxyphylla</i> ¹⁾		x	Introgression	Fernandez-Manjarres <i>et al.</i> 2006; (en cours)
<i>Quercus petraea</i> x <i>Q.robur</i> , x <i>Q.pubescens</i> , x <i>Q.pyreneica</i>		x	Introgression	Lepais <i>et al.</i> 2009; (en cours)
Au niveau intra-spécifique (inter-populations)				
<i>Pinus sylvestris</i> (Haguenau-F x Taborz-PL)	x		Création d'hybrides performants	Bastien ; (en cours)
<i>Pinus pinaster</i> (Landes x Corse)	x		Création d'hybrides performants	Raffin ; (en cours)

1) Etude conduite par l'Université d'Orsay

Ce rapport fait dans une première partie le point sur l'état des connaissances acquises sur l'hybridation interspécifique et sur l'hétérosis. Elle prend appui sur le mélèze comme exemple mais très vite notre synthèse est élargie aux autres espèces forestières, en particulier quand on parlera de l'hétérosis.

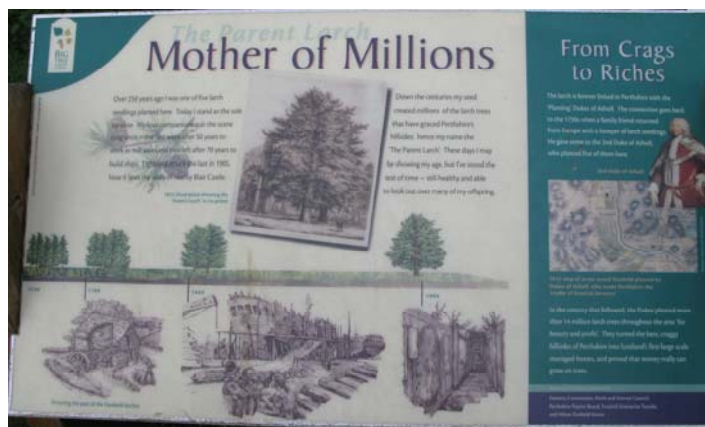
Dans une seconde partie, nous rapporterons les travaux que nous avons réalisés pour améliorer les connaissances sur ce que peut apporter l'hybridation interspécifique chez le mélèze et développerons les perspectives d'études.

II. 1^{ère} PARTIE : L'HYBRIDATION INTERSPECIFIQUE ET L'HÉTÉROSIS CHEZ LES ARBRES FORESTIERS DONT LE MELEZE

1. De la découverte des premiers hybrides à la valorisation raisonnée de l'hétérosis

Contrairement à beaucoup de plantes agricoles d'intérêt majeur, la domestication des arbres forestiers n'a commencé que tardivement et les premiers travaux d'amélioration n'ont débuté que dans les années quarante voire cinquante pour les essences résineuses et plus tardivement encore pour la plupart des essences feuillues.

La découverte des premiers hybrides interspécifiques a souvent été fortuite comme pour l'hybride entre le mélèze d'Europe (*Larix decidua*) et le mélèze du Japon (*L.kaempferi*), observé pour la première fois dans un parc en Ecosse au tout début du 20^{ème} siècle (Henry et Flood 1919). La très forte vigueur de cet hybride a été très tôt repérée par les forestiers qui ont souhaité diffuser cet hybride. Mais les premiers travaux significatifs et organisés sur l'hybridation n'ont été entrepris que dans les années quarante au Danemark par Syrach Larsen. Celui-ci a pu à partir d'une petite collection de clones de mélèze des deux espèces qu'il a recombinaisonnés par croisement contrôlé, montrer la faisabilité et l'intérêt des hybrides interspécifiques (Syrach Larsen 1957). En pionnier de l'hybridation interspécifique chez les arbres forestiers, il a prospecté diverses voies en croisant des individus d'espèces différentes, des individus partiellement consanguins ou autofécondés, des individus diploïdes et triploïdes, etc.



Le dernier des cinq mélèzes du Japon à l'origine des premiers hybrides interspécifiques (*L.decidua* x *L.kaempferi*) observés en Europe, Dunkeld (Scotland).

Malheureusement son travail a été abandonné au Danemark. Mais des travaux sur l'hybridation interspécifique se sont poursuivis avec plus ou moins de moyens et de succès en Allemagne, Belgique, Grande-Bretagne, Suède, etc. et seulement à partir de 1979 en France. Cependant plus que de comprendre les mécanismes sous-jacents à la vigueur hybride, l'objectif recherché était de produire des hybrides interspécifiques très vigoureux entre mélèze d'Europe et mélèze du Japon. La démarche poursuivie était assez simple : croiser à la faveur des floraisons un maximum de géniteurs des deux espèces parentales issues des populations d'amélioration récemment constituées et tester au champ ces combinaisons hybrides, puis sélectionner des combinaisons éventuellement remarquables pour divers caractères de croissance et de forme.

Sur base de ces travaux, des variétés hybrides ont été sélectionnées un peu partout en Europe et des vergers d'hybridation interspécifique ont été installés dans plusieurs pays. Les variétés de mélèze hybride issues des travaux de Syrach-Larsen sont encore aujourd'hui parmi les variétés hybrides les plus performantes et les plus exploitées commercialement en Europe.

Cette démarche a été utilisée pour pratiquement tous les hybrides interspécifiques forestiers en impliquant un nombre plus ou moins important de géniteurs. Elle a résulté en la création de dizaines, de centaines voire de milliers de combinaisons hybrides. Une enquête récemment réalisée dans le cadre du projet européen TREEBREED² montre qu'en Europe, le mélèze a été avec les peupliers de la section *Leuce* le genre pour lequel le plus grand nombre de combinaisons hybrides ont été produites et testées (Tableau IV). Comme pour le mélèze, pratiquement tous les cultivars de peuplier hybride commercialisés aujourd'hui en Europe sont issus de la sélection d'individus exceptionnels à partir de familles hybrides générées 'à l'aveugle'.

Tableau IV. Nombres approximatifs de combinaisons hybrides interspécifiques (et inter-populations) produites en Europe (source TREEBREED)

Genre	Nombre de combinaisons
<i>Abies</i>	<50?
<i>Larix</i>	>1500-2000
<i>Picea</i>	
<i>abies</i>	200
<i>Sitchensis, omorika, glauca, etc</i>	<200
<i>Pinus</i>	
<i>pinaster</i>	<500
<i>sylvestris</i>	<500
<i>contorta</i>	<500
Pins à 5 feuilles	<50
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<50?
<i>Populus</i>	
<i>Leuce</i>	>5000
<i>Aigeros, etc</i>	<200 (Italie)
<i>Prunus avium</i>	<50
<i>Betula</i>	100
<i>Alnus</i>	100
<i>Juglans</i>	<50?
<i>Castanea</i>	100

Utilisant la même 'stratégie', le programme français d'amélioration des mélèzes conduit par l'INRA a permis la création à partir de 1979 jusqu'à ce jour de plus de 1100 familles hybrides issues de croisements contrôlés. Ces familles sont toujours en évaluation à travers la France. Si certaines familles hybrides apparaissent bien vigoureuses, voire très vigoureuses, de nombreuses combinaisons sont moyennes voire médiocres pour la vigueur

² Projet européen de mise en réseau d'infrastructures liées à l'amélioration génétique des arbres forestiers

mais aussi pour de nombreux autres caractères (architecture, propriétés du bois). Le déchet apparaît donc important.

La démarche poursuivie - partout en Europe et jusqu'en 1985 en France- basée sur des recombinaisons essentiellement *aléatoires* entre géniteurs, suivies de leur évaluation/sélection est donc loin d'être rationnelle et est opérationnellement très coûteuse. Aussi, à partir de 1986, nous avons décidé d'arrêter cette approche et de nous donner les moyens d'une meilleure compréhension de la vigueur hybride afin d'optimiser la phase de recombinaison entre géniteurs.

2. Supériorité hybride et hétérosis

De très nombreux résultats sur le comportement des hybrides interspécifiques de mélèze ont été publiés et montrent d'une manière générale la supériorité moyenne des hybrides par rapport au mélèze d'Europe et/ou du Japon pour plusieurs caractères : phénologie, survie, croissance, architecture, propriétés du bois, résistance aux maladies. Une synthèse publiée en 1989 (Pâques 1989) l'illustre pour la croissance en hauteur mais aussi pour d'autres propriétés pour lesquelles l'hybride apparaît supérieur ou au moins intermédiaire (Tableaux V et VI).

Tableau V. Supériorité de l'hybride interspécifique (en %) par rapport au mélèze d'Europe (EL) et du Japon (JL) pour la croissance en hauteur (tableau extrait de Pâques (1989) et réactualisé)

Age	Hybrids	EL	JL	Controls	Authors
2	4 FS	+19 - +39		3 FS fam. Artific.prov.	Nilsson, 1959
	14 FS	+15 - +58		20 FS fam. Sudetan prov.	Vincent & Machanicek, 1972
4	11FS	+3.1 - +5.7		6 FS	Malm and Stener 2002
			+9.2 - +20	9 FS	
5	8 FS ELxJL	+6		7 EL FS + 1 SO	Baltunis et al., 1998
	+1 SO		+24	7 FS	
5	9 FS JLxEL	+9		7 EL FS + 1 SO	Baltunis et al., 1998
			+28	7 FS	
6 to 15	?	+5 - +22		?	Bolland et al.,1977
7	3 SO	+33 - +40		1 Sudetan prov.	Vincent & Fer, 1965
7	4 FS	+40 - +55		3 FS fam. Sudetan prov.	Reck, 1977
		+2 - +13		4 OP fam. (best one)	
7	7 FS	+7 - +50		1 artif.prov.	Keiding, 1962
		+8 - +33			
7-8	Pool of 7 SO	>	= or >	Commercial seed lots	Philippe et al. 2002
8	1 SO	+42		1 Sudetan prov.	Nanson & Sacré, 1978
			+35	1 artif.prov.	
10	36 FS	+2.4 - +33		5 stands + 1 SO	Schneck et al. 2002
11	21 FS	+5 - +22		16 OP fam.	Sindelar, 1988
15	1 SO	+26		1 Polonica prov.	Bellon, 1967
19	25 FS	+10 - +14		14 FS fam.	Hering et al. 1989
			+21 - +24	6 FS fam.	

20	?	+140		?	Scamoni, 1977
21	1 SO	+19		1 Sudetan prov.	Ferrand & Bastien, 1985
			+9	1 prov.	
22	8 FS	+4 - +19		1 artif.prov.	Keiding, 1980
	20 FS		+3 - +32	1 prov.	
25	15 FS	+9		7 FS fam.	Braun & Hering, 1987
33	1 FS	+12		1 artif.prov.	Gothé, 1987
			+7	1 prov.	
39	?	-5		?	Scamoni, 1977
			+0.5	?	

FS= famille de pleins-frères / SO = descendance de verger/ prov = provenance

Tableau VI. Classement relatif du mélèze hybride (HL) et de ses parents (EL, JL) pour divers caractères (1 = meilleur / 3 = pire) (d'après Pâques 1989).

Traits	age	EL	JL	HL	Authors
Flushing	5	2	3	1	Lacaze & Lemoine, 1965
SO2 tolerance	6 to 15	2		1	Bolland et al.,1987
Snow breakage	11	2		1	Sindelar, 1988
Stem form	4	1	3	2	Malm and Stener 2002
	6 to 15	2		1	Bolland et al.,1987
	7-8	1	2	1	Philippe et al. 2002
	8	1	3	2	Nanson & Sacré, 1978
	11	2		1	Sindelar, 1988
	13	3	2	1	Lacaze & Birot, 1974
	19	1		2	Hering et al.,1988
	21	2		1	Reck, 1977
Branching	4	1	2	2	Malm and Stener 2002
	13	3	2	1	Lacaze & Birot, 1974
	17	1	3	2	Reck, 1977
Wood density	8	1	3	2	Nanson & Sacré, 1978
	15	1		2	Reck, 1977
	15	1	3	2	Deret & Keller, 1979
	28	3	2	1	Reck, 1980
Volume shrinkage	8	3	1	2	Nanson & Sacré, 1978
	15	2	1	2	Deret & Keller, 1979
	28	3	1	2	Reck, 1980
Mechanical properties	15	2	3	1	Deret & Keller, 1979

De la même manière, nos travaux montrent à travers un vaste réseau de tests de descendance aux conditions écologiques variées cette supériorité moyenne des hybrides par rapport au mélèze d'Europe et/ou du Japon par exemple pour la croissance en hauteur (Pâques 2002 ; Schneck *et al.* 2002) mais aussi pour la résistance au chancre (*Lachnellula willkommii*) (Sylvestre-Guinot *et al.* 1999) et pour certaines propriétés du bois (quantité de duramen, teneurs en extraits, module d'élasticité) (Pâques et Rozenberg 1995).

Pour les autres espèces forestières utilisées en hybridation interspécifique, de très nombreux exemples de supériorité des hybrides ont été publiés essentiellement en termes

de vigueur et/ou de résistance à des maladies ou insectes (Wright 1976, Zobel et Talbert 1984, Dungey *et al.* 2000).

Dans la littérature forestière, cette supériorité est couramment appelée ‘vigueur hybride’ ou ‘hétérosis’ (e.g. Nanson 2004, p.120) et a souvent été utilisée abusivement pour démontrer la vigueur hybride. En effet, cette démonstration cache trois problèmes majeurs :

- i) la grande variabilité observée entre familles hybrides en termes de niveau de supériorité : si en moyenne les hybrides sont supérieurs aux espèces parentes et si certaines familles leur sont bien supérieures, un grand nombre sont intermédiaires voire souvent inférieures aux parents. Cela impose de travailler sur un grand nombre de combinaisons, ce qui est exceptionnellement le cas comme le montre le Tableau V ci-dessus.
- ii) la confusion entre supériorité liée à une complémentarité de caractères entre espèces et à l’hétérosis *sensu stricto* (Fig. 1).

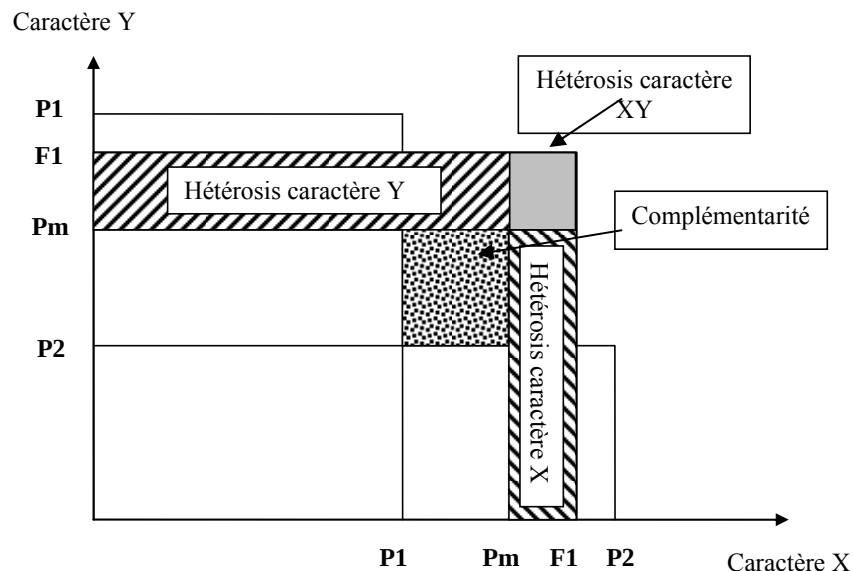


Fig. 1. Supériorité hybride : complémentarité et hétérosis :
(P₁, P₂ = valeurs des parents ; P_m = valeur moyenne des parents et F₁ = valeur de l'hybride)
(d'après Grafius 1959, in Gallais 2009.)

- iii) le choix inadéquat des témoins d'espèces pures pour démontrer la vigueur hybride ou hétérosis : ces témoins ont rarement un lien génétique avec les hybrides.

En effet, selon la définition de Shull (1948), l'hétérosis ou la vigueur hybride est la supériorité de l'hybride par rapport à la performance moyenne de ses deux parents (*hétérosis moyen ou relatif*). Sous sa forme agronomique, elle correspond à la supériorité de l'hybride par rapport au meilleur parent (*hétérobeltiosis*). Dans les deux cas, les parents font souvent référence à des lignées homozygotes à partir desquelles sont produits les hybrides. Chez les arbres forestiers, des lignées homozygotes peuvent difficilement être

obtenues. La comparaison pourra se faire au mieux entre familles d'hybrides interspécifiques et familles d'hybrides intraspécifiques impliquant les mêmes géniteurs ou entre une population d'hybrides et les populations des deux espèces pures dont sont issus les hybrides ou dans de rares cas, entre descendances hybrides (éventuellement clonées) et leurs parents clonés. Dans tous les cas, les mêmes parents devront être utilisés en intra- et inter-croisements.

Les supériorités illustrées dans les Tableaux V et VI pour les mélèzes mais aussi celles publiées pour la plupart des espèces forestières à ce jour (Pâques, rapport TREEBREEDX sur l'hybridation interspécifique des espèces forestières en Europe), ne correspondent donc pas à de l'hétérosis *sensu stricto*.

Si elles permettent bien de mettre en évidence l'intérêt de certains hybrides interspécifiques par rapport à des témoins -la plupart du temps, témoins de programme d'amélioration ou témoins commerciaux (« *standard heterosis* » ou « *economic heterosis* ») - et de motiver leur utilisation commerciale, ces supériorités ne permettent donc pas de documenter l'hétérosis chez les arbres forestiers ni d'appréhender les mécanismes biologiques sous-jacents. Des pédigrées apparentés et des plans de croisements particuliers sont pour cela un pré-requis indispensable.

3. Conditions de succès de l'hybridation interspécifique

Le succès de l'hybridation interspécifique en agronomie comme en foresterie dépend de plusieurs facteurs qui sont autant de questions de recherche. Ce sont :

- 1) L'aptitude au croisement des espèces,
- 2) La complémentarité des caractères entre espèces,
- 3) La présence d'hétérosis ou vigueur hybride pour la croissance mais aussi pour les autres propriétés d'intérêt (adaptation, résistance aux maladies, etc),
- 4) La présence d'autres caractéristiques biologiques d'intérêt comme la plasticité, l'homogénéité des variétés,
- 5) La connaissance des conditions spatio-temporelles qui optimisent l'expression de l'hétérosis,
- 6) La possibilité d'orienter le choix de populations et de géniteurs hétérotiques,
- 7) La possibilité de produire en masse les variétés hybrides.

3.1. L'aptitude au croisement des espèces

L'hybridation interspécifique est souvent limitée au sein d'un genre donné par des barrières pré-zygotiques qui empêchent une pollinisation efficace et/ou la fécondation (barrières géographiques, barrières phénologiques (protandrie ou protogynie) ou d'autres mécanismes physiologiques ou génétiques d'incompatibilité) mais aussi post-zygotiques avec des avortements possibles tout au long du cycle de développement de l'embryon post-fécondation. D'une manière assez générale, plus la distance génétique entre espèces est grande, plus l'hybridation interspécifique est difficile, voire impossible. De nombreux exemples illustrent cela chez les arbres forestiers : dans le genre *Populus* entre section *Populus* et les autres sections (*Aigeros*, *Tacamahaca*, etc) (Eckenwalder 1996) ;

nombreux exemples sur pins (voir synthèse dans Wright 1976), et sur Eucalyptus entre sous-genres (Griffin et al. 1988).

Dans le genre *Larix*, une dizaine d'espèces sont couramment reconnues ainsi que plusieurs sous-espèces, toutes distribuées dans l'hémisphère nord (voir carte page suivante). Elles sont réparties en deux sections '*Multiseriales*' (3 séries) et '*Larix* ou *Pauciseriales*' (6 séries) (Bobrov 1972, in Boratynski 1986) sur base de critères morphologiques. Néanmoins les espèces du genre *Larix* sont peu différenciées génétiquement. Diverses phylogénies ont été proposées montrant parfois des regroupements non attendus sur base de leur origine géographique ou de leur classification morphologique (Fig.2).

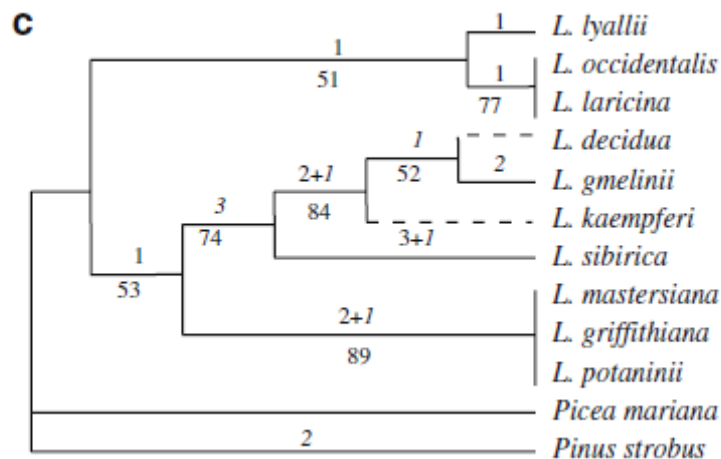


Fig.2. Arbre phylogénétique proposé par GrosLouis et al. 2005 (basé sur 2 régions intergéniques d'ADN chloroplastique et 4 introns d'ADN mitochondrial)

Des hybrides naturels ont été observés par plusieurs auteurs dans les zones de contact des espèces en Eurasie et en Amérique du Nord mais de nombreux hybrides artificiels ont été aussi obtenus par croisements contrôlés (Tableau VII). Cela est particulièrement vrai dans la section Pauciseriales, en intra- ou en inter-séries, quel que soit le continent d'origine ou la distance géographique. Dans la section Multiseriales, les résultats connus se limitent aux espèces américaines. Par contre, à notre connaissance, le seul hybride inter-sections apparemment obtenu à ce jour concerne l'hybride *Larix kaempferi* x *L. mastersiana* (Wang et Ding 1989).

Cependant même dans la section Pauciseriales, certaines combinaisons apparaissent non possibles ou quasi infructueuses (Avrov 1982). C'est le cas par exemple des croisements entre *Larix olgensis* et *dahurica*, ou entre *Larix laricina* et *Larix decidua* que nous avons testé à plusieurs reprises sans succès ; par contre, l'hybridation entre *Larix laricina* et *Larix kaempferi* est possible comme nous l'avons montré pour la première fois (Pâques 1992) mais ce croisement reste très difficile (quelques graines fertiles).

Deux hybrides sont particulièrement importants pour les forestiers : *L. x eurolepis* (*L. decidua* x *L. kaempferi* et leur réciproque) en Europe et plus récemment en Amérique du Nord et *L. gmelinii* x *L. kaempferi* en Asie (Japon, Corée, Chine).

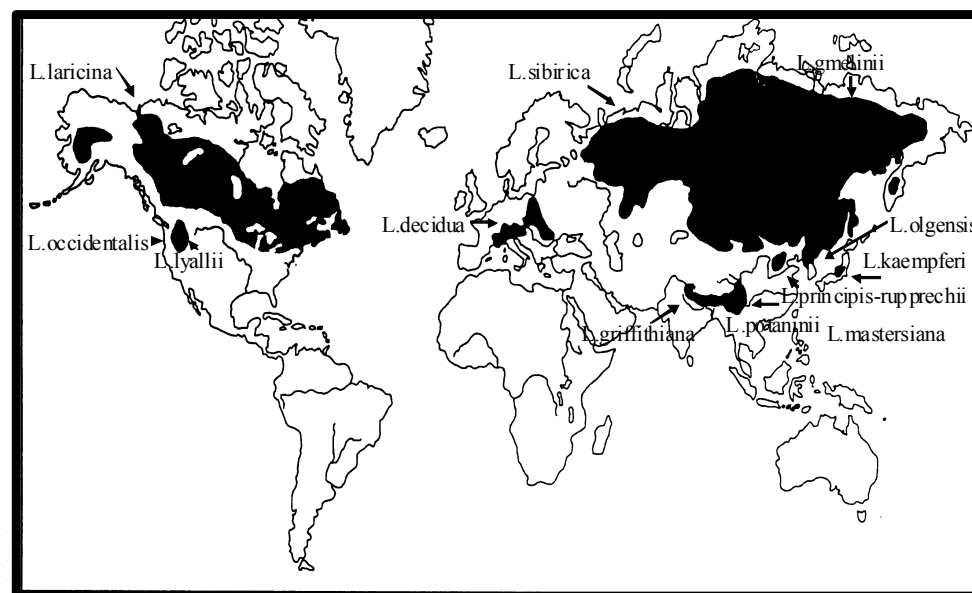
Malgré leur éloignement géographique et leurs différences morphologiques -probablement parmi les plus importantes dans le genre (appareil végétatif et reproducteur)-, la production artificielle par croisement contrôlé de l'hybride entre le mélèze d'Europe et le mélèze du Japon (*L. decidua* x *L. kaempferi*) n'est pas *a priori* plus compliquée que la production d'hybrides intraspécifiques. Suite à une campagne de croisements contrôlés impliquant 9 clones de mélèze d'Europe et 9 clones de mélèze du Japon en croisements intra- et inter-spécifiques (244 croisements), nous avons montré (Pâques 1994) que les caractéristiques des graines (Poids de 1000 graines et taux de germination) sont très proches entre croisements intra- et inter-spécifiques. Par contre, les rendements en graines (pourcentage de graines pleines, nombre de graines pleines par cône) sont plutôt en faveur des hybrides interspécifiques quand le mélèze d'Europe est utilisé comme parent femelle mais en faveur des hybrides intra-spécifiques quand le mélèze du Japon est utilisé comme parent femelle. Par ailleurs, les chances de succès d'obtention d'hybrides et les rendements en graines sont plus grands quand le mélèze d'Europe est utilisé comme parent femelle.

Tableau VII. Hybrides interspécifiques connus dans le genre *Larix*, soit en conditions naturelles (hachuré), soit artificielles (grisé).

		Multiserials					Pauciserials									
	♀ ♂	<i>griffithiana</i>	<i>lyallii</i>	<i>mastersiana</i>	<i>occidentalis</i>	<i>potanini</i>	<i>cajanderi</i>	<i>decidua</i>	<i>gmelinii</i>	<i>kaempferi</i>	<i>kurilensis</i>	<i>laricina</i>	<i>olgensis</i>	<i>principis-rupprechtii</i>	<i>sibirica</i>	<i>sukaczewii</i>
Multiserials	<i>griffithiana</i>															
	<i>lyallii</i>				x (1)											
	<i>mastersiana</i>															
	<i>occidentalis</i>															
	<i>potanini</i>															
Pauciserials	<i>cajanderi</i>															
	<i>decidua</i>								x (2)	x (3)			x (4)		x (4)	x (4)
	<i>gmelinii</i>						x (5)			x (6)				x (7)		
	<i>kaempferi</i>			x (7)				x (3)	x (7)				x (7) (8)	x (7)		
	<i>kurilensis</i>							x (9)								
	<i>laricina</i>							échec (10)		(x) (10), (4)			échec (4)		(x) (4)	(x) (4)
	<i>olgensis</i>														x (4)	x (4)
	<i>principis-rupprechtii</i>												x (7)			
	<i>sibirica</i>							x (7)	x (5) (8)	x (12) (8)				x (12)		
	<i>sukaczewii</i>							x (4)							x (13)	

- (1) Carlson et Blake 1969
- (2) Sindelar et Frydl 1991
- (3) Henry et Flood 1919
- (4) Avrov 1982
- (5) Milyutin et Vishnevetskaia, 1995
- (6) Moriguchi et al. 2008
- (7) Wang et Ding 1989
- (8) Sun XiaoMei et al. 2008
- (9) Nekrasov, 1993
- (10) Pâques 1992 ; Fowler et al. 1995
- (11) Deryuzhkin 1971
- (12) Shi YanJiang et al. 2002
- (13) Dylis 1947, in Putenikkin 2002.

Aire naturelle des espèces du genre *Larix*



3.2. Complémentarité des caractères entre espèces

Un des attraits majeurs de l'hybridation interspécifique pour les améliorateurs est la possibilité de combiner dans l'hybride les propriétés favorables et complémentaires des deux espèces parentales. Sur cette base, de nombreux hybrides interspécifiques (mais aussi inter-populations) ont été tentés pour combiner par exemple forte croissance et meilleure résistance au froid (ex. *Picea sitchensis* x *P.omorika*, *Picea abies* inter-populations, *Pinus pinaster* inter-populations, *Pseudotsuga* inter-populations) ou résistance à la sécheresse (*Pinus pinaster* inter-populations) ; croissance et résistance à des maladies (ex. peupliers euraméricains et interaméricains, *Pinus strobus* x *P.peuce*, *Pinus sylvestris* inter-populations, *Thuja plicata* x *T.standisii*, *Castanea crenata* x *C.sativa*,) ; croissance et architecture (ex. *Pinus contorta* inter-populations, *Pinus pinaster* inter-populations, *Pinus sylvestris* inter-populations) (voir revue par Pâques – TREEBREDEX). De nombreux autres exemples existent ailleurs dans le monde (Zobel et Talbert 1984) en particulier pour les pins sub-tropicaux (Dungey 2001) et les Eucalyptus (Eldridge et al. 1993, Verry 2000).

Chez les mélèzes, la complémentarité entre mélèze d'Europe et mélèze du Japon est *a priori* évidente pour plusieurs caractères d'adaptation, de croissance, de forme et de qualité du bois (voir Tableau XIV).

Sans nier l'existence de cas de complémentarité de caractères réussie, force est de constater que les exemples bien documentés sont rares ou le succès partiel. Ils concernent surtout les cas de transfert de résistance à une maladie ou un insecte (ex. sur pins blancs (Blada 2000, 2004) : transmission de la résistance à la rouille courbeuse des pins *peuce* et *wallichiana* au pin *strobus* ; sur *Thuja plicata* x *T.standisii* (Søgaard 1956) : résistance à *Didymascella thujina* ; sur *Castanea sativa* x *C.crenata* : résistance à *Phytophthora*, etc). Des exemples de transfert ou de complémentarité existent aussi pour d'autres caractères : aptitude à l'enracinement (peupliers de la section *Tacamahaca* et *Populus nigra* vers *P.deltoides* (ex. Zsuffa 1974), *Populus alba* vers les autres représentants de la section *Leuce* (ex. Zsuffa 1979) ; extension de la saison de végétation (*Populus trichocarpa* x *P.deltoides*, Ceulemans et al. 1992) ; caractères morphologiques foliaires complémentaires entre *Populus trichocarpa* et *P. deltoïdes* (Stettler et al. 1996).

Sur mélèze hybride (*Larix decidua* x *L.kaempferi*), nous avons pu montrer à l'aide d'inoculations artificielles sur un grand nombre de clones hybrides (>280) issus de fonds génétiques variés la résistance presque totale de l'hybride au chancre du mélèze (*Lachnellula willkommii*), comparable à celle observée chez le parent japonais (*Sylvestre-Guinot et al. 1999*). Cela laisse penser à un véritable transfert de gènes de résistance à partir du parent japonais ; néanmoins une démonstration rigoureuse de la transmission de la résistance par le mélèze du Japon reste à faire à partir de plans de croisements adaptés car une liaison entre niveau de résistance et vigueur (forte chez l'hybride) n'est pas à exclure (Delatour et Sylvestre-Guinot 2002).

Cependant pour les mélèzes comme pour les autres espèces, il est souvent difficile de conclure sur le succès de cette complémentarité de caractères chez l'hybride pour les trois raisons principales déjà évoquées plus haut: i) le manque de vraies références permettant de comparer les hybrides interspécifiques avec les hybrides intraspécifiques correspondant

des deux espèces parentales et/ou ii) le faible nombre de combinaisons hybrides créées et testées, et/ou iii) la forte variabilité génétique souvent observée entre familles hybrides.

3.3. Hétérosis ou vigueur hybride

Bien démontré et documenté pour de nombreuses plantes de grande culture (voir Gallais 2009) faisant l'objet de programmes d'amélioration souvent anciens et pourvus de grands moyens, l'hétérosis a été très fréquemment mis en avant par les forestiers et les améliorateurs forestiers comme atout majeur de l'hybridation interspécifique (ou inter-populations). La supériorité observée sur quelques hybrides chez de nombreuses espèces a longtemps stimulé leurs travaux d'hybridation. Néanmoins encore aujourd'hui, les preuves mêmes de l'existence de l'hétérosis sont extrêmement rares. Comme indiqué plus haut, la seule supériorité observée des hybrides sur des témoins divers ne peut pas être considérée comme de l'hétérosis au sens strict.

La mise en évidence de l'hétérosis sur plantes agricoles est souvent facilitée par l'utilisation de lignées pures. Ces lignées homozygotes permettent ainsi d'obtenir des hybrides de 1^{ère} génération (F₁) avec des niveaux d'hétérosis exacerbés, donc plus faciles à mettre en évidence, et génétiquement uniformes. Ces lignées sont obtenues par cycles d'autofécondation ou chez certaines espèces par haplodiploïdisation. A l'opposé chez les arbres forestiers -souvent très hétérozygotes- des lignées pures ne sont pas disponibles et leur obtention par autofécondation est soit impossible (ex. espèces dioïques comme les peupliers), soit peu réalisable.

En effet, chez les plantes dioïques, pour atteindre le niveau de lignées homozygotes (coefficient de consanguinité de 0.98), 18 générations de croisement frère x sœur seraient nécessaires, ce qui est irréaliste chez les arbres forestiers (un cycle = au moins 10-15 ans dans le meilleur des cas). Ce même niveau de coefficient de consanguinité serait atteint plus rapidement par autofécondation (seulement 6 générations ; $F_n = 1 - (0.5)^n$). Ce qui reste peu réaliste chez les arbres forestiers, d'autant plus que chez les espèces les plus étudiées (Pinaceae chez les Gymnospermes), l'autofécondation se traduit souvent par une très forte dépression de consanguinité. Elle se manifeste par des avortements post-fertilisation massifs, la production d'une très forte proportion de graines vides, des taux de germination nuls ou très faibles et/ou des anomalies ultérieures en termes de survie et de croissance.

Par exemple dans une étude de comparaison des possibilités d'utilisation de l'autofécondation chez les mélèzes (Pâques 1994), nous avons montré des taux de réussite en croisement nettement plus faibles qu'en interfécondation avec une forte dépression en termes de pourcentage de graines pleines (9 à 28 fois plus faibles), de poids de 1000 graines et de taux de germination.

Une compilation récente par Williams (2007) montre clairement que beaucoup d'espèces de Pinaceae sont caractérisées par un fardeau génétique particulièrement lourd avec des nombres d'équivalents létaux parmi les plus élevés dans le monde du vivant (6-10.8 contre 2.3, 2.2 et 0.8 par exemple chez l'homme, la drosophile ou le phlox). Ce que nous confirmons chez les mélèzes (Pâques 1994) avec des valeurs encore supérieures : 11.4 et 13.4 respectivement pour le mélèze d'Europe et le mélèze du Japon.

Cette forte dépression de consanguinité liée à l'autofécondation mais aussi à des formes plus légères de consanguinité et l'indisponibilité conséquente de lignées pures compliquent non seulement la démonstration elle-même de l'hétérosis mais aussi la mise en évidence des mécanismes génétiques sous-jacents. Nous y reviendrons.

En l'absence de lignées homozygotes pour chaque espèce parentale, l'étude de l'hétérosis chez les arbres forestiers nécessitera :

- 1) des plans de croisements combinant les mêmes parents en croisements intra- et inter-spécifiques,
- 2) un nombre représentatif de parents de chaque espèce permettant d'obtenir un grand nombre (plusieurs dizaines) de combinaisons hybrides,
- 3) un nombre suffisant (30 ?) de descendants par famille,

Et par ailleurs,

- 4) un suivi sur de nombreux sites d'expérience (pour couvrir les régions/conditions d'utilisation),
- 5) et un suivi sur le long terme (au-delà de la phase juvénile, >20 ans).

Comme l'a souligné Stettler *et al.* (1996), la très forte variabilité géographique au sein de la plupart des espèces forestières ajoute un niveau de complexité supplémentaire dans le choix des parents en vue de leur recombinaison et dans le choix des sites expérimentaux.

Par ailleurs, le schéma expérimental utilisé pour l'installation de ce matériel doit minimiser autant que possible la compétition entre hybrides inter- et intra-spécifiques au cours du temps. Pour des raisons évidentes d'encombrement spatial, c'est une contrainte expérimentale très forte chez les arbres par rapport aux autres plantes : elle limite vite la précision d'estimation des paramètres génétiques et la durée de l'expérience par suite d'une réduction progressive des effectifs par famille au cours des éclaircies.

Jusqu'à présent, l'ensemble de ces conditions n'ont été que très exceptionnellement réunies chez les arbres forestiers. Des expériences répondant au moins aux 3 premières conditions - qui sont primordiales-, existent selon notre enquête à l'échelle européenne, au niveau interspécifique sur **peuplier** (en France : un factoriel 14x13 combinant *Populus deltoides*, *P.trichocarpa* et *P.nigra* et en Italie : un triple diallèle 12x12 pour *P.deltoides*, *P.nigra* et *P.deltoides* x *P.nigra*) et sur **mélèze** (en France : un diallèle 18x18 combinant *Larix decidua* et *L.kaempferi*). A une échelle plus réduite, on peut citer les plans de croisements sur pins blancs (2 factoriels 5x5 et 7x3 sur *Pinus strobus* x *P.peuce* et 1 factoriel 7x4 sur *P.strobus* x *P.wallichiana*) en Roumanie. En-dehors de l'Europe, sur des espèces commercialement très importantes et valorisées en hybridation interspécifique comme les **Eucalyptus** et les **pins sub-tropicaux**, les exemples sont aussi étonnamment rares (voir Volker *et al.* 2008 pour Eucalyptus et Dungey 2001 pour les pins) : le plan le plus riche étant encore aujourd'hui probablement celui de Volker *et al.* 2008 sur *Eucalyptus globulus* x *E.nitens* (7x 26 intra *globulus*, 7x14 hybrides et 10x10 intra *nitens*).

Les études au niveau inter-populations se heurtent actuellement essentiellement au même problème (Pâques, synthèse TBDX 2009).

Ce point rapide montre clairement la faiblesse des bases expérimentales pour l'étude de la vigueur hybride chez les arbres forestiers et la nécessité de disposer de plans de croisements ambitieux dans leur structure (recombinaisons intra- et inter-) et par le nombre de géniteurs recombinaisonnés.

Expression de l'hétérosis

Comme indiqué plus haut, l'hétérosis est traditionnellement estimé chez les plantes par rapport à la performance moyenne des deux lignées pures dont l'hybride est issu ou par rapport à la performance de la meilleure des deux. Ces références n'étant pas disponibles chez les arbres forestiers, l'hétérosis est exprimé par les auteurs forestiers comme :

$$He = (H - (P1 + P2)/2) / (P1 + P2)/2$$

avec différentes interprétations des termes :

- 1) H = valeur moyenne de l'ensemble des combinaisons hybrides (familles de pleins-frères) entre P1 et P2 ; P1 et P2 = valeur moyenne de l'ensemble des combinaisons intra-spécifiques (familles de pleins-frères ou de demi-frères) des espèces (populations) P1 et P2 ;
- 2) H = valeur moyenne d'une combinaison hybride (moyenne des familles de pleins-frères) ; P1, P2 = valeurs moyennes de la combinaison intra-spécifique (moyennes des familles de pleins-frères) de la population 1 et 2 ; proposé par Harfouche *et al.* 2000 dans une étude de l'hybridation inter-populations.
- 3) Quand il y a possibilité de multiplier végétativement les parents de l'hybride entre deux individus P1 et P2, P1, P2 représentent les valeurs clonales des parents 1 et 2 (Dillen *et al.* 2009).

La première expression est souvent appelée '*hétérosis moyen*', la seconde '*hétérosis spécifique*'. Dans tous les cas, l'hétérosis peut être exprimé en fonction du meilleur des deux parents (appelé *hétérobeltiosis*).

$$He = (H - \max(P1, P2)) / \max(P1, P2)$$

La manière même d'exprimer l'hétérosis chez les arbres forestiers par rapport aux plantes agricoles ne correspond donc plus exactement à l'idée que l'hétérosis et la dépression de consanguinité sont deux aspects d'un même phénomène, par lequel la vigueur hybride perdue par suite de la consanguinité (autofécondation) est restaurée par des inter-croisements (Falconer et Mackay 1996). *L'hétérosis calculé à partir de parents très hétérozygotes correspondrait ici plutôt à un surplus d'hétérozygotie apportée par des fonds génétiques (espèces, populations) très différents.*

Alors que l'hétérosis est surtout observé et recherché chez beaucoup de plantes agricoles (ex. maïs, blé, riz, tomate, piment, palmier à huile) pour des caractères liés à la reproduction (rendement en grains, taille des épis, nombre et poids des fruits), l'intérêt se porte prioritairement chez les arbres forestiers vers les caractères de croissance mais aussi vers d'autres caractères d'adaptation, d'architecture, de propriétés du bois, de résistance aux pathogènes.

L'illustration de l'hétérosis (ou même simplement de la supériorité des hybrides) pour des caractères reproductifs est très rare chez les arbres forestiers alors qu'il s'agit de caractères importants pour les améliorateurs forestiers, en particulier pour les phases de production en masse de semences en vergers à graines d'hybridation. Les seuls exemples que nous connaissons concernent l'abondance de la floraison chez le mélèze hybride (Matyssek et Benecke 2005) et l'augmentation du poids moyen des fruits et des graines chez l'hybride *Juglans regia* x *J.nigra* (Makhmet *et al.* 1974).

Le tableau suivant présente quelques résultats parmi les mieux documentés dans la littérature sur les niveaux d'hétérosis strict, observés pour des caractères d'intérêt sylvicole. Ces exemples montrent clairement des niveaux d'hétérosis moyen d'ampleur très variable, positifs, négatifs ou nuls (Tableau VIII). Ils varient d'un genre à l'autre et d'un caractère à l'autre. Mais d'une manière générale, les plus fortes valeurs d'hétérosis favorable sont rencontrées pour les caractères de vigueur et surtout pour le volume des tiges. Pour les propriétés du bois, la valeur des hybrides est souvent intermédiaire entre celles des deux parents.

Ces exemples laissent aussi penser que d'autres facteurs peuvent influencer son expression, tels que *l'origine génétique* des populations parentes (Harfouche *et al.* 1995, 2000 ; Volker *et al.* 2008), le *sens du croisement* (Major *et al.* 2005), et les *conditions écologiques* des sites de plantation (Kain 2003 ; Harfouche *et al.* 1995, 2000 ; Dieters et Brawner 2007 ; Wu et Stettler 1997 ; Hyun 1976). Les quelques rares exemples parmi les mieux documentés de la littérature forestière (Tableau IX) montrent des situations contrastées selon les expériences et les espèces avec des hétérosis par rapport au meilleur parent soit optimal dans les meilleures stations (fertilité, climat moins stressant, etc) ou inversement optimal dans les stations marginales ou les moins fertiles. Malheureusement, ces expériences ne sont pas ou sont répétées seulement sur un faible nombre de sites (2 à 3).

Tableau VIII. Exemples de valeurs d'hétérosis *sensu stricto* : moyen et par rapport au meilleur parent (revue bibliographique)

Hybrides	Plan croisement	Caractères	Age (ans)	Hétérosis moyen (spécifique) (%)	Hétérobeltiosis (%)	Remarques	Auteurs
<i>Eucalyptus globulus</i> x <i>E. nitens</i>	<i>globulus</i> : factoriel 7x26 <i>nitens</i> : demi-diallèle 10 <i>nitens</i> x <i>globulus</i> factoriel 7x14	Survie	10	< parents	<	En fonction de la population de <i>globulus</i> Equivalent à l'hétérosis inter-populations <i>globulus</i> défavorable	Volker <i>et al.</i> 2008
		Diamètre	10	+6 ^{ns} - +7*	-0.8- +5.7		
		Pilodyn	6	-2 ^{ns} - -2ns	-5.5- -1.5		
<i>Pinus elliotii</i> x <i>P.caribaea</i>	<i>elliottii</i> : factoriel 6x6 <i>caribaea</i> : factoriel 6x6 <i>elliotti</i> x <i>caribaea</i> : factoriel 12x12	Hauteur	12	-0.6ns- +5.4 *	-8- -1.2	En fonction du site	Kain 2003
		Diamètre	12	+6.1* - +6.9*	-3.2- -0.5		
		Volume	12	+9.6*- +20.1*	-13.1- -1.3		
		Volume ss	12	+18.8*- +29.9*	-2.5- +9.3		
		écorce					
		Rectitude	12	+9.0*- +9.3*	+2.4- +0.8		
		Densité	12	-6.6* - -3.0*	-12.2- -4.0		
		Densité bois initial	12	-7.2*- -1.3*	-11.4- -10.8		
		Densité bois final	12	+2.4*- +4.4*	-6.1- +1.6		
		Proportion bois final	12	-12.2*- -7.6*	-30.1- -32.4		
		Angle du fil	12	-1.0ns-+14.8*	-9.4- +14.7		
<i>Pinus elliotii</i>	<i>elliottii</i> : factoriel	Hauteur	15	+1- +4.2	-6.8- 0	En fonction du site	Dieters et Brawner

<i>x P.caribaea</i>	6x6 <i>caribaea</i> : factoriel 6x6 <i>elliotti x caribaea</i> : factoriel 12x12	Volume Acc.annuel moyen Volume	15 15	+12.7- +31.3 +5.5- +23	-9.6- +13.6 -10.1- +17		2007
<i>Pinus strobus</i> <i>x wallichiana</i> (<i>griffithii</i>)	<i>strobus</i> : une famille demi-frère <i>wallichiana</i> : une famille demi-frère <i>strobus</i> x <i>wallichiana</i> : factoriel 7x4	Hauteur Diamètre Volume Rouille Rectitude Grosseur branches	9-17 9-17 9-17 9-17 9-17 9-17	+36.4- +22.5 +29- +19.8 +145- +38.7 +61- +94.9 +20.9- 0 +33.3- +24.1	+1- -8.7 +25- -5.5 +63- -14.7 +33- +58.3 0- -6.1 0- +6.3	En fonction de l'âge	Blada 1992, 2004
<i>Pinus strobus</i> <i>x P.peuce</i>	<i>strobus</i> : une famille demi-frère <i>peuce</i> : une famille demi-frère <i>strobus x peuce</i> : factoriel 5x5	Hauteur Diamètre Volume Rouille Rectitude Grosseur branches	17 17 17 17 17 17	+12.5 +21.4 +27.7 +27.3 -14.3 +26.5	-9.4 -10.1 -27.2 -9.7 -26.7 +3.3		Blada 2000
<i>Pinus rigida x</i> <i>P.taeda</i>	<i>P.rigida</i> (22 pollens) Hybrides (86 pollens)	Volume	11	+115.7- +334	+115.7- +334	Fonction du site Supériorité par rapport parent <i>rigida</i>	Hyun 1976
<i>Picea rubens</i> <i>x P.mariana</i>	<i>mariana</i> : factoriel 3x3 <i>rubens</i> : factoriel 3x3 <i>mariana x rubens</i> : factoriel 3x3 <i>rubens x mariana</i> :	Taux de germination Hauteur	1 1	-0.1- -14.4 -7.8- -8.6	-0.3- -14.6 -17.8- -18.5	Selon sens de croisement	Major <i>et al.</i> 2005

	factoriel: 3x3						
<i>Populus deltoides</i> x <i>P.nigra</i>	<i>deltoides</i> : 1 clone <i>nigra</i> : 1 clone <i>deltoides</i> x <i>nigra</i> : 1 combinaison	Hauteur	1	0	?	Valeurs observées sur graphique	Dillen <i>et al.</i> 2009
		Diamètre	1	+2.5	oui		
<i>P.deltoides</i> x <i>P.trichocarpa</i>	<i>deltoides</i> : 1 clone <i>trichocarpa</i> : 1 clone <i>deltoides</i> x <i>trichocarpa</i> : 1 combinaison	Hauteur	1	+20	?	Valeurs observées sur graphique	Dillen <i>et al.</i> 2009
		Diamètre	1	+37	oui		
<i>Populus trichocarpa</i> x <i>P.deltoides</i>	<i>trichocarpa</i> : 1 clone <i>deltoides</i> : 2 clones <i>trichocarpa</i> x <i>deltoides</i> : 1 x 2	Hauteur	2	-5.0- +12.5	-5.6- -17.7	En fonction du site Valeurs observées sur graphique	Wu et Stettler 1997
		Volume	2	+27.3- +65.5	+35- 0		
<i>Populus tremuloides</i> x <i>P.tremula</i>	<i>tremuloides</i> : 6 familles demi-frères <i>tremuloides</i> x <i>tremula</i> : factoriel 6x6	Hauteur	3	+18- +52	+18- +52	En fonction du site Par rapport à <i>P.tremuloides</i> seul	Li et Wu 1997
		Diamètre	3	+19- +44	+19- +44		
		Volume	3	+75- +190	+75- +190		
<i>Pinus pinaster</i> (inter- populations)	Diallèle 10x10 (+/- 2 polycross par croisement)	Hauteur	13	+8.4- +9.5 (-10-+42) (0-+22)	+5.3 (-3.8- +13.8)	En fonction du site Valeurs recalculées	Harfouche <i>et al.</i> 1995, 2000
		Résistance à <i>Matsucoccus</i>	13	+1.1 (-13.0- +12.6)	-16.9 (-85- +12)	Valeurs recalculées	Harfouche <i>et al.</i> 2000
		Rectitude	8	-3 (-56- +59)	?		
		Résistance à <i>Dioryctria</i>	13	-0.4 (-26- +8)	?		

Tableau IX. Expression de l'hétérosis (par rapport au meilleur parent) pour la croissance en fonction de la qualité stationnelle du site (revue bibliographique)

Hybrides	Nombre de sites	Expression selon le site	Meilleur parent	Auteurs
<i>Pinus elliotii</i> x <i>P.caribaea</i>	2	Heterosis optimal pour hauteur, diamètre et volume dans meilleur site	<i>P.caribaea</i>	Kain 2003
<i>Pinus elliotii</i> x <i>P.caribaea</i>	3	Heterosis optimal pour hauteur et volume dans site moins fertile, pour l'accroissement en volume dans le site intermédiaire	<i>P.caribaea</i>	Dieters et Brawner 2007
<i>Pinus rigida</i> x <i>P.taeda</i>	3	Heterosis optimal pour volume dans site le moins favorable	<i>P.rigida</i>	Hyun 1976
<i>Populus trichocarpa</i> x <i>P.deltoides</i>	2	Heterosis optimal pour hauteur et volume dans meilleur site	<i>P.trichocarpa</i>	Wu et Stettler 1997
<i>Populus tremuloides</i> x <i>P.tremula</i>	2	Heterosis optimal pour hauteur, diamètre et volume dans meilleur site	<i>P.tremuloides</i>	Li et Wu 1997
<i>Pinus pinaster</i> (inter-populations)	2	Niveaux d'hétérosis voisins pour hauteur		Harfouche <i>et al.</i> 1995, 2000

A ces facteurs de variation, s'ajoute encore l'âge auquel l'hétérosis est évalué. C'est un facteur de variation particulièrement original par rapport aux autres plantes non pérennes pour lesquelles l'hétérosis est mesuré sur une seule saison de végétation. Chez les arbres forestiers, il semble que les niveaux d'hétérosis ou bien diminuent au cours du temps (ex. Blada 1992, 2004 ; Harfouche 1995 ; Dieters et Brawner 2007 sur pins) ou au contraire augmentent (ex. Li et Wu 1997 sur peupliers ; Volker *et al.* 2008 sur eucalyptus) (Fig.3 et Tableau VIII). Mais une fois encore, ces études manquent de recul puisqu'elles ne concernent que du matériel juvénile (< 13 ans) alors que la plupart des essences forestières ont des révolutions longues de plus de 40-50 ans. L'importance des stades ontogéniques d'une part et des modifications des conditions de compétition entre arbres (modifiant les ressources en lumière, en eau et en éléments chimiques du sol) d'autre part, sur l'expression de l'hétérosis ne sont pas connus.

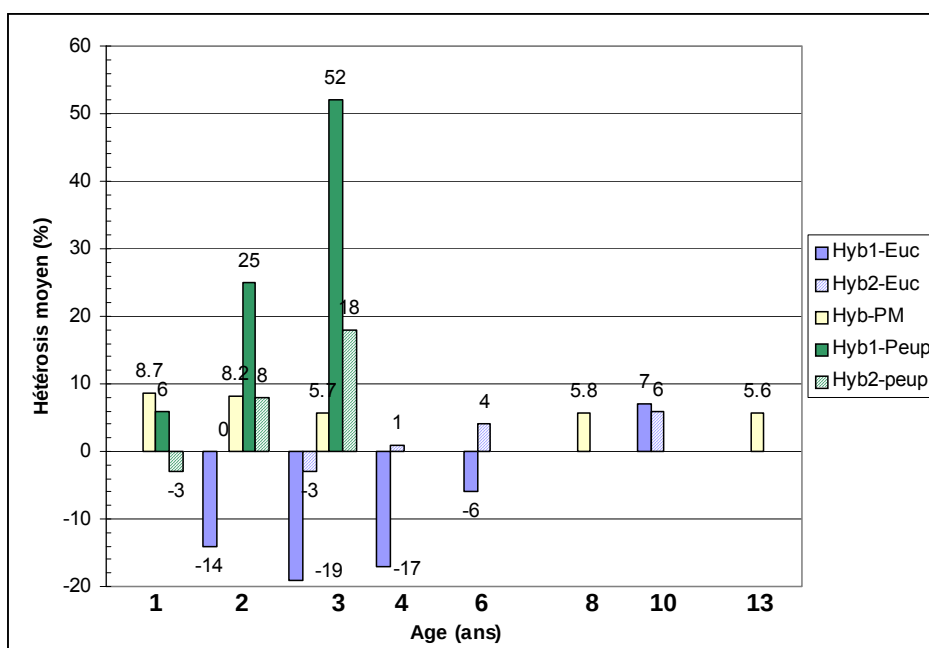


Fig.3. Evolution de l'hétérosis moyen au cours du temps pour la hauteur totale (ex. Hyb1-Euc et Hyb2-Euc : Eucalyptus (Volker *et al.* 2008) ; Hyb-PM : Pin maritime (Harfouche 1995) ; Hyb1-Peup et Hyb2-Peup : Peuplier blanc (Li et Wu 1997)).

Hétérosis en 2^{ème} génération

L'intérêt pour les hybrides se porte prioritairement sur les hybrides de 1^{ère} génération (F_1). En effet, le croisement entre deux individus hybrides de 1^{ère} génération divise théoriquement par deux l'hétérosis (Falconer et Mackay 1996), et la valeur de l'hybride F_2 se situe souvent entre la valeur moyenne des deux parents et la valeur de l'hybride F_1 . Cette chute de performance moyenne liée souvent à une augmentation de la variabilité est connue sous le nom de dépression hybride ('*hybrid breakdown*'). Elle est le résultat des processus de ségrégation et de recombinaison dans des populations hybrides très hétérozygotes, avec augmentation de la proportion d'homozygotes.

Pour les mêmes raisons que celles évoquées plus haut, les exemples bien documentés dans la littérature forestière sont encore plus rares que pour les hybrides de 1^{ère} génération. Le tableau X résume les principaux résultats disponibles. Ce tableau montre que de l'hétérosis positif (favorable) peut encore se rencontrer en 2^{ème} génération au moins chez les pins. Mais selon les auteurs, la dépression hybride est plus ou moins forte pour les caractères de croissance avec dans certains cas, des hybrides F_2 plus vigoureux que les F_1 ; la dépression est marquée pour la rectitude de la tige et les hybrides F_2 ont souvent un hétérosis positif plus fort que les F_1 pour la densité (favorable) et l'angle du fil (défavorable). Dans les deux exemples sur espèces feuillues (peuplier et eucalyptus), les F_2 présentent même des performances inférieures à celles des parents pour la croissance. La dépression est particulièrement marquée dans l'étude sur peuplier mais les résultats cumulent en fait deux effets différents : *dépression hybride* et *dépression de consanguinité* liée à l'appareillement des clones parents F_1 .

Tableau X. Hétérosis (% moyenne des parents) chez les hybrides de 2^{ème} génération
(revue bibliographique)

Hybrides	Plan croisement	Caractères	Age	Hétérosis (%)		Commentaires	Auteurs
				F2	F1		
<i>Pinus elliotii</i> x <i>P.caribaea</i>	Factoriel 6x6 ; F1 non apparentés	Hauteur	15	+1.5 +4.9 +2.6	+3.4 +1.0 +4.2	Fonction du site	Dieters et Brawner 2007
		Volume	15	+8.2 +9.2 +1.4	+19.3 +12.7 +31.3		
		Accroissement en volume	15	+21.5 +6.0 +6.3	+23.0 +5.5 +12.9		
		Hauteur	17	+5.7 +7.0	-0.6 +5.4		
		Diamètre	17	+7.2 +3.4	+6.1 +6.9		
		Volume	17	+19.1 +14.0	+9.6 +20.1		
		Rectitude	17	-6.5 +3.5	+9.0 +9.3		
		Densité	17	+1.3 +1.1	-3.1 -2.4		
		Angle du fil	17	+11.5 +15.4	-1.0 +14.8		
<i>Pinus rigida</i> x <i>P.taeda</i>	Parents F1 non apparentés	Volume	11	+196.7	+196.7	Fonction du site Supériorité par rapport parent <i>rigida</i>	Hyun 1976
			10	+297.5	+334		
			11	+102.9	+115.7		
<i>Eucalyptus nitens</i> x <i>E.globulus</i>	Parents : Clones hybrides F1 non apparentés	Mortalité	4	Légèrement plus forte que pour les espèces- parentes mais pas statistique- ment différent	Significative- ment plus forte que les F2s		Potts <i>et al.</i> 2000
		Surface terrière	4	Légèrement plus faible que les F1s mais pas statistique- ment différent	Significative- ment plus faible que les espèces parentes		
<i>Populus trichocarpa</i> x <i>deltoides</i>	2 croisements entre clones hybrides F1 pleins-frères	Hauteur	2	-59.3 -21.9	-5.6 +9.4	Fonction du site	Wu et Stettler 1997
		Volume	2	-81.8 -57.1	+27.3 +64.3		

L'impact très défavorable de croisements entre parents hybrides F_1 consanguins a été montré par quelques auteurs (*e.g.* Nikles *et al.* 1999 sur pins, Dietze 1974 sur mélèze). Selon Dietze (1974), la dépression est d'autant plus forte que la consanguinité entre parents hybrides F_1 est forte ; par exemple sur mélèze, il observe le classement suivant des hybrides F_2 pour la croissance : hybrides issus de parents F_1 non apparentés > hybrides de parents demi-frères > hybrides de parents pleins-frères.

Par ailleurs, dans les rares exemples disponibles (sur pins), la variabilité intra-familiale des hybrides F_2 n'apparaît pas clairement plus forte que celle des hybrides F_1 (Hyun 1976 ; Kain 2003 ; Dieters et Brawner 2007) quel que soit le caractère, à l'exception de la rectitude de la tige (Kain 2003).

Même avec des performances moyennes éventuellement plus faibles -liées ou non à une dépression de consanguinité-, les hybrides de 2^{ème} génération manifestent souvent une **ségrégation transgressive** avec l'apparition de phénotypes extrêmes : certains individus peuvent ainsi dépasser les performances du meilleur parent et celles de l'hybride F_1 . De tels exemples ont été illustrés à plusieurs reprises sur peuplier par Wu et Stettler (1994, 1997). Sur peuplier comme sur eucalyptus, ces individus aux performances exceptionnelles sont d'ailleurs souvent traqués en sélection par les améliorateurs qui en créent des cultivars produits alors commercialement en masse grâce à une multiplication végétative aisée.

Homéostasie et stabilité GxE chez les hybrides interspécifiques

En amélioration des plantes, quand on parle de stabilité inter-sites des génotypes, on peut le comprendre soit comme la variabilité plus faible des performances moyennes d'un génotype d'un site à l'autre, soit comme l'absence d'interaction génotypes-sites, soit liée à des changements d'échelle, soit à des changements de classement des génotypes selon les sites. L'une et l'autre notion ont une grande importance en amélioration.

La recombinaison entre les génomes de deux espèces avec des systèmes alléliques *a priori* différents produirait des hybrides avec des niveaux d'hétérozygotie plus élevés que ceux des parents. Ces plus forts niveaux d'hétérozygotie permettraient un meilleur tamponnement des conditions environnementales, qui se traduirait par une plus grande stabilité des performances des hybrides à travers sites. C'est le concept d'**homéostasie** génétique proposé par Lerner (1954).

Chez de nombreuses plantes agricoles, il semble que l'hétérosis s'exprime de manière plus forte en milieu marginal (sol chimiquement plus pauvre, climat plus sec, etc) que dans des conditions de culture optimales (irrigation, fertilisation) (Gallais 2009). En fait, les lignées homozygotes utilisées comme témoins –qui représentent des génotypes 'anormaux'- seraient moins bien armées physiologiquement pour se développer en conditions stressantes et le différentiel lignées/hybride serait plus fort dans ces conditions. Un hétérosis plus fort en stations marginales (et réciproquement moins forts en milieux favorables) laisse alors supposer un meilleur tamponnement de conditions écologiques variées par les hybrides.

Un meilleur tamponnement des conditions environnementales avec une réduction de la variabilité intersites peut être observé suite à la présence d'hétérosis (par rapport à la

moyenne des deux parents) dans chaque site avec pour conséquence un hétérosis moyen global à travers tous les sites. Sans que l'hybride ne soit supérieur aux parents dans chacun des sites, il peut même en résulter un hétérosis moyen global par rapport au meilleur parent qui peut être recherché (Tableau XI).

Tableau XI. Exemples d'homéostasie avec un meilleur tamponnement des conditions environnementales par l'hybride

	Exemple 1				Exemple 2			
	Site 1	Site 2	Moyenne sites	ET	Site 1	Site 2	Moyenne sites	ET
Espèce 1	10	4	7	4.2	10	2	6	5.7
Espèce 2	5	9	7	2.8	20	6	13	9.9
Hybride	8	7	7.5	0.7	17	10	13.5	4.9
He1	6.7	7.7	7.1		13.3	150.0	42.1	
He2	-20.0	-22.2	7.1		-15.0	66.7	3.8	

He1 = hétérosis (moyenne des parents)

He2 = hétérosis (par rapport au meilleur parent)

Chez les arbres forestiers, les quelques exemples de dispositifs multisites permettant une comparaison correcte des hybrides et des espèces parentales, ont montré (Tableau IX) que l'expression de l'hétérosis pour la croissance pouvait être optimale dans les moins bonnes conditions environnementales (stations à vigueur moyenne moindre), ce qui laisserait penser à un meilleur tamponnement du milieu par les hybrides. Mais ce même tableau montre aussi des cas inverses.

Par contre, il semble bien que le classement des performances pour la croissance et la forme de la tige soit plus stable d'un site à l'autre pour les hybrides interspécifiques que pour les hybrides intraspécifiques. L'étude de Li et Wu (1997) sur peupliers montre en effet des niveaux de corrélation entre performances moyennes sur 2 sites contrastés beaucoup plus fortes pour les hybrides interspécifiques (>0.65) que pour les hybrides intraspécifiques (<0.3). De la même façon, Kain (2003) observe des corrélations plus élevées entre performances moyennes sur 2 sites pour les hybrides interspécifiques (*Pinus elliottii* x *P.caribaea*) que pour les hybrides intraspécifiques de *P.caribaea*. Par contre, les performances pour la croissance semblent moins stables d'un site à l'autre pour les hybrides interspécifiques que pour les hybrides intraspécifiques de *P.elliottii*.

Bases génétiques de l'hétérosis

C'est un sujet abondamment discuté et disputé par les généticiens en particulier dans la littérature des plantes cultivées. Des conclusions contradictoires sont régulièrement rapportées y compris pour une même espèce cultivée.

Quatre modèles ont été avancés (Figure 4) :

- *dominance (ou modèle de complémentation)* : selon ce modèle, il y aurait dans l'hybride complémentation entre des allèles légèrement délétères chez l'un (ou l'autre) parent par des allèles favorables de l'autre parent. Pour que l'hybride soit supérieur au meilleur parent, ce modèle supposerait une complémentation cumulative aux différents loci.

- *superdominance (ou modèle d'interaction allélique)* : dans ce modèle, c'est l'interaction entre différents allèles qui créerait une fonction supérieure à celle que pourraient produire des allèles à l'état homozygote.
- *pseudo-superdominance* : dans ce cas, de petites régions du génome hétérozygotes comprendraient en fait des gènes complémentaires en répulsion, qui donneraient l'apparence d'une action de superdominance.
- *épistasie* : dans ce cas, la supériorité hybride serait due à l'interaction entre différents gènes.

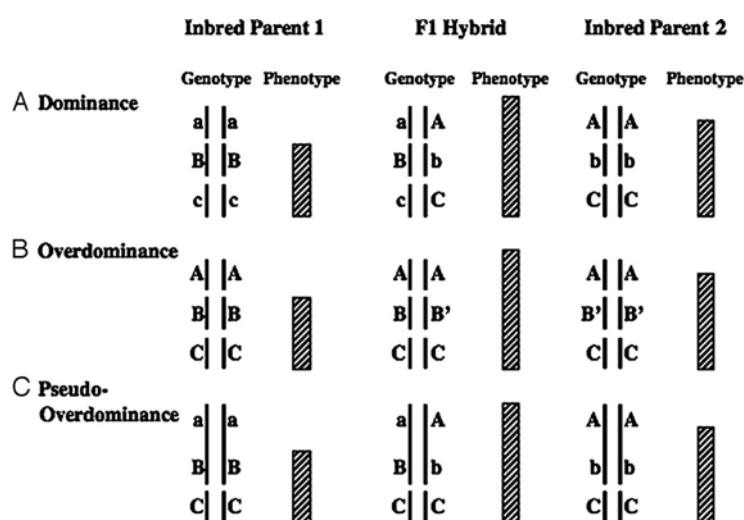


Fig. 1. Genetic models for heterosis. It is hypothesized in the diagrammed models that a phenotype or trait is controlled by multiple linked or unlinked loci (e.g., a, b, and c). (A) The dominance model. Inbred parents 1 and 2 carry slightly deleterious homozygous alleles (a and c in parent 1; b in parent 2). In the F1 hybrid, at each locus, the superior allele A, B, or C will complement the inferior alleles a, b, or c. This complementation could cause the F1 hybrid to exhibit a superior phenotype than the better of its parents. (B) The overdominance model. The homozygous alleles at the b locus are different between the inbred parent 1 (BB) and 2 (B_B). When brought together in the F1 hybrid, allele B and B_B can interact to cause a superior phenotype compared with both the parental BB and B_B homozygous states. (C) The pseudoverdominance model. The superior phenotype in the F1 hybrid can be attributed to a small chromosomal region, which contains two or more different loci (e.g., a and b) that are linked in repulsion phase. The presence of superior alleles A and B in the hybrid leads to a better phenotype due to complementation, giving the impression of overdominance.

Fig.4. Illustration des différents mécanismes génétiques de l'hétérosis (d'après Birchler *et al.* 2006).

Comme le rappelle Birchler *et al.* (2006), la difficulté pour déterminer les bases génétiques de l'hétérosis provient i) de ce que plusieurs gènes contribuent à la réponse de l'hybride et qu'il est donc difficile d'identifier les facteurs responsables et ii) que ces gènes interagissent et masquent leur action réciproque.

Pour éviter cet écueil - rencontré dans la plupart des études sur les bases génétiques de l'hétérosis- quand on utilise des populations en ségrégation-, Semel *et al* (2006) et ses collègues (Zamir 2001 ; Lippman et Zamir 2006 et Lippman *et al.* 2007) ont développé une méthodologie très fine reposant sur la recherche de QTL dans des lignées introgressées. Le principe consiste à remplacer par introgression dans une lignée pure d'une espèce donnée (tomate cultivée dans leur étude) un segment chromosomal unique par son homologue issu d'une autre espèce (sauvage). Plusieurs lignées introgressées sont ainsi produites, chacune avec un segment différent de manière à représenter le génome

complet de l'espèce sauvage. Ces lignées sont presque isogéniques et évitent les interactions épistatiques. Par ailleurs comme le soulignent les auteurs, l'utilisation d'hybrides interspécifiques permet de maximiser la diversité génétique et phénotypique et ainsi la réponse hétérotique. Les auteurs ont ainsi montré sur tomate la prévalence de la superdominance pour les caractères liés à la reproduction et de la dominance pour les autres caractères. Cette méthode a été depuis utilisée sur de nombreuses plantes comme la pomme de terre, le blé, l'orge, le riz, etc.

Cette méthode comme celle des rétrocroisements avancés (Tanksley et Nelson 1996) n'est malheureusement pas applicable de manière réaliste sur arbres forestiers entre autre à cause de la difficulté (impossibilité) d'obtention de lignées pures et des nombreuses générations de recombinaison nécessaires.

A défaut, les améliorateurs forestiers cherchent à mieux comprendre l'architecture génétique des caractères en vue d'asseoir de manière optimale leur stratégie d'amélioration par hybridation interspécifique :

- en partitionnant la variance génétique d'un caractère en ses composantes additives et non-additives à partir de l'analyse de plans de croisements particuliers (factoriel/diallèle) sur base des modèles de la génétique quantitative,
- en estimant le nombre effectif de loci affectant un caractère quantitatif et l'importance des effets additifs et de dominance, à partir de modèles évolués de la génétique quantitative sur base de plans de croisements intra- et interspécifiques ou à partir de recherche de QTL sur des pédigrées particuliers.

Peu d'études de ce type existent essentiellement pour les raisons évoquées plus haut, c-à-d l'absence de plans de croisements ou de pédigrées adaptés. Les quelques résultats disponibles sont résumés dans le Tableau XII. Une fois encore, si une grande variabilité existe entre espèces, quelques généralités importantes peuvent être observées de ce tableau. Pour les pins, la variabilité génétique se répartit assez différemment selon les caractères avec une forte composante « non-additive » pour le diamètre : les rapports de variance « non-additive »/variance « additive » (σ^2D/σ^2A) sont au moins égaux à 0.7 et souvent mêmes supérieurs à 1 ; en contraste, pour la hauteur totale, la variance « additive » représente de 2 à 8 fois la variance « non-additive ». Pour toutes les espèces, la part de variance « additive » est souvent forte (forme de la tige), voire très forte (densité du bois, la résistance aux maladies et au vent) pour les autres caractères étudiés hormis pour l'angle du fil, qui ressemble de ce point de vue au diamètre.

Quand l'information est disponible, ces résultats montrent aussi que le rapport σ^2D/σ^2A est souvent plus élevé chez les hybrides que chez les espèces pures.

Tableau XII. Importance relative de la variabilité non-additive et relation entre aptitude générale à la combinaison (AGC) et aptitude générale à l'hybridation (AGH) (revue bibliographique)

Hybrides	Caractères	Age	d ²	σ^2D/σ^2A	AGC/ AGH	rg AGC/ AGH	Référence
<i>Pinus elliotii</i> <i>x P.caribaea</i>	Diamètre		0.15 (0-0.08)	1.25 (?-0.83)	0.85	0.68	Powell et Nikles 1996
		6	0.18	1.22-2.86	0.39-0.84	-	Dungey <i>et al.</i> 2000
		10	0.09	0.86-3.45	0.37-0.92	-	Dungey <i>et al.</i> 2000
		17	0.134 (0-0.05)	5.05 (0-0.38)	-	-	Kain 2003
	Hauteur		0.13 (0.03-0.06)	0.53 (0.06-0.23)	0.91	0.70	Powell et Nikles 1996
		17	0.148 (0.04-0.01)	0.47 (0.05-0.03)	-	-	Kain 2003
	Rectitude		0.03 (0.01-0.02)	0.36 (0.16-0.31)	0.64	0.35	Powell et Nikles 1996
			0.06-0.11	0.48-0.81	0.09-0.92	-	Dungey <i>et al.</i> 2000
		17	0 (0-0)	0 (0-0)	-	-	Kain 2003
	Densité	17	0.037 (0-0.028)	0.07 (0-0.08)	-	-	Kain 2003
	Angle du fil	17	0.154 (0.090-0.00)	1.22 (4.31-0)	-	-	Kain 2003
<i>Pinus caribaea</i> <i>x</i> <i>P.oocarpa</i>	Diamètre		0.18	0.71	-	-	Dieters <i>et al.</i> 1997
	Rectitude		0.07	0.23	-	-	Dieters <i>et al.</i> 1997
	Résistance vent		0.05	0.22	-	-	Dieters <i>et al.</i> 1997
<i>Pinus caribaea</i> <i>x</i> <i>P.tecumani</i>	Diamètre		0.07	0.71	-	-	Dieters <i>et al.</i> 1997
	Rectitude		0.02-0.06	0.08-0.19	-	-	Dieters <i>et al.</i> 1997
	Résistance vent		0.01	0.08	-	-	Dieters <i>et al.</i> 1997
<i>Pinus strobus</i> <i>x</i> <i>wallichiana</i> (<i>griffithii</i>)	Diamètre	17	-	0.77	-	-	Blada 2004
	Hauteur	17	-	0.12	-	-	
	Rectitude	17	-	0.09	-	-	
	Rouille	17	-	0.12	-	-	
<i>Pinus strobus</i> <i>x</i> <i>P.peuce</i>	Hauteur	5	-	1.08	-	-	Blada 1989
	Rouille	5-6	-	0.09	-	-	
<i>Pinus pinaster</i> <i>inter-</i> <i>populations</i>	Diamètre	13	-	0.06	-	-	Harfouche et Kremer 2000
	Hauteur	13	-	0.17	-	-	
	Rectitude	8	-	0.06	-	-	
	Résistance	13	-	0.45	-	-	

	<i>Dioryctria</i>						
<i>Populus deltoides</i> x <i>P. nigra</i>	Hauteur	1		0.20-0.43			Bisoffi 1989 (calculé)
	Diamètre	2		0.05-0.11			
	Branchaison	2		0			
	Résistance	2		0.13			
	<i>Marsonnina</i>						
<i>Eucalyptus globulus</i> x <i>E. nitens</i>	Diamètre	4	0.25 (0.05-0.14)	0.42 (0.28-0.32)		0.12- 0.45	Volker <i>et al.</i> 2008
		10	0 (0.08-0)	0 (0.8-0)		-1.1- 0.65	
	Pilodyn	6	0.02 (0.04-0.13)	0.10 (0.14-0.93)		0.60- 0.68	
<i>Eucalyptus urophylla</i> x <i>E. grandis</i>						0.63	Vigneron et Bouvet 2000
<i>Eucalyptus urophylla</i> x <i>E. pellita</i>						0.83	Vigneron et Bouvet 2000
<i>Eucalyptus grandis</i> x <i>E. saligna</i>						0.65ns	Verryn 2000

Malheureusement, l'estimation de ces composantes de la variance génétique, basée sur le modèle de Fisher, donne dans le cas d'hybrides interspécifiques une représentation biaisée du mode d'action des gènes. En effet, le modèle de Fisher s'applique dans le cadre d'une population unique en croisement aléatoire et en équilibre de liaison (Hardy-Weinberg). Dans le cadre de croisements entre deux espèces, la population hybride est en sévère déséquilibre (excès d'hétérozygotes ; chaque espèce apporte un set d'allèles différents à des fréquences différentes ; distribution non aléatoire des allèles aux loci (déséquilibre de liaison)). La notion de variances additive et de dominance est alors inappropriée sauf à considérer que les deux espèces sont génétiquement très proches. La notion d'additivité doit dès lors se comprendre dans un sens strictement biométrique comme la contribution moyenne d'un individu à sa descendance avec sous-jacents, différents modes d'actions des gènes (additifs et autres). Le rapport σ^2D/σ^2A –fréquemment utilisé dans la littérature forestière- correspond en fait exclusivement au rapport SCA/GCA (aptitude spécifique à la combinaison/aptitude générale à la combinaison), qui est très utile pour choisir une stratégie d'amélioration. Un rapport SCA/GCA faible pour un caractère donné laisse supposer que le croisement de deux parents avec de bonnes AGC donnera un hybride performant.

Pour évaluer le mode d'actions des gènes en hybridation interspécifique, d'autres modèles sont nécessaires mais ils sont encore rares. Li et Wu (1996) et Wu et Li (2000) ont développé le premier modèle à locus fini spécialement conçu pour les hybrides interspécifiques. Il intègre l'hypothèse de systèmes alléliques différents entre espèces. A partir d'analyses génétiques comparant croisements intra- et inter-spécifiques, ce modèle permet d'estimer le nombre de gènes déterminant un caractère et leur mode d'action (Mendélien). Le tableau XIII montre des résultats variables selon les espèces, les caractères et les âges.

Tableau XIII. Nombre et mode d'action des gènes en hybridation interspécifique (modèle de Li et Wu 1996).

Taxa	Auteurs	Caractères	Nombre de loci ¹⁾	Degré de dominance ²⁾	D/d ³⁾
<i>Populus tremuloides</i> x <i>P.tremula</i>	Li et Wu 1996	Hauteur			
		2 ans	7.4	2.1	2.5
		3 ans	8.1	0.4	1.7
		Diamètre			
		2 ans	9.3	5.1	2.0
		3 ans	10.4	0.3	1.7
		Volume			
		2 ans	9.9	4.4	6.3
		3 ans	12.7	0.2	6.5
		H/D 2 ans	4.2	4.3	1.0
		3 ans	4.0	3.3	1.2
		Nbre de feuilles 1 an	6.1	5.9	1.9
<i>Pinus elliotii</i> x <i>P.caribaea</i>	Kain 2003	Volume 17 ans	10	0.6–1.1	0.9
		Densité 17 ans	6	0.1-0.5	1.1

1) = nombre de groupes de liaison (chromosomes)

2) Degré de dominance = $(2*(d-(a1+a2)/2)/(a2-a1))$

3) D/d = rapport des effets de dominance pour le nouveau génotype hétérozygote en hybridation interspécifique par rapport aux hétérozygotes en intraspécifique

Par exemple sur peupliers, Li et Wu (1996) montrent pour tous les caractères étudiés de forts effets de superdominance jusqu'à 2 ans ; ensuite, les caractères apparaissent essentiellement sous le contrôle de loci à effets additifs ou de dominance partielle. Par ailleurs, le nouveau génotype hétérozygote permis par l'hybridation interspécifique montre une valeur de dominance très supérieure à celle des hétérozygotes en croisement intraspécifique pour le volume (rapport D/d). Kain (2003) a utilisé ce même modèle sur pins (Tableau XIII). Il observe que la croissance comme la densité du bois sont sous l'action de gènes à forts effets additifs avec dominance partielle (densité) voire complète (croissance) mais sans superdominance. Par ailleurs, le nouvel hétérozygote que permet de générer l'hybridation interspécifique n'a pas de valeur de dominance supérieure à celle des hétérozygotes en intraspécifique (D/d proche de 1).

Malgré les faiblesses de ce modèle qui repose encore sur des hypothèses lourdes (par exemple absence d'épistasie et de liaison entre loci), ces rares exemples sont instructifs car d'une part, les résultats obtenus sont en concordance avec les résultats issus des modèles de la génétique quantitative classique (part plus importante des variances des aptitudes spécifiques à la combinaison (ASC) en hybridation interspécifique qu'en intraspécifique pour la croissance, faible part des variances d'ASC pour la densité ; corrélations génétiques fortes parents/hybrides pour la densité, etc) ou ceux issus de la recherche de QTL sur peupliers (les hétérozygotes à certains QTL clés sont plus vigoureux que les homozygotes (Bradshaw et Stettler 1995), supériorité expliquée par de la superdominance ou pseudo-superdominance).

SYNTHESE ET CONCLUSIONS DE LA PREMIERE PARTIE

Depuis plusieurs décennies, les hybrides sont très recherchés et exploités commercialement chez les plantes agricoles -surtout allogames mais aussi autogames- pour la supériorité de leur rendement, leur plus grande homogénéité et la stabilité de leurs performances entre sites (homéostasie).

Ces avantages sont liés essentiellement à l'exploitation de lignées homozygotes souvent intra-spécifiques et à l'optimisation de la complémentarité et de l'hétérosis ; les hybrides F_1 (hétérozygotes) obtenus sont par construction homogènes et souvent mieux adaptés à des milieux variés que les lignées qui représentent des génotypes très artificiels.

L'hybridation a aussi depuis longtemps attiré l'attention des forestiers tout d'abord comme curiosité puis à des fins de production. Il s'agit ici principalement de l'hybridation entre espèces et plus récemment de l'hybridation entre populations d'une même espèce. La complémentarité des caractères ou le transfert d'un caractère particulier d'une espèce vers une autre ont été jusqu'à récemment mis en avant et recherchés. Des succès commerciaux ou pré-commerciaux existent aussi en particulier chez les peupliers, les eucalyptus, les pins subtropicaux et les mélèzes et de nombreux hybrides d'autres genres ont été créés mais avec des succès plus mitigés.

En fait la supériorité des hybrides observée chez les arbres forestiers et souvent décrites comme de la vigueur hybride combine sans distinction complémentarité de caractères et vigueur hybride (hétérosis).

Comme il a été montré plus haut à plusieurs reprises, la plupart des études publiées jusqu'à présent sur le sujet ne permettent pas de documenter l'hétérosis chez les arbres forestiers, en particulier suite au manque de plan de croisements, de références parentales adéquates, du faible nombre d'hybrides disponibles et de sites d'évaluation, et souvent aussi du manque de plans d'expérimentation solides. Cela concerne étonnamment autant les espèces phares de l'hybridation interspécifique comme les peupliers ou les eucalyptus que des espèces plus prospectives. Ce n'est qu'au cours de cette dernière décennie que des études plus systématiques ont vu le jour.

Les difficultés d'étude chez les arbres forestiers viennent entre autre de leurs caractéristiques biologiques propres et de leur utilisation finale. Elles sont liées :

- à la nature des hybrides d'intérêt : s'agissant souvent d'hybrides entre espèces plus ou moins distantes, d'autres mécanismes génétiques que ceux mis en évidence en intra-spécifique et donc moins bien connus comme des réarrangements chromosomiques (manque d'homologie des chromosomes) ou des interactions nucléo-cytoplasmiques interviennent sans doute (voir Beavis et Frey 1987 dans Gallais 2009) ;
- à l'impossibilité de créer des lignées homozygotes : la possibilité de créer et recombiner des lignées homozygotes complémentaires chez beaucoup de plantes agricoles permet une surexpression de l'hétérosis qui le rend plus facilement et fréquemment détectable ;
- aux problèmes techniques de recombinaison : maturité sexuelle tardive ; succès variable de reproduction en intra- et en inter-croisement ; cas particulier des espèces dioïques ;
- à l'encombrement spatial en expérimentation (=> faible nombre de répétitions, de sites, problème de compétition) ;
- au caractère pérenne des arbres, imposant un suivi sur un laps de temps long ;

- aux caractères d'intérêt eux-mêmes (production, architecture, propriétés du bois, etc) : très liés à la croissance et à la morphologie, ils expriment *a priori* moins d'hétérosis que ceux souvent recherchés chez les plantes agricoles (rendements en grains, fruits). En effet, il a été montré chez de nombreuses espèces végétales (mais aussi animales) que l'hétérosis est plus important pour les caractères liés à la fertilité et qu'il est lié à la valeur sélective des individus (voir Gallais 2009, p 20) ; pour cette raison, certains auteurs distinguent d'ailleurs l'hétérosis (pour des caractères fortement liés à la valeur sélective) de la *luxuriance* (pour des caractères faiblement liés à la valeur sélective) (Dobzhansky 1950) ;
- au grand nombre de caractères utilisés en sélection des arbres forestiers (ceux évoqués plus haut + caractères adaptatifs) présentant souvent des antagonismes plus ou moins forts entre eux (*e.g.* croissance-propriétés du bois ; croissance-forme de tige) obligeant à des compromis et réduisant ainsi la valeur moyenne des hybrides pour chacun des caractères.

Même en faisant fi de leurs lacunes (petit nombre de géniteurs, de sites d'évaluation, évaluation très juvénile, etc), le faible nombre d'études suffisamment rigoureuses (moins d'une dizaine de plans de croisements) de l'hétérosis ou même plus largement de la supériorité des hybrides chez les arbres forestiers ne permet pas de généralisation. Il a été montré que l'expression de l'hétérosis était fonction de nombreux facteurs : caractères, âges d'évaluation, milieux, origines des géniteurs, générations.

Par ailleurs les mécanismes génétiques sous-jacents ne sont pas (ou mal) connus en particulier parce que les modèles de la génétique quantitative, bien adaptés pour l'étude des mécanismes en hybridation intra-spécifique, ne le sont plus en hybridation inter-spécifique (voire même inter-populations) : violation de nombreuses hypothèses. De même les mécanismes physiologiques sous-jacents à l'hétérosis ne sont pas connus et les travaux de Stettler (Stettler *et al.* 1996) et de Li (Li *et al.* 1998) sur peupliers font figure de pionnier.

Un effort considérable est donc nécessaire chez les arbres forestiers et particulièrement chez ceux pour lesquels les variétés hybrides ont un grand intérêt économique pour étudier l'importance et les conditions d'expression de l'hétérosis et mieux comprendre les bases génétiques et physiologiques sous-jacentes. Ce n'est qu'à cette condition, que des stratégies efficaces d'amélioration et de sélection basées sur l'hybridation inter-spécifique (ou inter-populations) pourront être développées et exploitées.

Dans la seconde partie, nous décrirons le travail de recherche que nous conduisons sur mélèze en hybridation interspécifique et les perspectives d'étude visant à améliorer nos connaissances de l'hétérosis.

2^{ème} PARTIE : NOS TRAVAUX SUR L'HYBRIDATION INTER-SPECIFIQUE DU MELEZE : PRINCIPAUX RESULTATS ET PERSPECTIVES D'ETUDE DE L'HETEROSIS

Introduction – bref historique

Le mélèze est une essence de l'hémisphère nord caractéristique de la taïga et des zones montagneuses. En Europe où il est représenté par une seule espèce (*Larix decidua* Mill.), on le rencontre presque exclusivement dans les massifs montagneux (Alpes, Sudètes, Carpathes) et plus rarement à basse altitude en-dessous de 600 m (Monts de Ste-Croix en Pologne, Wienerwald en Autriche).

La croissance juvénile rapide des mélèzes, leur bonne rectitude de tige, leur faible sensibilité aux maladies et insectes, leur forte rusticité et faibles exigences stationnelles, couplés à un bois aux propriétés souvent exceptionnelles (résistance mécanique, durabilité, couleur) et à la valeur paysagère du mélèze, représentent des atouts que les forestiers européens ont très tôt reconnus et essayé de valoriser par une extension³ du mélèzin en Europe du nord.

En Europe, deux espèces sont cultivées : le mélèze d'Europe et le mélèze du Japon (*L.kaempferi*). Faute de connaissances sur la variabilité génétique du mélèze d'Europe, des transferts massifs à partir d'origines issues du massif alpin ont eu lieu fin du 19^{ème} – début du 20^{ème} siècle vers les plaines et collines d'Europe du nord. Vingt à trente ans plus tard, ces transferts se sont traduits par des échecs sévères liés à l'inadaptation des origines alpines aux conditions de basses altitudes (phénologie trop précoce et conditions favorables au chancre *Lachnellula willkommii*). Suite à ce constat, le mélèze du Japon, un exotique résistant au chancre, a été introduit en Europe en reboisement. Mais hormis dans les zones à climat typiquement atlantique (Bretagne, Massif central, Ecosse, Ardennes belges, Danemark, etc) où le mélèze du Japon a un bon comportement, les reboisements en conditions plus continentales ont été un nouvel échec : la forte sensibilité du mélèze du Japon aux sécheresses estivales en est la cause principale. Par ailleurs, le mélèze du Japon souffre aussi de défauts de forme de tige souvent rédhibitoires.

La découverte fortuite au début du 20^{ème} siècle (dans un parc écossais à Dunkeld (Henry et Flood 1919, puis ailleurs en Europe) d'un hybride spontané aux performances exceptionnelles, entre mélèze d'Europe et mélèze du Japon (*Larix x eurolepis*) a suscité un vaste engouement d'abord chez les forestiers puis avec l'émergence de l'amélioration génétique dans les années 50, chez les améliorateurs européens.

Mieux adapté aux conditions pédo-climatiques des plaines et collines de l'Europe, le mélèze hybride est aussi résistant au chancre et offre un potentiel de croissance proche de celui du conifère le plus planté maintenant en France (hors pin maritime) : le Douglas, mais avec un spectre d'utilisation plus vaste. C'est dans ces conditions que l'INRA (Centre d'Orléans) s'est intéressé au mélèze et plus particulièrement au mélèze hybride (*L.x eurolepis*) et à son amélioration par voie génétique à partir de 1979.

³ 900 000 ha plantés en Europe en dehors de l'aire naturelle (surface estimée : 600 000 ha) (source Treebreedex).

Avec un objectif exclusivement appliqué au départ de création variétale, l'hybridation interspécifique s'est peu à peu révélée comme un thème d'étude majeur pour l'équipe génétique de l'INRA d'Orléans sur mélèzes et sur peupliers.

Aussi les programmes d'amélioration de ces deux essences ont connu deux phases distinctes ; on peut les résumer comme suit pour le mélèze :

- entre 1979 et 1987 : Phase I - Création variétale : l'objectif visé étant de créer et sélectionner des variétés hybrides performantes et de développer parallèlement les méthodes de multiplication en masse des variétés créées. Cette première phase a permis également de poser les bases d'un programme d'hybridation interspécifique.
- à partir de 1987 : Phase II – Approche cognitive de l'hétérosis : l'objectif visé étant
 - i) de créer le matériel expérimental nécessaire,
 - ii) de démontrer l'existence de la vigueur hybride et étudier les conditions de son expression,
 - et iii) d'étudier les mécanismes génétiques et physiologiques sous-jacents.

Phase I. Création variétale et bases du programme d'hybridation interspécifique

Durant cette première période, l'objectif a été de créer par croisements contrôlés en vue de leur évaluation le maximum de combinaisons hybrides à partir des collections disponibles en mélèze d'Europe et en mélèze du Japon. Ainsi plus de 600 familles essentiellement de pleins-frères de mélèze hybride (*L.decidua* x *L.kaempferi* ou réciproque) ont été créées durant cette phase. Elles sont toujours en cours d'évaluation sur un total de 26 sites à travers la France.

Cette phase a été précédée par le choix des meilleures populations des 2 espèces et le rassemblement en collection de plusieurs centaines d'individus (arbres-plus) mais aussi par des recherches sur la biologie florale du mélèze en vue de la mise au point de la technique de croisement contrôlé (Bonnet-Masimbert *et al.* 1997).

Elle inclut ensuite les travaux suivants (toujours en cours) :

- a) l'évaluation des hybrides à travers les multiples essais d'évaluation (tests de descendance et de clones) pour l'adaptation au milieu, la croissance, l'architecture de tige, la résistance au chancre, et la qualité de leur bois.
- b) la sélection et l'homologation de variétés,
- c) le développement de méthodes de multiplication en masse, sexuée et asexuée, (*collaboration avec le Cemagref et le GIE 'Graines forestières'*). Cet aspect est souvent la clé du succès ou non de l'hybridation interspécifique.

Les principaux résultats que nous avons obtenus sont résumés brièvement ci-après :

- 1) une meilleure connaissance de la diversité génétique des espèces parentes et de leur complémentarité en hybridation.

Nos travaux ont confirmé à travers le réseau de tests de provenances mis en place d'une part la très forte variabilité génétique inter- et intra-populations du mélèze d'Europe pour tous les caractères étudiés (adaptation, croissance, architecture, qualité du bois) mais par contre la très faible variabilité inter-populations du mélèze du Japon (Pâques 1996a et b ; Pâques 2001).

L'originalité de notre réseau français par rapport aux autres réseaux européens repose sur des conditions stationnelles nouvelles en climat maritime et méditerranéen et sur sol calcicole (rendzine) avec sécheresse estivale marquée.

Nos résultats montrent aussi l'existence d'un gradient SW-NE pour la croissance chez le mélèze d'Europe et le met aussi en évidence pour des caractères nouveaux comme le module d'élasticité (Pâques et Rozenberg 1995), l'extension du bois de cœur, la teneur en extractibles et la durabilité naturelle (Pâques L.E. 2001 ; Gierlinger et al. 2004 ; Curnel et al. 2008).

La supériorité des populations des Sudètes (*sudetica*) et du Centre Pologne (*polonica*) est clairement mise en évidence pour leur meilleure adaptation aux conditions écologiques de basse altitude (y compris dans des conditions pédo-climatiques très différentes de leur aire naturelle) et leur plus grande stabilité inter-sites, leur très forte vigueur et des propriétés du bois satisfaisantes ou excellentes.

De manière à approfondir nos connaissances sur la diversité génétique dans ces deux écotypes, de nouvelles collections de matériel (descendances maternelles) ont eu lieu entre 1987 (*polonica*) et 2000 (*sudetica*) avec installation de réseaux pan-européens de tests de descendances (*collaboration INRA-IBL-PL et INRA-VULHM-CZ et projet de recherche européen LARCH avec BE, CZ, PL, SE*).

Les premiers résultats disponibles à ce jour uniquement sur la race '*polonica*' montrent la forte vigueur moyenne de cette race en conditions de plaine et de basse montagne (jusqu'à 800 m) mais aussi des limites possibles à son utilisation sur certains sites de plaine à sol superficiel et mal alimentés en eau (sensibilité au *Meria laricina*, fente de sécheresse ou de croissance ?, descente de cime suite à la canicule de 2003, sensibilité au vent) (Pâques 2010), la très forte variabilité entre peuplements et entre individus pour tous les caractères observés (croissance-rectitude), la faible sensibilité moyenne au chancre (10-30% des tiges affectées suite à inoculation artificielle) malgré une forte variabilité au niveau individuel (Pâques et al. 1999), la très forte interactivité génotype x environnement entre les sites français et ceux de l'aire naturelle.

L'ensemble des résultats obtenus nous permettent de mettre clairement en évidence la complémentarité entre mélèze d'Europe et mélèze du Japon mais aussi entre écotypes de mélèze d'Europe pour de nombreux caractères (Tableau XIV) :

Tableau XIV. Complémentarité des caractères entre mélèze d'Europe et du Japon

Nb. Un caractère est d'autant plus favorable que le nombre de + est grand.

	<i>L.decidua</i>			<i>L.kaempferi</i>
	alpin	<i>sudetica</i>	<i>polonica</i>	
Croissance juvénile	-	++	+++	+++
Rectitude de la tige	(+++)+	+	-	- (+)
Grosseur des branches	+++	++	+	-
Résistance au chancre	-	+	++	+++
Résistance sécheresse estivale	++	++	++(+)	-
Résistance aux gelées tardives	+	+++	+++	-
Contenu en duramen	+	+	++	+++
Durabilité naturelle	(-)+	(-)+	(+)+	+++
Retrait du bois	-	-	-	++
'Plasticité'	--	++	++	-

C'est cette complémentarité très nette pour de nombreux caractères entre espèces et entre écotypes de mélèze d'Europe que les améliorateurs ont cherché ou cherchent à exploiter par hybridation interspécifique et inter-raciale.

2) une meilleure connaissance de la supériorité hybride et de son expression et évaluation de cette stratégie de recombinaison 'aléatoire'

La majorité des descendance hybrides obtenues sont des familles de pleins-frères (plus rarement de demi-frères) impliquant des géniteurs de mélèze du Japon d'origines génétiques diverses et des géniteurs de mélèze d'Europe de l'écotype *sudetica* ; pour des raisons de mise en floraison/fructification à un âge plus avancé et globalement peu abondante (fleurs femelles), des croisements avec l'écotype *polonica* n'ont été qu'exceptionnellement réalisés. Dans tous les dispositifs, ces hybrides sont mis en comparaison avec des témoins de mélèze d'Europe et/ou du Japon pour la plupart correspondant à des lots commerciaux (peuplements classés ou vergers à graines) et avec d'autres variétés hybrides européennes.

Le vaste réseau expérimental de tests de descendance et tests clonaux que notre unité a mis en place à travers la France depuis 1981 (150 ha) nous a permis de mettre en évidence à un stade juvénile :

- la **supériorité moyenne des hybrides** par rapport à des témoins de mélèze d'Europe et/ou du Japon sur des sites écologiquement très contrastés (Figure 5). Il n'est pas rare d'observer des supériorités relatives moyennes pour la croissance en hauteur de 5 à 40 % par rapport à l'une ou à l'autre espèce pure en fonction de milieux plus ou moins propices à l'une ou l'autre espèce et de 3 à 30% par rapport à la moyenne des 2 espèces (Pâques 2000).

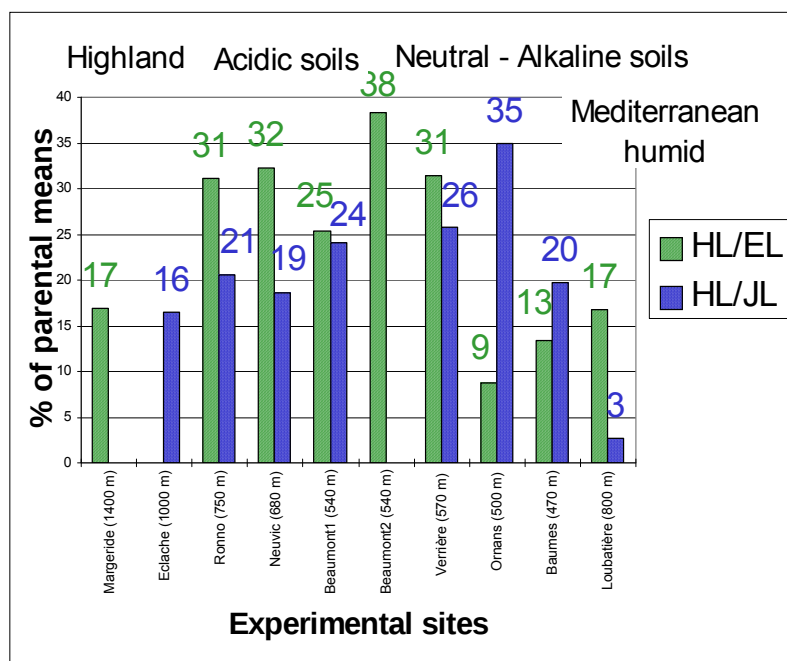


Fig.5. Supériorité relative moyenne des hybrides par rapport au mélèze d'Europe et/ou du Japon (quelques exemples tirés du réseau INRA)

Cette supériorité est également observée pour d'autres caractères (forme de tige, propriétés physiques et mécaniques du bois).

- la très **grande variabilité entre familles hybrides** pour la croissance, la forme mais aussi pour certaines propriétés du bois comme l'extension du duramen, le module d'élasticité (Pâques 2001, 2010). Alors que certaines familles (ou clones) hybrides présentent des performances favorables exceptionnelles, d'autres sont franchement médiocres.
- la très **faible sensibilité** ou plutôt la résistance généralisée du mélèze hybride au chancre observée après inoculation artificielle, même quand le parent européen est issu d'une origine alpine très sensible au chancre (Sylvestre *et al.* 1994). (*Collaboration avec le laboratoire de pathologie de l'INRA-Nancy*),
- des informations précieuses sur les **niveaux de contrôle génétique** des caractères chez l'hybride (variabilité génétique et héritabilité) et leurs liaisons génétiques (Pâques 1992, 2001, 2010).
- la très **forte interactivité génotype x site** observée chez le mélèze d'une manière générale mais aussi chez l'hybride. Ainsi, il est fréquent d'observer une forte proportion (jusqu'à 30%) de familles interactives, ce qui est peu fréquent chez la majorité des conifères améliorés (résultats non publiés).
- enfin la **faible efficacité d'une stratégie d'hybridation** reposant d'une part sur un choix des géniteurs guidé uniquement par leur niveau de floraison et d'autre part, à partir de géniteurs sélectionnés seulement sur valeur phénotypique. En effet, comme l'amélioration et le processus de sélection chez les arbres forestiers obligent à des compromis entre de nombreux caractères parfois défavorablement corrélés, nos résultats montrent globalement une forte proportion de descendance hybrides très moyennes voire médiocres, dans tous les cas inacceptables en reboisement : pas tant pour leur vigueur mais surtout pour leur architecture (tige, branche), la densité de leur bois ou leur forte interactivité GxE. (résultats non publiés).

De plus il s'agit d'une stratégie coûteuse imposant la création régulière de centaines de descendance, la mise en place et l'évaluation des descendance produites sur plusieurs sites et leur suivi pendant de nombreuses années (>15-20 ans).

Par ailleurs à l'occasion de cette évaluation, plusieurs **méthodes de phénotypage 'haut débit'** ont pu être développées. Elles permettront dorénavant d'accélérer les processus d'évaluation en routine des descendance et clones. Elles concernent :

- l'étude de la sensibilité au chancre du mélèze : développement d'une technique d'inoculation artificielle utilisable sur très jeunes plants (dès 2 ans) avec lecture rapide (6 mois) (*collaboration avec le Laboratoire de pathologie de l'INRA-Nancy ; Sylvestre et al. 1994*),
- l'évaluation du module d'élasticité sur pied à l'aide du rigidimètre, (*collaboration ESEM-Orléans ; Launay et al. 2000, 2002 ; Pâques et Rozenberg 2009 ; Pâques et al. 2010*),
- l'extension du duramen, par modélisation (*collaboration avec la Fac.Sc.Agron. Gembloux ; Pauwels et al. 2003*),

- l'estimation indirecte de la durabilité naturelle du bois par la couleur, la teneur en extractibles puis par spectrométrie infrarouge (*collaboration avec BOKU-Wien (AT) ; Gierlinger et al. 2003, 2004a et b*).

3) une meilleure maîtrise de la biologie florale à travers les croisements contrôlés et la supplémentation pollinique en verger à graines d'hybridation

Bien que produisant régulièrement et précocement quelques fleurs (d'abord mâles puis femelles), le mélèze est une essence particulièrement peu floribonde dans un contexte de programmes d'amélioration, en comparaison aux autres conifères (pins, douglas): maturité sexuelle tardive (>15-20 ans pour atteindre des niveaux de récolte commerciale en vergers) ; floraison femelle irrégulière, souvent peu abondante en climat océanique ; floraison précoce en saison (dès février, risque de dégâts de gelée) ; faible taux de graines pleines par cône (3-6) ; faible rendement en pollen ; etc.

Aussi les travaux de l'INRA-Orléans d'abord (équipe de physiologie) puis du Cemagref-Nogent ont visé :

- d'une part à préciser les mécanismes et période optimale de réceptivité pollinique (travaux de Villar) ;
- d'autre part, à tester différentes méthodes mécaniques (taille, annélation) et chimiques (hormones) et différents environnements pour induire et stimuler la floraison ;
- enfin, à optimiser les conditions de manipulation du pollen (récolte, conservation, test de viabilité) et de pollinisation (application, supplémentation pollinique).

Nous avons participé à ces travaux à 3 niveaux :

- définition d'un environnement propice à la floraison (Pâques 2002a) ;
- optimisation de la pollinisation (Bonnet-Masimbert et al. 1997 ; Pâques 2002c) ;
- recherche de porte-greffes florifères : impact du choix du porte-greffe sur la croissance, le niveau de floraison et la phénologie de la floraison (Pâques 2002b) (*projet toujours en cours*).

Ces travaux ont permis de faire des avancées majeures dans les connaissances biologiques de la floraison du mélèze mais aussi dans l'ingénierie de production en masse des variétés hybrides de mélèze. De manière exclusive encore en Europe, la technologie développée permet maintenant de produire des variétés hybrides avec des taux d'hybrides proches de 100% en verger d'hybridation.

4) une meilleure connaissance des conditions (effets génétiques et environnementaux) de la rhizogenèse et de leur exploitation en multiplication de masse par bouturage.

Vu les difficultés de production en masse des variétés hybrides par voie sexuée, l'INRA d'Orléans a aussi massivement investi en parallèle dans des recherches sur la voie végétative par bouturage : d'abord à partir de matériel âgé élevé en parc à pieds-mères (influence de la topo- et cyclo-physie, conditions optimales d'enracinement, rejuvénation des pieds-mères), ensuite dans un deuxième temps à partir de matériel jeune (voie 'bulk').

Dans ce contexte, nos travaux se sont focalisés sur l'étude de la variabilité génétique de l'enracinement (Radosta et al. 1994), l'optimisation du bouturage 'bulk' (Verger et Pâques

1993), le comportement du matériel cloné en forêt (Pâques et Cornu 1991 ; Pâques 1992a) et sur l'intégration de la voie clonale dans les programmes d'amélioration (Pâques 1992b).

Grâce à ces travaux, des productions pilotes ont été lancées à la pépinière administrative de l'Etat (Peyrat-Le-Château) et sont en cours d'évaluation.

5) développement de marqueurs moléculaires et morphologiques d'identification spécifique

La production en masse de graines des variétés hybrides en verger d'hybridation classique (c-à-d. par pollinisation libre entre les parents des deux espèces) se heurte au taux souvent faible de graines hybrides dans les lots. En effet, un décalage phénologique entre les deux espèces plus ou moins important est observé selon les années et la composition génétique des vergers et résulte souvent en une inter-pollinisation nulle, faible ou incomplète. Le taux d'hybrides dans les lots de graines peut ainsi varier en conditions naturelles de 15 à 75% et compromettre la valeur commerciale des variétés hybrides.

De manière à caractériser la pureté spécifique des lots (obligation réglementaire), notre équipe a développé des marqueurs moléculaires (ADN cytoplasmique) permettant une identification rapide des espèces et du taux d'hybride (Acheré et al. 2002, 2004 ; Gros-Louis et al. 2005). Contrairement aux marqueurs isoenzymatiques développés précédemment, ils peuvent s'appliquer à des vergers à composition génétique très variable (origine, nombre de géniteurs). Leurs applications techniques et scientifiques sont maintenant très nombreuses : e.g. répression des fraudes, détection d'erreurs dans les vergers, suivi de l'impact des traitements florifères en verger, prédiction précoce du taux d'hybrides en récolte commerciale, validation des croisements contrôlés, évaluation plus précise des variétés hybrides en forêt, impact du mélange de taxa sur la production des peuplements. (*collaboration avec le GEVES, le Cemagref, Hedeselskabet(DK)*).

Ces marqueurs nous ont aussi permis de développer des marqueurs morphologiques pour l'identification spécifique (et le tri éventuel) de jeunes plants de mélèze (Pâques et al. 2006) alors que les critères taxonomiques existant portent essentiellement sur les organes sexuels, et ne sont donc adaptés qu'aux arbres adultes. Nos travaux remettent d'ailleurs en cause les principaux critères de discrimination classiquement utilisés (*collaboration avec Univ.Tartu, Estonie*).

Conclusions

Cette première phase et les travaux qui l'ont précédée ont permis d'établir les bases scientifiques et techniques permettant d'initier le programme d'amélioration par hybridation interspécifique des mélèzes (Figure 6). Outre les connaissances indispensables sur la variabilité des espèces parentes et sur leur complémentarité et la sélection et le rassemblement de collections de géniteurs des deux espèces, cette phase a aussi permis de découvrir l'ampleur de la variabilité génétique des hybrides pour la plupart des caractères d'intérêt et le très fort potentiel de sélection qu'offre cette voie. Par ailleurs grâce à une meilleure connaissance de la biologie du genre *Larix*, elle a permis de développer des outils efficaces de recombinaison par croisements contrôlés, de production en masse des variétés hybrides par voie sexuée et asexuée et de phénotypage 'haut débit' de caractères-clés pour l'amélioration et la sélection du mélèze.

Cependant, ces travaux pointent aussi certaines faiblesses liées à l'inefficacité d'une 'stratégie' d'hybridation basée sur une approche d'essai-erreur (recombinaison de géniteurs de manière aléatoire – création d'un très grand nombre de descendances - évaluation – tri) et ce d'autant plus que les géniteurs sur lesquels repose cette 'stratégie' sont peu ou pas améliorés (faible efficacité de la sélection phénotypique en forêt). Bien que pouvant déboucher sur la découverte fortuite de génotypes hybrides très performants (exemples : variété danoise de mélèze hybride FP201 ; nombreux cultivars de peupliers actuellement commercialisés), cette approche est coûteuse et scientifiquement peu satisfaisante.

Une connaissance approfondie des mécanismes génétiques et physiologiques sous-jacents à la supériorité hybride observée est maintenant indispensable si l'on veut orienter le choix des géniteurs à recombinaison et le déploiement des hybrides en forêt de manière à maximiser la vigueur hybride.

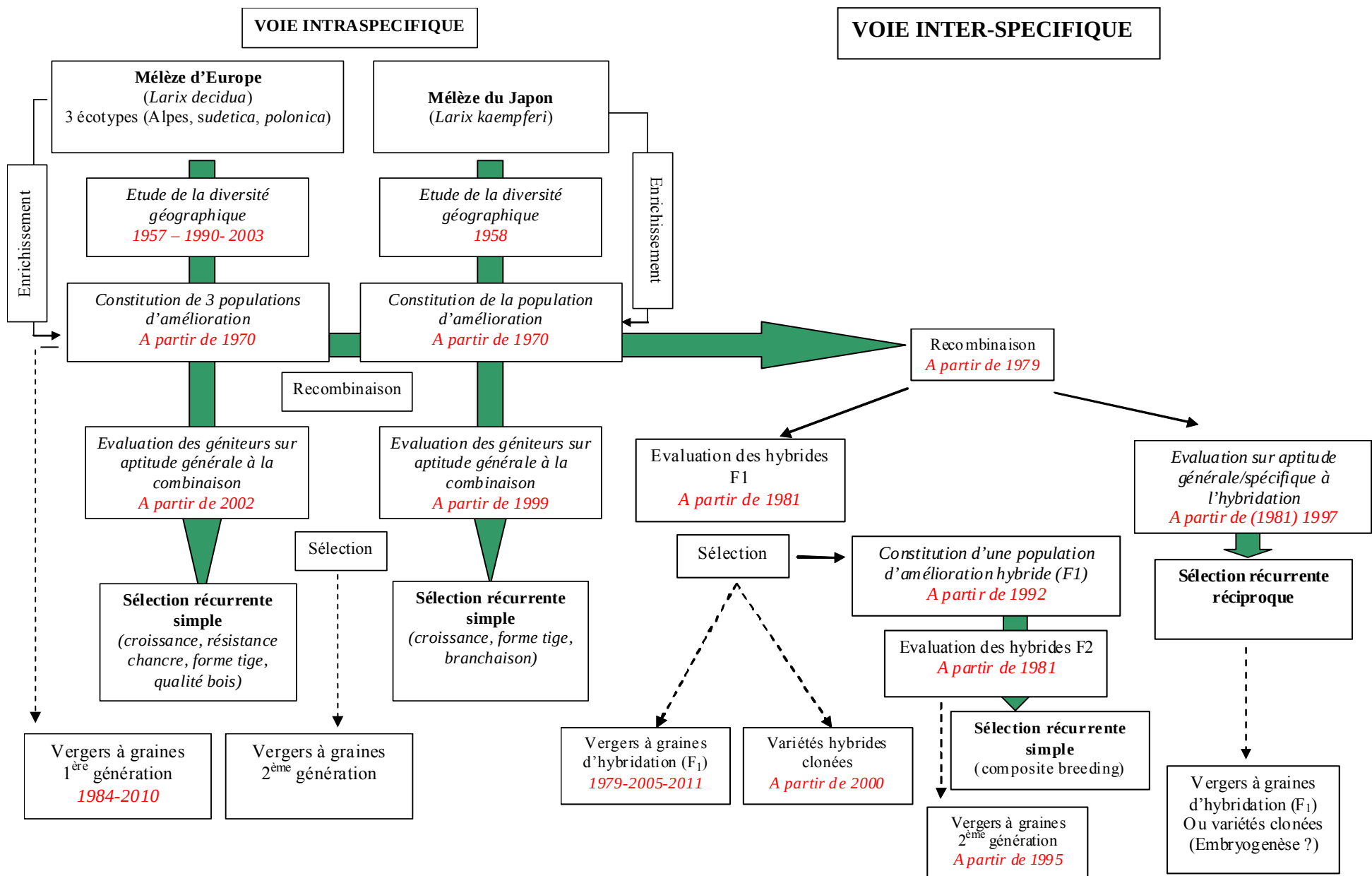


Figure 6. Schéma du programme d'amélioration des mélèzes intra- et inter-spécifique

Phase II. – Approche cognitive de la vigueur hybride ou hétérosis

Comme rappelé dans la première partie, l'hétérosis ou vigueur hybride est l'expression de la supériorité de l'hybride par rapport à ses parents (moyenne des 2 parents ou meilleur parent). Comme l'indique cette définition, il est clair que pour évaluer correctement la vigueur hybride, espèces pures et hybrides doivent partager les mêmes géniteurs. La supériorité des hybrides montrée jusqu'à présent par nos travaux ou ceux de nos collègues étrangers ne correspond donc pas à de l'hétérosis *sensu stricto*. Il y avait donc urgence 1) à créer les pédigrées nécessaires à cette étude et 2) avec un grand nombre de combinaisons intra- et – inter-spécifiques. Ce fut la première étape de nos travaux, étape incontournable mais très contraignante et consommatrice de temps.

2.1. Création de plans de croisements cognitifs

Classiquement chez les plantes agricoles, les parents des hybrides sont représentés par des lignées homozygotes qu'il est difficile d'imaginer chez les arbres forestiers. Au mieux peut-on espérer évaluer la valeur propre des parents à partir des performances de leur copie végétative (clones) (cas du peuplier) sinon, par leurs valeurs moyennes en croisement (AGC) à partir de recombinaisons intra-spécifiques (exemple du pin maritime). Cela impose donc ou bien de maîtriser correctement le clonage ou bien la recombinaison par croisements contrôlés.

Comme mentionné ci-dessus, l'abandon du clonage par bouturage de matériel 'âgé' (>10 ans) au profit de matériel juvénile (voie bulk'), souligne chez le mélèze la difficulté de propager végétativement les géniteurs des hybrides : perte de l'aptitude à l'enracinement, plagiotropie, moindre vigueur. Seul le greffage permet aujourd'hui de multiplier des individus âgés (>100 ans) mais l'effet du porte-greffe sur la valeur génétique d'un individu est encore trop peu connu (*nous conduisons un projet sur ce thème ; Pâques 2002b*). Par ailleurs, alors que des avancées considérables ont été obtenues ces dix dernières années en embryogenèse somatique du mélèze hybride (*Lelu-Walter et Pâques 2009*) à partir d'embryons immatures, nos attentes sont fortes pour de l'embryogenèse à partir de matériel âgé, à laquelle se sont maintenant attelés nos collègues physiologistes de l'INRA d'Orléans.

Par contre, les progrès réalisés chez le mélèze durant la phase I ci-dessus en reproduction sexuée, permettent bien une plus grande maîtrise et efficacité de la recombinaison par croisements contrôlés. Leurs succès restent néanmoins très sujets aux aléas et caprices climatiques en phase d'initiation florale et durant les périodes de pollinisation et de fécondation.

Néanmoins, grâce à ces avancées, nous avons réussi à construire et installer sur le terrain plusieurs plans de croisements cognitifs (*Tableau XV*). Leurs objectifs sont multiples. Ils visent à :

- 1) mettre en évidence l'importance de l'hétérosis pour divers caractères adaptatifs et d'intérêt économique ;
- 2) étudier les conditions de son expression, spatiale et temporelle ;
- 3) déterminer le rôle des espèces parentes mais aussi des populations parentes dans le contrôle génétique des caractères chez l'hybride ;

- 4) déterminer le mode de contrôle génétique des caractères ;
- 5) évaluer l'importance de l'hétérosis en 2^{ème} génération ;
- 6) mesurer l'impact de la consanguinité des parents F₁ sur la dépression des hybrides F₂ ;
- 7) développer des outils de prédiction de la vigueur hybride à partir des caractéristiques des géniteurs ;
- 8) tester une autre approche pour mesurer l'hétérosis sans recourir à des plans de croisements.

Cette première étape très opérationnelle était un pré-requis indispensable pour l'étude de l'hétérosis chez le mélèze. Compte tenu des contraintes biologiques du mélèze (*e.g.* faible taux de graines pleines), elle a été très consommatrice de temps (jusqu'à 5-6 ans pour les plans de croisements les plus évolués) mais elle a permis de créer un petit réseau de dispositifs, unique en Europe et dans le monde pour le mélèze mais aussi pour les autres résineux (hormis pour les pins hybrides subtropicaux au Queensland, Au).

Malgré les progrès réalisés dans cette expérimentation, il est clair que ce réseau souffre encore de nombreuses limites (faible nombre de géniteurs impliqués, faible effectif par famille, faible nombre de sites) et est « fragilisé » par la vigueur elle-même du mélèze hybride : elle impose des éclaircies précoces et par là, une réduction (trop) rapide des effectifs. Notre priorité est donc d'exploiter scientifiquement intensivement ce réseau dans les prochaines années.

Les premiers résultats disponibles à partir des dispositifs les plus anciens sont résumés ci-après mais ils ne concernent encore que du matériel juvénile.

Tableau XV. Plans de croisements cognitifs et autres approches pour étudier l'hétérosis chez le mélèze

Type de plan de croisements	Géniteurs impliqués	Objectif d'étude	Date création	Implantations	Date implantation
Factoriels interspécifiques (ME- <i>sudetica</i>)	2 x (12ME * 6MJ)	- rôle de chacune des espèces parentes dans le contrôle génétique des caractères chez les hybrides, -mode de contrôle des caractères	1982	2 sites	1985
	1 x (10ME * 11MJ)		1984	2 sites	1987
Factoriel interspécifique (ME- <i>polonica</i>)	8ME * 5MJ	Idem ci-dessus	1988-1994	1 site	1997
Diallèle-factoriel intra-/inter-spécifique (ME- <i>sudetica</i>)	(9ME + 9MJ) * (9ME + 9MJ)	- expression de l'hétérosis, - prédiction hétérosis, - effets réciproques, - + idem ci-dessus - suivi fin de la phénologie et rythme de croissance ; mise en relation avec hétérosis	1988-1994	3 sites + 1 cloné	1997 2004
				+ 1 autre copie greffée en 2011	2012
Polycross interspécifique	(17ME- <i>sudetica</i> + 17ME- <i>alpes</i>) * polymix MJ	- Influence de l'écotype de mélèze d'Europe dans le contrôle génétique des caractères chez l'hybride (architecture, résistance au chancre, à la sécheresse) - idem	2002	2 sites	2005
	(16ME- <i>polonica</i> + 15ME- <i>alpes</i> + 28ME- <i>sudetica</i>) * polymix MJ		2002-2009	Matériel disponible (semé en 2011)	2012
½ Diallèle-factoriel F ₁ /F ₂	16 MH-F ₁ * 16 MH-F ₁	- hétérosis en 2 ^{ème} génération, - importance du niveau de consanguinité des parents F ₁ sur la valeur des hybrides F ₂	1997-2001	3 sites (dont 1 détruit) + 1 test précoce.	2003
Descendances open F ₂	28MH-F ₁ (open, VG Nogent)	- variabilité des hybrides F ₂ (1/2 frères)	2003-2004 2008	4 sites	2007
	37MH-F ₁ (open, VG Carnöet)	- variabilité des hybrides F ₂ (non apparentés)		Matériel disponible (semé en 2011)	2012
Variétés hybrides commerciales issues de pollinisation libre + marquage moléculaire	Descendances open de 10 vergers à graines d'hybridation F ₁	- possibilité d'utiliser des descendances open issues de vergers d'hybridation sans recourir aux croisements contrôlés pour mesurer l'hétérosis	-	1 site	2000-2004
Polycross interspécifique	Jusqu'à 150 clones ME- <i>sudetica</i> (VG Theil) * polymix MJ (pollinisation électrostatique)	Reconstitution des pedigrees par génotypage (microsatellites) et évaluation en masse des hétérosis parentaux et spécifiques	En projet	-	-

ME/MJ/MH = mélèze d'Europe/du Japon/hybride

F₁ /F₂ = hybride de 1^{ère} / 2^{ème} génération

Polymix = mélange équipondéral du pollen de plusieurs individus/ open = pollinisation libre

2.2. Importance et expression de la vigueur hybride

L'hétérosis a été estimé pour la première fois chez le mélèze hybride à partir du diallèle intra-/inter-spécifique ((9+9) x (9+9)), installé en 1997 sur 3 sites écologiquement contrastés (St-Saud-24 ; St-Appolinaire-69 et Cumières-55). Les premières données disponibles concernaient des caractères adaptatifs (survie et le débourrement végétatif), des caractères de croissance (hauteur, circonférence et volume) et des caractères d'architecture de tige (H/D et rectitude) mesurés à 6 ans.

Dans cette étude, l'hétérosis a été calculé à deux niveaux : au niveau espèce et au niveau familial. Cet hétérosis familial (HEij) a été ensuite décomposé selon Gallais (1990) :

$HE_{ij} = he + he_i + he_j + he_{ij}$ avec he = hétérosis global ; he_i et he_j = hétérosis parental ; he_{ij} = hétérosis spécifique.

Les premiers résultats à 6 ans montrent (Pâques 2002d):

- l'absence ou le faible niveau de signification des effets réciproques aux niveaux spécifiques ($ME_{\text{♀}} \times MJ_{\text{♂}}$ vs $MJ_{\text{♀}} \times ME_{\text{♂}}$) et parentaux ($ME_{i\text{♀}} \times MJ_{\text{♂}}$ vs $MJ_{i\text{♀}} \times ME_{\text{♂}}$) ;
- une supériorité générale des hybrides par rapport aux espèces parentes pour tous les caractères hormis la rectitude de tige (meilleure survie, tardiveté de débourrement, croissance plus forte, meilleur coefficient d'élancement) ;
- une supériorité des hybrides généralisée, quelque soit le site : site plutôt favorable au mélèze d'Europe (Cumières) ou plutôt favorable au mélèze du Japon (St-Saud, St-Appolinaire) ;
- des niveaux d'hétérosis moyens soit positifs, soit négatifs et d'intensité très variable selon les caractères. Des hétérosis négatifs sont observés pour la rectitude et le débourrement (effet d'échelle) et positifs pour les autres caractères. Les plus fortes valeurs sont observées pour le volume ; les plus faibles pour la rectitude. (Tableau XVI)
- des niveaux d'hétérosis familiaux extrêmement variables pour tous les caractères : de (fortement) négatifs à (fortement) positifs, y compris pour la rectitude ;
- une contribution plus forte de l'hétérosis spécifique par rapport aux hétérosis parentaux pour les caractères de survie, croissance et H/D ; les seuls hétérosis parentaux forts étant observés pour le débourrement et la rectitude de la tige ;
- des hétérosis parentaux en moyenne nettement plus élevés pour le mélèze d'Europe que pour le mélèze du Japon.

Tableau XVI : Hétérosis au niveau espèce (HEg) et au niveau familial (HEfa) (Pâques 2002d).

Sites		Survie	Débourrement	Volume	Rectitude	H/D
St-Saud	HEg	+3.6	-18.4	+69.1	-7.7	-5.1
	HEfa	-26.3-+24.7	-53.5-+20.1	+17-+115	-34.1-+8.9	-13.3-+6.0
St-Appolinaire	HEg	+19.7	-5.4	+61	-6.7	-10.2
	HEfa	-51.4-+80.7	-30.5-+26.4	-7-+147	-37.5-+13.3	-25.9-+54.3
Cumières	HEg	+33.6	+3.3	-	-2.8	-
	HEfa	-66.6-+302.7	-54.6-+93.4	-	-39.1-+32.1	-

Par ailleurs, nous montrons :

- une expression variable de l'hétérosis selon les sites : il est observable et significatif dans tous les milieux mais il semblerait que plus faible soit la fertilité du site –jugée sur base des hauteurs moyennes des arbres des dispositifs-, plus grand soit l'hétérosis pour la survie, la croissance en hauteur, et même la forme de la tige ;
- une stabilité inter-sites nettement plus forte (écovalences de Wricke) des hybrides interspécifiques par rapport aux descendances intra-spécifiques de mélèze d'Europe pour tous les caractères et par rapport aux descendances intra-spécifiques de mélèze du Japon pour les caractères d'architecture ; pour les caractères de croissance, les hybrides inter- et intra-spécifiques de mélèze du Japon montrent des écovalences faibles et de même niveau.
- une évolution très forte avec l'âge avec des hétérosis chutant de moitié entre 1 et 3 ans puis ré-augmentant avec l'âge (Pâques 2000).

Malgré leur caractère très préliminaire, ces résultats nous apportent déjà des informations précieuses :

- ils confirment bien qu'au-delà de la supériorité moyenne des hybrides déjà observée dans la phase I et dans la littérature, cette supériorité hybride moyenne correspond aussi à de l'hétérosis ;
- contrairement à une idée reçue chez les forestiers, tout hybride n'est pas supérieur à ses parents : la large gamme d'hétérosis familial observé le montre nettement. Ce résultat souligne aussi la nécessité de disposer d'un grand nombre de descendances hybrides impliquant de nombreux géniteurs pour détecter des hybrides très performants ;
- de l'hétérosis positif mais aussi négatif (et pas simplement lié à un effet d'échelle) peut être détecté selon les caractères ;
- des hétérosis familiaux favorables et très forts existent pour tous les caractères et montrent le très grand potentiel des hybrides interspécifiques ;
- l'absence d'effets réciproques ou leur faible effet permettra de simplifier à l'avenir les plans de croisements en choisissant indifféremment le sens du croisement ($ME_{\text{♀}} \times MJ_{\text{♂}}$ vs $MJ_{\text{♀}} \times ME_{\text{♂}}$) ;
- le déploiement spatial des hybrides en fonction du milieu pédo-climatique n'est pas neutre : bien que de l'hétérosis soit observé sur chacun des sites, il semble s'exprimer plus fortement dans le milieu le plus marginal ; néanmoins les performances moyennes absolues des hybrides augmentent avec le niveau de fertilité ;
- la variabilité temporelle de l'hétérosis exige son observation sur un terme long.

2.3. Rôle du mélèze d'Europe et du mélèze du Japon dans le contrôle génétique des caractères chez l'hybride et mode de contrôle génétique des caractères

De manière à 'doser' les efforts d'amélioration et de sélection chez chacune des espèces-parentes, il est indispensable de connaître leur poids respectif dans le contrôle génétique des caractères chez l'hybride. La disponibilité de plans de croisements factoriels entre les deux espèces a permis d'apporter une première réponse à cette question. Les résultats des deux plans factoriels (12*6) les plus anciens installés en 1985 sur deux sites (Beaumont-du-Lac-87 et Baumes-Les-Dames-25) sont brièvement présentés. Ils concernent des mesures de croissance, architecture et propriétés du bois, réalisées à 16 ans.

Trois résultats majeurs obtenus sur le site de Beaumont (Pâques 2004) et confirmés ensuite sur le 2^{ème} site (données non publiées) sont à mentionner ici :

- les caractères peuvent être rassemblés en 3 groupes selon l'importance du contrôle génétique exercé par chacune des deux espèces (part respective de leur variance par rapport à la variance totale (ou génétique totale), en l'absence d'effet réciproque) : d'une part, les propriétés du bois (densité, module d'élasticité) sous très net contrôle du mélèze d'Europe ; d'autre part, les caractères d'architecture (rectitude et élancement de la tige, angle des branches) sous contrôle du mélèze du Japon ; et enfin les caractères de croissance pour lesquels la contribution des deux parents à la variabilité génétique totale est semblable ;
- bien que la variabilité génétique apparaisse essentiellement de type 'additif', la part du terme d'interaction (variabilité 'non-additive') est significative pour quelques caractères dont l'élancement et la rectitude de la tige et le module d'élasticité ;
- la contribution de la part non-additive à la variance génétique totale peut varier fortement selon l'âge d'observation. C'est le cas pour les caractères de croissance et particulièrement pour la hauteur totale : très significative, elle représentait pratiquement toute la variabilité génétique à 2 ans puis une part décroissante pour devenir non-significative puis nulle à 7 ans. A 16 ans, on retrouve une contribution certes faible mais significative.

Ces résultats s'ils se confirment montrent donc que le rôle des espèces-parentes dans le contrôle de la variabilité des caractères chez l'hybride est assez différent selon les caractères et que le poids de ceux-ci dans le processus d'amélioration-sélection sera différent selon les espèces. Par ailleurs, beaucoup de caractères semblent sous contrôle génétique de type 'additif' et sont donc a priori facilement mobilisable par des stratégies d'amélioration simples (type sélection récurrente simple). Par contre, l'existence de caractères économiquement importants comme la rectitude ou la résistance mécanique, caractérisés par un contrôle génétique non-additif non négligeable et le changement possible au cours du temps de cette contribution non-additive risquent de compliquer le processus de sélection multi-caractères.

2.4. Prédiction de l'hétérosis

L'optimisation de l'hétérosis par le choix *a priori* de géniteurs hétérotiques est une priorité si l'on veut éviter l'empirisme de la démarche adoptée jusqu'à présent. Comme indiqué précédemment, celle-ci est fondée sur la recombinaison 'à l'aveugle' des géniteurs des deux espèces puis l'évaluation de leurs descendances hybrides. Les améliorateurs qui gèrent souvent des populations d'amélioration de plusieurs centaines d'individus pour chaque espèce (dans notre cas, 300 mélèzes d'Europe et 280 mélèzes du Japon) se trouvent ainsi facilement confrontés à la possibilité de créer et puis évaluer plusieurs dizaines voire centaines de milliers de descendances hybrides ; ce qui n'est pas réaliste !

Comme on l'a vu plus haut, la supériorité des hybrides est liée à deux propriétés : d'une part la complémentarité des caractères et d'autre part l'hétérosis.

Dans le premier cas, une bonne connaissance au niveau génétique des caractéristiques propres des espèces, des populations et des individus est indispensable. Le succès des hybrides de peuplier (*Populus deltoides* x *P.trichocarpa*) le démontre bien : en combinant la plus forte croissance en hauteur de *P.trichocarpa* avec celle plus forte en diamètre de *P.deltoides*, ou en combinant leurs caractéristiques foliaires complémentaires (e.g. grandes cellules épidermiques et position horizontale chez *P.trichocarpa* ; grand nombre de petites cellules épidermiques et position inclinée chez *P.deltoides*), les améliorateurs du peuplier ont pu obtenir des hybrides très productifs (Stettler

et al. 1996) grâce entre autre aux effets multiplicatifs des caractères (ex. Volume = fct(hauteur, diamètre) ; taille des feuilles = fct (nombre et taille des cellules)).

Chez le mélèze, nous n'en avons qu'une appréciation grossière au niveau espèce et populations (voir Phase I-1)) ; elle est absente au niveau individuel.

La supériorité des hybrides liée à l'hétérosis pour un caractère donné dépend des mécanismes sous-jacents mais elle est souvent mise en relation avec une augmentation du niveau d'hétérozygotie chez l'hybride et une possibilité de prédiction de la vigueur hybride repose sur le calcul des distances génétiques entre géniteurs. Chez plusieurs espèces, il a été montré qu'une augmentation de la distance génétique permet d'augmenter l'hétérosis mais jusqu'à un optimum au-delà duquel des modifications trop importantes au niveau chromosomique et/ou génique ont un effet adverse.

La prédiction de l'hétérosis chez le mélèze a été tentée dans deux études :

- la première visait à mettre en relation les distances génétiques entre 12 géniteurs de mélèze d'Europe et 12 géniteurs de mélèze du Japon, estimées à l'aide de marqueurs moléculaires (RAPD) et les performances de leurs descendances hybrides.
- la seconde, basée sur la génétique quantitative, examine la liaison entre l'aptitude générale à la combinaison (AGC) des géniteurs et leur aptitude générale à l'hybridation (AGH) et ces dernières avec les performances des descendances hybrides. L'AGC repose sur la valeur en croisements intra-spécifiques, l'AGH sur la valeur en croisements inter-spécifiques.

La première étude (Arcade *et al.* 1996) montre que distances génétiques entre géniteurs et performances des hybrides sont corrélées significativement ($p=0.001$), positivement pour certains caractères comme la croissance (hauteur, diamètre, volume) ou négativement comme l'angle de branchaison mais aucune corrélation n'a été trouvée pour les caractères de forme de la tige et les propriétés du bois. Pour les caractères de croissance, une prédiction sur base des distances génétiques ne semble pas possible avant au moins 5 ans (corrélations faibles non significatives). Néanmoins quand les corrélations sont significatives, les niveaux de liaison restent modérés (autour de 0.50).

La deuxième étude très préliminaire (résultats à 4 ans !) montre des liaisons entre AGC et AGH modérées à fortes (0.67-0.80) pour la hauteur totale, la rectitude de la tige et le débourrement végétatif, un peu plus faibles entre AGC et performances hybrides (0.58-0.79) et plus fortes entre AGH et performances hybrides (0.71-0.93) et donc y compris pour des caractères où la part de variance non-additive est *a priori* importante à cet âge (hauteur totale et rectitude). Des résultats similaires sur un autre matériel avaient déjà montré le très bon pouvoir prédictif de l'AGH des parents (et encore mieux de leur somme) : corrélations jusqu'à 0.91 avec la hauteur à 6 ans et 0.82 avec la rectitude) (Pâques 1992c).

2.5. Hétérosis en 2^{ème} génération – effet de la consanguinité

La possibilité d'exploiter la vigueur hybride en 2^{ème} génération offrirait des perspectives très attrayantes pour les améliorateurs recourant à l'hybridation interspécifique. En effet, d'une part, cela permettrait de réduire les efforts d'amélioration sur une population unique (hybride, via une stratégie d'amélioration du type 'composite breeding') au lieu de deux classiquement (comme dans les stratégies de type 'Sélection récurrente réciproque'). D'autre part, pour ceux qui sont

confrontés comme sur mélèze à la difficulté de produire massivement des hybrides de 1^{ère} génération, cette voie permettrait d'éviter les contraintes des vergers d'hybridation (problème de synchronisation des floraisons, voir plus haut) ou le recours à des méthodes coûteuses de gestion florifère des vergers (e.g. induction, supplémentation pollinique).

Deux écueils majeurs liés à cette voie sont souvent mis en avant sur des bases théoriques mais aussi expérimentales chez certaines plantes agricoles :

- une chute de l'hétérosis d'une génération à l'autre,
- une explosion de la variabilité intra-familiale.

Cela se démontre facilement et s'observe quand les hybrides sont issus de lignées pures homozygotes, ce qui n'est jamais le cas chez les arbres forestiers.

Pour le mélèze, nous disposons de deux sources d'information pour étudier le comportement des hybrides de 2^{ème} génération :

- d'une part, d'un test de descendances installé en 1986 à Beaumont-du-Lac (87) et comportant 20 descendances hybrides F₂ en comparaison avec de multiples hybrides F₁ ; les descendances F₂ sont issues de parents F₁ pleins-frères ; les hybrides F₁ n'ont aucun apparentement avec les hybrides F₂ ;
- d'autre part, d'un plan de croisements ½ Diallèle-factoriel F₁/F₂ installé en 2003 (tableau XV). Dans ce plan de croisements, sont comparés des hybrides F₂ issus de parents F₁ avec différents niveaux d'apparentement (non-apparentés, demi-frères et pleins-frères) et les familles hybrides F₁ dont sont issus les parents des F₂.

Les résultats les plus anciens (à 10-14 ans) issus du premier test de descendances (Pâques 2000) montrent une chute très forte de la vigueur avec une perte de croissance en hauteur de l'ordre de 20% et en circonférence de plus de 28% des hybrides F₂ par rapport aux hybrides F₁ (Figure 7). Par ailleurs les hybrides de 2^{ème} génération apparaissent plus précoces (+15%) et plus élancés (+8.7% pour H/D), mais avec une meilleure rectitude de tige (+35%) et une densité de bois égale aux hybrides F₁. Cette meilleure forme de tige est probablement liée à leur plus faible vigueur (liaison défavorable croissance-forme).

Par ailleurs pour tous les caractères hormis la rectitude de la tige (inférieure) et la densité du bois (pilodyn, égale), la variabilité intra-familiale des hybrides F₂ est plus forte que celle des hybrides F₁ (Tableau XVII).

Ces résultats rejoignent les seuls résultats déjà disponibles sur mélèze. Dietze (1974) montre une moindre vigueur des hybrides F₂ issus de parents pleins-frères mais avec une dépression moins forte : -12.3% et -14.8% respectivement pour la hauteur totale et le diamètre à 1.30m à 11 ans par rapport aux témoins hybrides F₁ (aucune relation de pedigree).

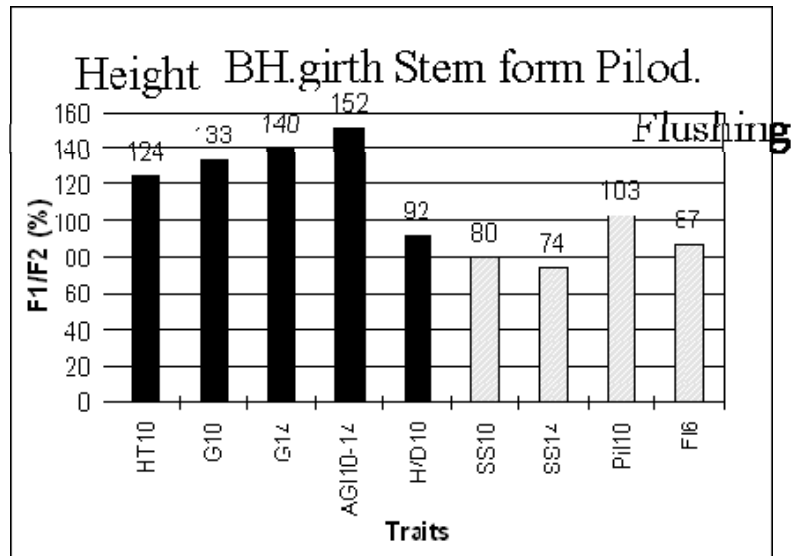


Figure 7. Valeur relative (%) des hybrides F₁ par rapport aux hybrides F₂ pour la hauteur (HT10), le diamètre (G10 et G14), l'accroissement annuel courant en diamètre (AG10-14), H/D, la rectitude de la tige (SS10 et SS14), le pilodyn (Pil10) et le débourrement (Fl6) à 6, 10 ou 14 ans (test de Beaumont-du-Lac).

Tableau XVII. Coefficients de variation intra-familiale (%) pour les descendance hybrides F₂ et F₁ (test de Beaumont-du-Lac).

Caractères	F1		F2
	Pleins-frères (20 familles)	polycross (20 familles)	polycross (17 familles)
HT10	14.9	14.2	19.1
G10	22.3	21.0	28.5
G14	19.5	17.8	27.8
AG10-14	23.6	21.7	33.4
H/D10	14.6	13.4	18.5
SS10	22.1	27.4	19.3
SS14	26.3	33.0	21.8
Pil10	16.6	16.5	16.5
Fl6	20.9	23.7	28.1

Néanmoins, ces résultats sont limités dans leur portée car d'une part comme ceux de Dietze (1974), il s'agit d'une comparaison globale entre moyennes de descendance hybrides F₁ et F₂ sans lien d'apparentement et d'autre part, la dépression hybride éventuelle est confondue avec la dépression de consanguinité liée au fort apparentement entre les parents hybrides F₁ des descendance F₂.

C'est pour remédier à ces lacunes et permettre une appréciation plus correcte de la dépression hybride et de consanguinité qu'un plan de croisements diallèle a été créé. Dans ce dispositif où sont comparés hybrides de 2^{ème} génération et hybrides de 1^{ère} génération partageant les mêmes géniteurs comme parents et grands-parents, la dépression globale a été décomposée en deux parties :

- la dépression hybride : $1 - F_{2NR}/F_1$
- la dépression de consanguinité : $1 - F_{2i}/F_{2NR}$

et estimée par : $(F_{2i} - F_{2NR})/F_1 + (F_{2NR} - F_1)/F_1$

avec F_1 , F_{2NR} et F_{2i} , respectivement performance moyenne des hybrides F_1 , F_2 entre parents hybrides non apparentés et F_2 issus de parents consanguins.

Les premiers résultats obtenus jusqu'à 6 ans peuvent être résumés comme suit (Pâques 2007) :

Le passage d'une génération à l'autre se traduit par une très forte dépression hybride pour les caractères liés au succès reproducteur (nombre de graines pleines par cône, pourcentage de graines pleines, nombre de graines germées par cône : -55.2%, -48.6% et -37.9% respectivement) mais n'affecte pas le poids de 1000 graines. A cela s'ajoute une forte dépression de consanguinité (Figure 8). Pour les hybrides de 2^{ème} génération, la dépression totale atteint jusqu'à plus de 82% pour les hybrides issus de parents F_1 pleins-frères.

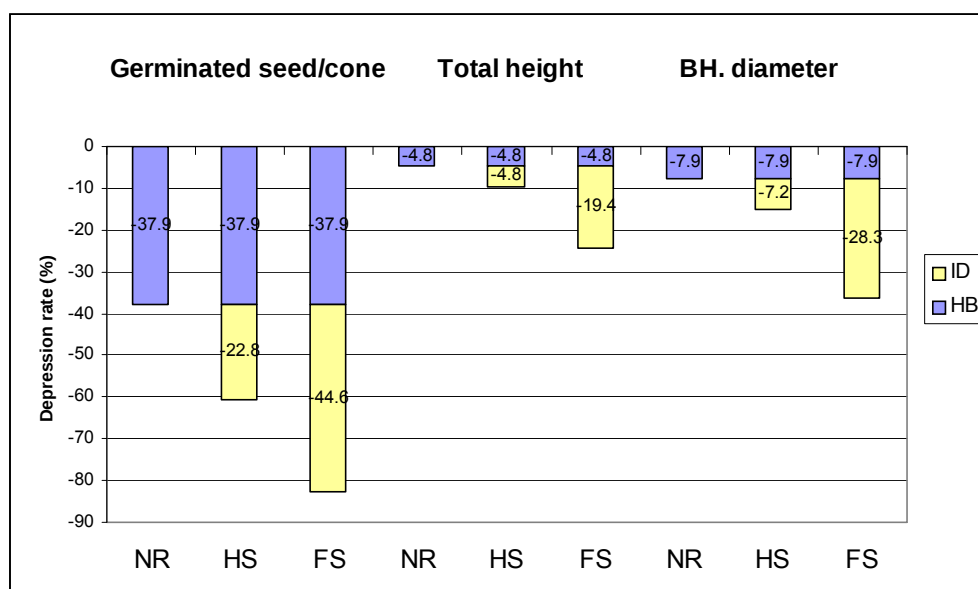


Figure 8. Dépression hybride (HB) et dépression de consanguinité (ID) (exprimés en %) pour le nombre de graines germées par cône, la hauteur totale et le diamètre pour des hybrides F_2 issus de parents non-apparentés (NR), demi-frères (HS) et pleins-frères (FS) (site de Peyrat).

Pour la croissance en hauteur et en diamètre, la dépression hybride semble nettement plus faible (-4.8 et -7.9% respectivement). Mais avec la dépression de consanguinité – plus forte pour le diamètre que pour la hauteur – la dépression totale peut quand même atteindre plus de 24% et 36% pour la hauteur et le diamètre avec les plus forts niveaux de consanguinité. Pour les autres caractères étudiés (débourrement et forme de tige), les différences entre hybrides F_2 et hybrides F_1 ne sont pas significatives. Finalement, on confirme aussi l'augmentation de la variabilité intra-familiale de la F_1 à la F_2 et avec l'augmentation de la consanguinité (Pâques 2007).

Ces résultats très juvéniles (4 ans en plantation) -s'ils se confirment- montrent des dépressions hybrides et de consanguinité très variables selon les caractères. D'un point de vue pratique, s'il est clair que les hybrides F₂ avec parents consanguins offrent peu d'intérêt, les hybrides F₂ entre parents non apparentés offrent des niveaux de performances (moyenne et variabilité intra-familiale) très acceptables, assez proches des hybrides de 1^{ère} génération (hormis pour les caractères liés à la reproduction), supérieurs aux témoins hybrides du commerce et au mélèze du Japon (Pâques 2007).

Une exploitation en amélioration de cette voie par 'synthetic' ou 'composite breeding' semblerait donc possible moyennant une gestion rigoureuse de la consanguinité au cours des générations. Par ailleurs, Kerr *et al.* (2004a et b) ont aussi montré par simulation que cette stratégie était plus efficace (par unité de temps) que différentes formes de stratégie de sélection récurrente réciproque ou sélection récurrente intra-espèces avec recombinaison interspécifique dans une gamme de structures génétiques des populations-parentes très large. C'est le cas en particulier quand il y a peu de dominance et que la liaison génétique espèce pure-hybride est plus grande que 0, ce que semblent montrer nos résultats.

2.6. Autre approche pour l'étude de l'hétérosis

L'étude de l'hétérosis est conditionnée par l'existence d'un matériel végétal adéquat permettant de comparer des descendances intra- et inter-spécifiques apparentées. Comme on l'a noté plus haut à plusieurs reprises, la production combinée de plans de croisements diallèle intra- et inter-spécifiques par croisement contrôlé reste une étape lourde et très contraignante. C'est particulièrement vrai pour le mélèze à cause de l'irrégularité et de la faible abondance de sa floraison et fructification.

Pour des études n'exigeant pas une approche de l'hétérosis au niveau familial mais seulement au niveau spécifique (taxa), l'utilisation conjointe de descendances 'open' de vergers à graines d'hybridation et des marqueurs cytoplasmiques développés par Acheré *et al.* (2002, 2004) pour identifier les taxa (voir I 5), peut se révéler être une approche très prometteuse. En effet, elle permet de disposer rapidement et à faible coût de descendants forcément apparentés de l'une ou l'autre (ou les deux) espèce pure et d'hybrides interspécifiques. Les risques d'inclure des individus autofécondés sont très faibles compte tenu de la très forte dépression de consanguinité observée chez le mélèze. L'isolement pollinique du verger doit être assuré et ces vergers doivent être multiclonaux, au moins pour une des deux espèces parentales. Ces pré-requis sont actuellement rencontrés dans la plupart des vergers.

Cette approche permet de valoriser directement des plantations d'évaluation de variétés hybrides. Elle a été testée en pépinière sur descendances 'open' d'une dizaine de vergers à graines d'hybridation européens (Pâques 2009) et elle est actuellement utilisée sur des plantations âgées d'une dizaine d'années (*collaboration avec le Cemagref*).

Dans ce même esprit d'amélioration à bas coût ('low cost breeding') inspiré des travaux de El-Kassaby *et al.* (2007), on pourrait imaginer d'obtenir ce mélange d'hybrides intra- et inter-spécifiques directement à partir de croisements polycross avec mélange de pollens des deux espèces. Le développement récent de marqueurs microsatellites sur mélèze d'Europe (thèse de S.Wagner, INRA-Pierroton-Université de Bonn ; marqueurs déjà utilisés dans notre laboratoire dans le cadre de la thèse de M.Nardin) permettrait de reconstituer ensuite le pedigree de chaque descendant. C'est une approche maintenant réaliste et envisagée pour tester la valeur hétérotique

d'un grand nombre de géniteurs (installés en vergers à graines, collection *sudetica*) et sélectionner des combinaisons avec fort hétérosis.

2.7. Support 'physiologique' de l'hétérosis

La supériorité moyenne des hybrides par rapport aux espèces parentes pourrait résulter de différents mécanismes physiologiques se traduisant par une meilleure efficacité photosynthétique, efficacité d'utilisation de l'eau et/ou tolérance à la sécheresse, efficacité d'utilisation de l'azote, etc. liés éventuellement à une architecture aérienne (ou souterraine) ou une anatomie plus favorable par suite de la complémentarité des espèces parentes. C'est en particulier une architecture et une anatomie foliaire plus favorable chez les hybrides qui semblent améliorer leur efficacité photosynthétique et par là, expliquer au moins pour partie la plus grande productivité des peupliers hybrides interaméricains (Stettler *et al.* 1996).

Chez le mélèze, les données de ce type sont extrêmement rares. Matyssek et Schulze (1987a, b) montrent à partir d'un seul individu de chacun des 3 taxa, âgé d'une trentaine d'années, une **capacité photosynthétique** au niveau foliaire semblable chez les hybrides et les parents. Mais grâce à une architecture aérienne plus favorable combinant la plus forte densité d'aiguilles du mélèze d'Europe et la plus longue branchaison du mélèze du Japon, le mélèze hybride parvient à produire une biomasse aérienne totale 3 fois plus forte que celle des espèces-parentes.

A partir d'observations faites en pépinière sur plants de 2 ans, Haasemann (1986) observe aussi la supériorité de l'hybride pour la croissance en hauteur quel que soit le **régime hydrique** du sol testé (humide à sec). Néanmoins son optimum semble être dans les sols à régime hydrique intermédiaire, contrairement aux espèces-parentes qui préfèrent ou bien les sols secs (*L.decidua*) ou bien les sols humides (*L.kaempferi*). Mais il n'en démontre pas explicitement les causes physiologiques (efficacité d'utilisation de l'eau, meilleure tolérance à la sécheresse).

Un autre aspect auquel nous nous intéressons de plus en plus est le lien entre **l'hétérosis et la phénologie de la croissance**. L'hypothèse sous-jacente est que la supériorité de l'hybride pour la croissance (en hauteur comme en diamètre) pourrait être liée à une saison de végétation plus étendue chez l'hybride ou au moins à un meilleur calage de la période de croissance à la période durant la saison de végétation, où les conditions pédo-climatiques sont plus favorables ou moins contraignantes.

Nos premiers résultats (à 2 ans) sur différentes descendance open (mélèzes d'Europe, Japon et hybrides) issues de vergers à graines d'hybridation montrent (Pâques 2009) des différences significatives entre taxa pour le début de la croissance en hauteur et la date où le taux maximum d'accroissement est atteint : l'hybride est plus tardif que le mélèze d'Europe mais plus précoce que le mélèze du Japon. Par contre pour la fin de la croissance, il peut être plus précoce ou plus tardif que le mélèze d'Europe ou que le mélèze du Japon selon les vergers. D'une manière générale, l'hybride apparaît avoir une saison de végétation plus courte que le mélèze d'Europe (de 7 à 31 jours) mais égale ou plus longue que le mélèze du Japon (1 à 12 jours).

Malgré une saison de végétation plus courte, l'hybride manifeste une supériorité par rapport au mélèze d'Europe pour tous les caractères de vigueur. Un rythme de croissance plus fort de l'hybride combiné à un meilleur calage dans la saison de végétation pourrait expliquer cette supériorité. Par rapport au mélèze du Japon, l'hétérosis pour les caractères de croissance est moins fort dans cette expérience. Selon les vergers, cette supériorité de l'hybride pourrait s'expliquer soit

par une saison de végétation plus longue, soit par un taux de croissance plus soutenu de l'hybride. Enfin, la manière dont l'hétérosis final pour la croissance se construit au cours de la saison de végétation semble variable selon le fond génétique des vergers (*e.g.* rythme soutenu tout le long de la saison de végétation ou accélération du rythme de croissance durant une très courte période).

L'observation de l'hétérosis au cours du temps (intra- et inter-annuel) en particulier en liaison avec les paramètres pédo-climatiques nous semble une perspective intéressante pour mieux comprendre la manière dont il se construit au cours d'une saison de végétation et s'exprime durant la vie de l'arbre d'autant que certains prétendent qu'il s'agirait d'un phénomène strictement juvénile (*e.g.* Keiding 1980 ; Reck 1980).

Conclusions

Durant cette seconde période, des progrès significatifs ont été accomplis dans la mise en évidence et la connaissance de l'hétérosis chez le mélèze :

- l'existence de l'hétérosis chez le mélèze est maintenant validée pour plusieurs caractères à plusieurs niveaux, au moins à un stade précoce ;
- une première perception du rôle des espèces parentes dans le contrôle génétique des caractères chez l'hybride et de leur mode de transmission a été apportée ;
- des pistes ont été ouvertes pour prédire l'hétérosis mais aussi pour améliorer et choisir plus efficacement les géniteurs ;
- la séparation des effets dépressifs du passage d'une génération d'hybrides à une autre de ceux liés à la consanguinité des parents permet maintenant d'avoir des éléments de réflexion pour l'élaboration d'une stratégie d'amélioration par hybridation par 'composite breeding' ;
- une première étude a permis d'ouvrir la voie à une meilleure compréhension de la manière dont l'hétérosis se construit au cours du temps : son lien avec la phénologie mais aussi avec les conditions pédo-climatiques ambiantes devrait permettre de mieux comprendre la variabilité de son expression spatiale et temporelle.

Ces progrès n'ont été possibles que grâce au fort investissement dans la production d'un matériel expérimental adapté (plan de croisements et dispositifs expérimentaux multisites) - unique chez les conifères et rare chez les arbres forestiers- et d'une approche alternative sans croisements contrôlés.

IV. PERSPECTIVES

L'hétérosis n'est pas une propriété en soi mais comme on l'a déjà appréhendé, il est conditionné par la valeur moyenne des parents (et donc par leur niveau d'amélioration) et la distance génétique entre géniteurs et il est fonction du caractère observé, de la qualité du milieu (au sens large), de l'âge et/ou du stade ontogénique auquel il est observé. Il participe avec la complémentarité des deux espèces, à la supériorité des hybrides interspécifiques (inter-populations).

Plusieurs axes de recherche sont proposés :

4.1. Impact des populations parentales, du milieu et du temps sur l'expression de l'hétérosis : valorisation des dispositifs existants et création de nouveaux dispositifs d'étude

Les dispositifs présentés plus haut ont déjà fourni des résultats précieux mais sont préliminaires. Ils ont été acquis à un stade très précoce, pour quelques caractères seulement et parfois à partir d'un seul site expérimental. Leur suivi sur l'ensemble des sites et sur un plus long terme, en incluant d'autres caractères d'intérêt (caractères adaptatifs et de qualité du bois) est indispensable pour valider certains résultats et affiner la réponse à certaines questions comme l'évolution de l'hétérosis avec l'âge. Certains dispositifs non encore mesurés (comme ceux évaluant diverses populations de mélèze d'Europe comme mères de l'hybride) permettront d'apporter des réponses à des questions non résolues comme le rôle et la complémentarité des populations parentes dans l'expression de l'hétérosis et la part de la complémentarité et de l'hétérosis dans l'expression de la supériorité hybride pour des caractères complexes.

Dans tous les cas, malgré les efforts accomplis, le matériel actuellement disponible (*e.g.* nombre de géniteurs récombinés, taille des familles, nombre de sites expérimentaux) est encore trop faible pour une étude précise de l'hétérosis et de son expression spatiale. Il faudra renouveler et étendre les dispositifs anciens (durée de vie très courte) ou en créer de nouveaux sur un plus large spectre de conditions environnementales : ce réseau devrait nous permettre une meilleure compréhension de la relation hétérosis-homéostasie et de la meilleure stabilité GxE des hybrides interspécifiques et aussi affiner nos recommandations pour le déploiement des variétés hybrides en forêt.

De nouveaux dispositifs originaux devront être créés par exemple pour séparer les effets 'année' (climat) des effets ontogéniques et étudier leur incidence respective sur l'expression de l'hétérosis (exemple des schémas expérimentaux du type *staggered-start design*, où les mêmes génotypes sont installés en forêt plusieurs années consécutives).

L'approche de recombinaison par 'polycross' (à partir de mélanges connus de pollens des 2 espèces parentes) combinée à la possibilité de recomposer les pedigrees des descendants grâce à des marqueurs moléculaires, devrait permettre de créer rapidement (et à moindre coût ?) et tester un très grand nombre de combinaisons hybrides intra- et inter-spécifiques en vue d'une généralisation de nos résultats.

4.2. Bases génétiques de l'hétérosis

Les modèles de la génétique quantitative sont mal adaptés pour étudier les mécanismes génétiques de l'hétérosis chez les arbres forestiers (hybrides interspécifiques ou interpopulations). Certains

modèles et paramètres sont actuellement utilisés en considérant que mélèze d'Europe et mélèze du Japon font partie du même complexe d'espèces. D'autres modèles et approches devront être explorés en particulier pour la prédiction de l'hétérosis.

Des pistes originales ont été ouvertes comme :

- le modèle développé par Wu et Li (2000) qui permet d'analyser les différences d'architecture génétique (nombre de gènes, actions et fréquences alléliques) entre deux espèces, pouvant expliquer l'hétérosis. Le modèle met en relation les paramètres de la génétique quantitative (différences, hétérosis, variances, covariances) estimés à partir de plans de croisements intra- et interspécifiques avec les effets génétiques à chaque QTL pour un nombre inconnu de QTL. A partir des n équations obtenues avec m ($m < n$) inconnues et un processus d'optimisation non linéaire, les paramètres génétiques sont estimés. Le modèle repose sur différentes hypothèses : système allélique différent chez les 2 espèces ; pas de linkage et d'épistasie entre QTL (un QTL = une suite de QTL sur un même chromosome) ; les effets des QTL aux différents loci, pour un caractère donné, sont approximatés par une série géométrique ; les fréquences alléliques (et leur vitesse de fixation) sont reliées aux effets des gènes par une distribution gamma. Avec un modèle semblable, Li et Wu (1996) avaient montré que l'hétérosis chez les hybrides F1 de peupliers blancs pourrait être lié à de la superdominance entre allèle d'une espèce et allèle de l'autre.
- le modèle multiplicatif d'épistasie développé par Wu et Li (1999) repose sur la même approche que ci-dessus mais en considérant l'interaction entre 2 loci (valeur d'un génotype à une paire de loci = produit de la valeur génotypique à chacun des loci).
- l'outil de simulation XSIM développé par Kerr *et al.* (2004), spécialement destiné à tester différentes stratégies d'amélioration en hybridation. A partir d'une gamme de paramètres génétiques, le logiciel génère deux populations fondatrices, une pour chaque espèce : la valeur des individus est générée au niveau du gène (effet, fréquence) de manière à satisfaire la combinaison d'un set de paramètres génétiques donnés. Les individus sont recombinaés et sélectionnés selon les spécifications données pour chaque stratégie sous l'hypothèse de ressources égales et constantes. Cet outil permet de simuler l'effet de différentes structures génétiques des populations parentales en recombinaison (héritabilité, part des composantes de la variance génétique dont épistasie, corrélation génétique entre performances en espèce pure et hybride). Cependant, les modèles sous-jacents utilisés font l'hypothèse que les deux espèces sont très proches au niveau évolutif et partagent le même système allélique. Par ailleurs, la modélisation fait l'impasse sur les bases génétiques de l'hétérosis.

Comme on le voit aussi, ces modèles ont des limites sévères et reposent sur des hypothèses lourdes comme l'existence d'un même système allélique chez les 2 espèces, l'absence d'épistasie, de linkage, etc.

Les efforts devront être poursuivis en modélisation et simulation pour tester l'influence de différentes architectures génétiques sur l'expression de l'hétérosis dans des conditions moins contraignantes que dans les modèles présentés ci-dessus. Ils s'appuieront d'une part sur les résultats expérimentaux issus de la génétique quantitative que nous accumulons petit à petit, et d'autre part, sur les progrès réalisés dans l'analyse de l'architecture génétique du génome des espèces, en particulier à travers le dosage allélique. Ce dernier aspect devrait aussi nous permettre de progresser dans les aspects de prédiction de l'hétérosis.

Les compétences développées dans notre unité en modélisation allélique (*L.Sanchez*, programme de simulation Metagene), mais aussi en génétique moléculaire (*V.Jorge*) devraient permettre de progresser dans une meilleure connaissance des bases génétiques de l'hétérosis.

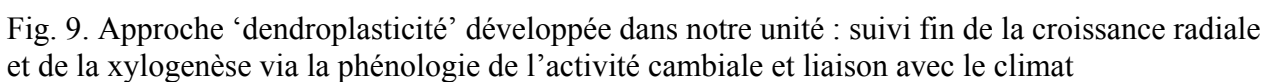
4.3. Bases 'physiologiques' de l'hétérosis

Dans un souci de compréhension mais aussi de prédiction de l'hétérosis, nos travaux se poursuivront dans deux directions :

- par une étude de la possible complémentarité du mélèze d'Europe et du mélèze du Japon en termes **d'architecture aérienne** (branchaison et aiguilles) **en liaison avec la capacité photosynthétique et la transpiration**. Puisque la vigueur hybride pour la croissance se manifeste très tôt dans la vie de l'arbre, il est vraisemblable que des différences d'architecture entre espèces se mettent en place et se complètent favorablement chez l'hybride très précocement (dès le stade pépinière). On peut dès lors imaginer que les hybrides bénéficiant le plus de cette complémentarité expriment au mieux la vigueur hybride et qu'une sélection précoce pour ces caractères puisse être efficace. Notre connaissance actuelle de la forte variabilité de vigueur chez les hybrides interspécifiques nous permettra de choisir pour cette étude des génotypes contrastés, de les reproduire par croisements contrôlés ainsi que leurs parents par voie végétative, et de suivre et comparer leur développement aérien au cours du temps. A travers cette étude, seront recherchés également des prédicteurs précoces efficaces et facilement mesurables permettant dans le cadre du programme d'amélioration une sélection des meilleures combinaisons hybrides à un âge juvénile. Une approche équivalente sur système racinaire en liaison avec la capacité d'alimentation en eau et en éléments nutritifs serait également intéressante mais plus difficile à mettre en œuvre et surtout à valoriser en routine en amélioration. Les compétences acquises par notre unité expérimentale (en particulier équipe Biomasse) entre autre sur résineux seront prioritairement sollicitées pour la partie descriptive de cette étude.
- par un suivi fin de l'impact de la **phénologie de l'activité des méristèmes** (primaires et secondaires) en liaison avec les **paramètres du climat** sur la construction au cours du temps de l'hétérosis pour la croissance, l'adaptation aux conditions pédo-climatiques et les propriétés de base du bois.

Cette étude repose sur une approche qui a été développée dans le cadre de la thèse de *M.E. Gauchat* (Gauchat 2011) et qui s'inscrit plus largement dans une thématique scientifique principale de notre unité sur l'adaptation *sensu largo* des arbres aux changements climatiques, en particulier sous les aspects 'dendroplasticité' (*collaboration avec P.Rozenberg, plusieurs projets en cours DENDROPATH (Ministère de l'Agriculture), GRAAL (Ministère de l'Environnement), ou en soumission Pasaalact (ANR BIOADAPT)*). La croissance radiale est ici favorisée par rapport à la croissance apicale d'une part pour des raisons pratiques (accessibilité aux accroissements), mais aussi parce qu'elle permet d'accéder via la xylogénèse à des caractères fonctionnels et qu'elle permet plus facilement des études rétroactives (à travers les cernes annuels).

Cette approche (*Figure 9*) vise à valoriser rétrospectivement les marques des facteurs pédo-climatiques sur les caractéristiques microdensitométriques et donc anatomiques du cerne de bois en vue d'étudier la réaction/réponse des arbres aux événements climatiques et l'ampleur de sa variabilité temporelle et spatiale (plasticité).



Couplées à la phénologie de la xylogénèse, ces informations permettent d'évaluer les dates et la durée de mise en place des tissus intra-cerne (bois initial, bois de transition, bois final, faux-cernes), ainsi que les rythmes de croissance et les vitesses et intensités de réaction/réponse aux événements extérieurs. Si la structure anatomique mise en place en réaction aux stress pédo-climatiques peut être interprétée en termes adaptatifs (ex. en liaison avec la conductivité hydraulique des tissus, leur vulnérabilité à la cavitation) (Dalla-Salda et al. 2011), les différences observées entre génotypes, en particulier entre mélèze d'Europe, du Japon et leur hybride, pour les paramètres de dynamique de formation du cerne, devraient nous permettre de mieux comprendre et expliquer la supériorité des hybrides par rapport aux parents.

Cette approche devrait permettre d'apporter des réponses aux questions suivantes :

- Y-a-t'il des différences entre parents et hybrides pour la phénologie de l'activité cambiale et de la formation du bois ? Ces différences traduisent-elles une complémentarité de caractères chez l'hybride ?
- Ces différences –si elles existent- peuvent-elles en complément à des rythmes de croissance éventuellement différents expliquer la supériorité des hybrides : saison de végétation plus longue, saison de végétation décalée, rythmes plus soutenus à certaines périodes ?
- Ces différences de réaction/réponse peuvent-elles être reliées à des contraintes environnementales (ou exigences) différentes entre taxa ?
- Comment ces différences -si elles existent- se manifestent-elles en termes de répartition des différents tissus et quelles sont leurs conséquences sur les propriétés du bois ?
- Les différences entre taxa dans la variation de la densité du bois au cours de la saison de végétation, les différences dans les vitesses de réaction aux événements pédo-climatiques peuvent-elles traduire une meilleure adaptation des hybrides au milieu ?
- Hybrides et parents diffèrent-ils par leur plasticité phénotypique, lue à travers les variations de densité intra-cerne (inter-cernes) en lien avec les paramètres (pédo-) climatiques. Peut-elle expliquer la supériorité des hybrides ?
- Si les paramètres phénologiques permettent d'expliquer une supériorité des hybrides pour la croissance et/ou l'adaptation au milieu, peuvent-ils être utilisés comme prédicteurs de la vigueur hybride et valorisés en sélection ?

Ces travaux bénéficieront des compétences développées ces dernières années ou en cours de développement dans notre unité en termes de suivi de phénologie (Gauchat et Pâques 2011), de suivi de la croissance en continu (Gauchat et Pâques, en soumission), d'analyses microdensitométrique et anatomique et d'interprétation de la variation de densité intra-cerne en liaison avec le climat, mais aussi des collaborations développées au sein de ce groupe avec les (éco)-physiologistes (e.g. INRA-PIAF-Clermont, Univ.Orléans).

En particulier, des efforts seront prioritairement poursuivis dans les prochaines années :

- pour mieux préciser les conditions environnementales (besoins en froid, en chaud, lumière et seuils critiques) liées à la levée de dormance (endo et eco-dormance) des méristèmes apicaux et à la phase de sénescence (collaboration dans le cadre du GDR Phénologie ; projet BIOADAPT en soumission),
- et étudier la variabilité génétique (inter- et intra-espèce) de ces seuils et sommes de température ;
- pour évaluer le lien entre ces besoins et ceux nécessaires pour réactiver/stopper l'activité du méristème secondaire, (collaboration avec INRA-LERFOB-Nancy, projet GRAAL),

- pour affiner le modèle de synchronisation statistique des profils microdensitométriques à partir d'indices climatiques, développé par INRA-Orléans (L.Sanchez) ; ce modèle devrait permettre l'étude rétrospective de la formation du cerne annuel,
- pour interpréter correctement les changements anatomiques majeurs observés intracernes (bois initial/bois final, faux cerne) en terme fonctionnel et adaptatif (collaboration INRA- EFABA-BIOGECO/PIAF-INTA, projet Trees4Future).

Un des supports expérimentaux sera principalement un test précoce en pépinière, combinant un échantillon de familles intra- et inter-spécifiques du diallèle 18 x 18, clonées (matériel multiplié en 2011). Il permettra un suivi fin de la phénologie végétative, de la croissance en hauteur et radiale, et de la xylogenèse. Un dispositif similaire avec le même objectif et utilisant la même approche est en cours d'installation sur un autre hybride (*Pinus caribaea* x *P.elliottii*) en Argentine dans le cadre d'une collaboration avec l'Institut argentin de la recherche agronomique (INTA-Missionnes).

Cette étude bénéficiera aussi directement des connaissances et progrès méthodologiques qui seront acquis dans le cadre de la thèse de M.Nardin, que je co-dirige avec P.Rozenberg, sur l'« Ajustement biologique du mélèze le long d'un gradient altitudinal : étude microdensitométrique de la réponse au climat ».

CONCLUSION - REMARQUES FINALES

Les études en cours et celles proposées pour les années à venir s'inscrivent dans une démarche au long cours, commencée dès la fin des années quatre-vingt avec la création des premiers plans de croisements 'cognitifs' et leur installation sur le terrain. Elles trouvent leurs origines dans le programme d'amélioration des mélèzes en cours à l'INRA d'Orléans depuis la fin des années soixante-dix avec la création des premiers hybrides interspécifiques, mais qui elle-même n'a été possible que grâce aux efforts entrepris dès la fin des années cinquante (évaluation des populations, sélection phénotypique et constitution des populations d'amélioration). Ces délais peuvent faire peur si l'on a en référence la manipulation de plantes annuelles et surtout en tête les perspectives à court terme des financeurs. Pourtant la continuité en amélioration, et d'une manière générale en recherche forestière, est la clé du succès, pour autant qu'à chaque « génération », l'« héritage » s'adapte aux nouvelles contraintes et opportunités et soit enrichi de nouvelles connaissances.

Le fil rouge des études proposées vise *in fine* :

- i) à améliorer l'efficacité de la création, de l'évaluation et de la sélection d'hybrides performants, productifs, bien adaptés aux conditions environnementales en changement et aux nouveaux besoins socio-économiques (ex. bois durable, bois énergie),
- ii) et à optimiser les conditions de déploiement des variétés hybrides qui seront sélectionnées.

Pour atteindre ces objectifs finalisés, ces travaux sont (et seront) aussi soutenus par plusieurs études non décrites ici, menées en parallèle, sur la diversité intra-spécifique, sur le déterminisme génétique de la résistance au chancre, de la duraminisation et la durabilité naturelle du bois, l'architecture de la forme de la tige, sur l'optimisation des méthodes de multiplication en masse par voie générative (vergers F₁/F₂, collaboration Cemagref, GIE

‘Graines forestières’) et végétative (place de l’embryogenèse somatique, collaboration M.A.Lelu-Walter).

Le mélèze et l’hybride interspécifique en particulier présentent parmi les résineux des atouts incontestables en terme de croissance juvénile, de flexibilité par rapport au milieu, et de propriétés du bois (structure, durabilité naturelle) dans des conditions environnementales très éloignées de celles des aires naturelles. Cela seul devrait justifier sa plus grande diffusion et utilisation en France et en Europe, ne fussent les difficultés de sa multiplication en masse.

Comme il a été indiqué en introduction, cette étude de la vigueur hybride sur mélèze a un profond écho sur d’autres programmes d’hybridation : *e.g.* sur pin maritime (inter-populations) à l’INRA-Pierroton mais surtout et de loin sur peuplier à l’INRA d’Orléans. L’importance économique actuelle de ce dernier et sa position stratégique comme modèle biologique à l’INRA, permettent d’aborder la thématique avec d’autres approches plus innovantes (*e.g.* en génomique) mais aussi plus coûteuses, qui ne sont pas envisageables ni réalistes à l’heure actuelle sur mélèze. Cela ne doit pas empêcher les échanges scientifiques. Plus proches sont les travaux et programmes conduits sur les hybrides de pins sub-tropicaux (*Pinus caribaea*, *P. elliottii*), économiquement très importants en Australie (Queensland) et en plein développement en Argentine (Missionnes), que nous suivons attentivement.

Enfin, les travaux proposés s’inscrivent aussi dans un souhait plus large d’insérer nos programmes d’amélioration (et celui du mélèze en particulier) dans le contexte européen grâce à la mise en réseau de nos collections et facilités expérimentales mais aussi grâce à un accès facilité à des plateformes appartenant à d’autres disciplines scientifiques (science du bois, ecophysiologie, modèles de croissance, etc), à des échanges scientifiques et techniques soutenus, à une harmonisation de nos pratiques d’évaluation et d’analyses, et au développement d’outils communs (*e.g.* génotypage, calcul, GIS, modèles de prédiction). Cette ambition justifie aussi notre fort investissement depuis 2006 dans la coordination de projets européens d’intégration de la recherche à travers ses infrastructures (TREEBREEDDEX : 2006-2011, TREES4FUTURE : 2011-2015).

BIBLIOGRAPHIE

- Acheré V., Faivre-Rampant P., Benoît V., Leplé J.C., Pâques L.E., Prat D. Characterisation of hybrids between *Larix decidua* and *L.kaempferi* by molecular markers. In Proc.LARIX 2002 Symposium, Gap, September 16-21, 2002 : 176-186. (*communication*).
- Acheré V., Faivre-Rampant P., Pâques L.E., Prat D. 2004. Chloroplast and mitochondrial molecular tests identify European x Japanese larch hybrids. Theor.Appl.Genet. 108 : 1643-1649.
- Adams R.P. 1994. Geographic variation and systematics of monospermous *Juniperus* (*Cupressaceae*) from the Chihuahua Desert based on RAPDs and terpenes. Biochemical Systematics and Ecology 22(7): 699-710.
- Abaimov A.P., Lesinski J.A., Martinsson O., Milyutin L.I. 1998. Variability and ecology of Siberian larch species. In Rep.Swed.Univ.Agric.Sci. Dept Silviculture 43: 123pp.
- Arcade A., Faivre-Rampant P., Le Guerroué B., Pâques L.E., Prat D. 1996. Heterozygosity and hybrid performance in larch. Theor.Appl.Genet. 93 : 1274-1281.
- Arnold M.L. 1997. Natural hybridization and Evolution. Oxford University Press.
- Avrov, F.D. 1982. Crossability of different species of larch in a clonal seed orchard collection in Siberia. Lesovedenie 5: 23-30.
- Barre P., Layssac M., D'Hont A., Louarn J., Charrier A., Hamon S., Noirot M.1998. Relationship between parental chromosomal contribution and nuclear DNA content in the coffee interspecific hybrid *C. pseudozanguebariae* × *C. liberica* var. 'dewevrei'. Theor Appl Genet 96:301-305.
- Bennuah S.Y., Wang T., Aitken S.N. 2004. Genetic analysis of the *Picea sitchensis* * *glauca* introgression zone in British Columbia. In Dynamics and conservation of genetic diversity. Selected papers from the DYGEN conference, Strasbourg, France, 2-5 December 2002. Elsevier Science B.V. pp. 65-77
- Bergmann F., Gagov V. 2004. The detection of hybrid populations between fir species in the southern Balkan Peninsula. In Proceedings of an international scientific conference marking 75 years of the Forest Research Institute of the Bulgarian Academy of Sciences, Sofia, Bulgaria, 1-5 October 2003. Volume 2. Forest Research Institute. pp. 97-102.
- Birchler J.A., Yao H., Chudalayandi S. 2006. Unraveling the genetic basis of hybrid vigor. PNAS 103 (35): 12957-12958.
- Bisoffi S. 1989. Recent developments of poplar breeding in Italy. In Proc. IUFRO Working Party S2.02.10, Hann-Münden. 28pp.
- Blada I. 1992. Analysis of genetic variation in a *Pinus strobus* x *P.griffithii* F1 hybrid population. Silvae Genet. 41 (4-5): 282-289.
- Blada I. 2000. Genetic variation in growth and blister-rust resistance and growth traits in a *Pinus strobus***P. wallichiana* hybrid population. Silvae Genetica 53 (1): 33-41.
- Blada I. 2004. Genetic variation in blister-rust resistance and growth traits in *Pinus strobus***P. peuce* hybrid at age 17: (Experiment 2). Silvae Genetica 49 (2): 71-78.
- Bonnet-Masimbert M., Baldet P., Pâques L.E., Philippe G. 1997. From flowering to artificial pollination in larch for breeding and seed orchard production. The Forestry Chronicle, (74) 2 : 195-202.
- Boratynski A. 1986. Systematyka I Geograficzne Rozmieszczenie. In: Modrzewie *Larix* Mill.Polska Akademia Nauk. Instytut Dendrologii. Warszawa.
- Bousquet J., Cheliak W.M., Wang J., Lalonde, M. 1990. Genetic divergence and introgressive hybridization between *Alnus sinuata* and *A. crispa* (*Betulaceae*). Plant Systematics and Evolution 170 (1-2) : 107-124.
- Bradshaw H.D., Stettler R.F. 1995. Molecular genetics of growth and development in *Populus*. IV. Mapping QTLs with large effects on growth, form and phenology traits in a forest tree. Genetics 139: 963-973.
- Broeck A. vanden, Villar M., Bockstaele E. van, Slycken J. van. 2005. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations. Ann. For. Sc. 62 (7): 601-613.

- Burgarella C., Lorenzo Z., Jabbour-Zahab R., Lumaret R., Guichoux E., Petit R.J., Soto A., Gil L. 2009. Detection of hybrids in nature: application to oaks (*Quercus suber* and *Q. ilex*). *Heredity* 102(5): 442-452.
- Ceulemans R., Scarascia Mugnozza G.T., Wiard B.M., Braatne J.H., Hinckley T.M., Stettler R.F., Isebrands J.G., Heilman P.E. 1992. Production physiology and morphology of *Populus* species and their hybrids grown under short rotation. I. Clonal comparisons of 4-year growth and phenology. *Canadian Journal of Forest Research* 22 (12): 1937-1948.
- Chang X., Zhang J., Luo J., Zhang D., Song H. 2004. Advances of research on artificial interspecific hybridization of *Abies*. *Journal of Beijing Forestry University*. 26(3) : 82-87.
- Chen J.W., Tauer C.G., Bai G.H., Huang Y.H., Payton M.E., Holley A.G. 2004. Bidirectional introgression between *Pinus taeda* and *Pinus echinata*: evidence from morphological and molecular data. *Canadian Journal of Forest Research* 34(12): 2508-2516.
- Conte L., Cotti C., Cristofolini G. 2007. Molecular evidence for hybrid origin of *Quercus crenata* Lam. (*Fagaceae*) from *Q. cerris* L. and *Q. suber* L. *Plant Biosystems* 141(2): 181-193.
- Dalla-Salda G., Martinez-Meier A., Cochard H., Rozenberg P. 2011. Genetic variation of xylem hydraulic properties shows that wood density is involved in adaptation to drought in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)). *Annals of Forest Science* 68 (4): 747-757.
- Delatour C., Sylvestre-Guinot G. 2002. Testing the influence of plant or organ vigour on susceptibility to larch canker. In Final report, Towards a European Larch Wood Chain European project (CT98-3354), Coord. Pâques L.E., pp. Task3-132-134.
- Delgado P., Salas-Lizana R., Vazquez-Lobo A., Wegier A., Anzidei M., Alvarez-Buylla E.R., Vendramin G.G., Pinero D. 2007. Introgressive hybridization in *Pinus montezumae* Lamb and *Pinus pseudostrobus* Lindl. (*Pinaceae*): morphological and molecular (cpSSR) evidence. *International Journal of Plant Sciences* 168(6): 861-875.
- Dieters M.J., Nikles D.G., Toon P.G., Pomroy P. 1997. Genetic parameters for F1 hybrids of *Pinus caribaea* var. *hondurensis* with both *Pinus oocarpa* and *Pinus tecunumanii*. *Can.J. For. Res.* 27:1024-1031.
- Dieters M., Brawner J. 2007. Productivity of *Pinus elliottii*, *P. caribaea* and their F₁ and F₂ hybrids to 15 years in Queensland, Australia. *Annals of Forest Science* 64 (7) : 691-698.
- Dietze W. 1974. Beurteilung von Züchterischen Möglichkeiten zur Verbesserung quantitativer und qualitativer Eigenschaften bei europäischer Lärche (*Larix decidua* Mill.). Dissertation zur Erlangung des Doctorgrades der Forstwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität zu München. 159pp.
- Dillen S.Y., Marron N., Sabatti M., Ceulemans R., Bastien C. 2009. Relationships among productivity determinants in two hybrid poplar families grown during three years at two contrasting sites. *Tree Physiology* 29 (8): 975-987.
- Dodd R.S., Kashani N., Afzal-Rafii Z. 2002. Population diversity and evidence of introgression among the black oaks of California. In Proceedings of the fifth symposium on oak woodlands: oaks in California changing landscape. 2001 October 22-25; San Diego, CA. Pacific Southwest Research Station, USDA Forest Service. pp. 775-785.
- Dobzhansky T. 1950. Genetics of natural populations. XIX. Origin of heterosis through natural selection in populations of *Drosophila pseudobscura*. *Genetics* 35: 288-302.
- Dong J., Wagner D.B. 1993. Taxonomic and population differentiation of mitochondrial diversity in *Pinus banksiana* and *Pinus contorta*. *Theoretical and Applied Genetics* 86(5): 573-578.
- Dounavi K.D., Koutsias N., Panetsos K.P. 2001. Natural interspecific hybridization between *Pinus brutia* (Ten.) and *Pinus halepensis* (Mill.), verified by using the logistic regression modeling on morphological characters. *Forest Genetics* 8(2): 151-158.
- Du F.K., Petit R.J., Liu J. 2009. More introgression with less gene flow: chloroplast vs. mitochondrial DNA in the *Picea asperata* complex in China, and comparison with other Conifers. *Molecular Ecology* 18(7): 1396-1407.
- Dungey H.S., Dieters M.J., Nikles D.G. (Compilers) 2000. Hybrid breeding and genetics of forest trees. Proc. of QFRI/CRC-SPF Symposium, 9-14 April 2000, Noosa, Queensland, Australia.

- Dungey H.S. 2001. Pine hybrids – a review of their use performance and genetics. *For.Ecol.Managt.* 148: 243-258.
- Dylis N.V. 1947. Siberian larch. Materials for taxonomy, geography and history. Moscou, Moscou Soc. Tester. Publ. 1-137.
- Eckenwalder J.E. 1996. Systematics and evolution of *Populus*. In Stettler R.F., Bradshaw H.D., Heilman P.E., Hinckley T.M. Biology of *Populus* and its implication for management and conservation. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada. Ch.1.: 7-32.
- Eldridge K., Davidson J., Harwood C., Van Wyck G. 1993. Eucalypt domestication and breeding. Oxford Science publications, Oxford 288p.
- El-Kassaby Y.A. 2006. Breeding without breeding: approach, example and proof of concept. In IUFRO conference on 'Low Input Breeding and Genetic Conservation of Forest Tree Species', 9-13 October 2006, Antalya, Turkey.
- Ellstrand N.C., Whitkus R., Rieseberg L.H. 1996. Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proc. Of National Academy of Sciences, USA* 93: 5090-5093.
- Fady B., Ducci F., Aleta N., Becquey J., Diaz Vazquez R., Fernandez Lopez F., Jay-Allemand C., Lefevre F., Ninot A., Panetsos K., Paris P., Pisanelli A., Rumpf H. 2003. Walnut demonstrates strong genetic variability for adaptive and wood quality traits in a network of juvenile field tests across Europe. *New Forests* 25(3): 211-225.
- Fady B., Lefevre F., Reynaud M., Vendramin G.G., Dagher-Kharrat M. B., Anzidei M., Pastorelli R., Savoure A., Bariteau M. 2003. Gene flow among different taxonomic units: evidence from nuclear and cytoplasmic markers in *Cedrus* plantation forests. *Theoretical and Applied Genetics* 107 (6) : 1132-1138.
- Falconer D.S., Mackay T.F.C. Introduction to quantitative genetics. Longman Group Limited, Harlow; UK, 464 pp. 1996.
- Fernandez-Manjarres J.F., Gerard P.R., Dufour J., Raquin C., Frascaria-Lacoste N. 2006. Differential patterns of morphological and molecular hybridization between *Fraxinus excelsior* L. and *Fraxinus angustifolia* Vahl (Oleaceae) in eastern and western France. *Molecular Ecology* 15 (11) : 3245-3257.
- Flake R.H., Urbatsch L., Turner B.L. 1978. Chemical documentation of allopatric introgression in *Juniperus*. *Systematic Botany* 3(2): 129-144.
- Fowler D.P., Park Y.S., Loo-Dinkins J. 1995. *Larix laricina* - silvics and genetics. In Conference Information: Ecology and management of *Larix* forests: a look ahead. Proceedings of an international symposium, Whitefish, Montana, USA, October 5-9, 1992. General Technical Report - Intermountain Research Station, USDA Forest Service , INT-GTR-319: 54-57.
- Gallais A. 1990. Théorie de la sélection en amélioration des plantes. Masson, Paris.
- Gallais A. 2009. Hétérosis et variétés hybrides en amélioration des plantes. Quae, Versailles.
- Gauchat M.E. 2011. Phenology of wood formation and its genetic variability in larch. A step towards a better understanding of wood formation in relation to climate. Thèse doctorat, AgroParisTech, 219pp.
- Gauchat M.E., Pâques L.E. 2011. Indirect prediction of bud flushing from *ex situ* observation in ybrid Larch (*Larix decidua* x *L. kaempferi*) and their parents. *J. Exp. Botany* 70 (2-3) : 121-130.
- Gonzalez-Rodriguez A., Oyama K. 2005. Leaf morphometric variation in *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two hybridizing Mexican red oaks. *Botanical Journal of the Linnean Society* 147(4): 427-435.
- Griffin A.R., Burgess I.P., Wolf L. 1988. Patterns of natural and manipulated hybridisation in the genus *Eucalyptus* L.Herit. –a review. *Aust.J.Bot.* 36:41-66.
- Gros-Louis M.C., Bousquet J., Pâques L.E., Isabel N. 2005. Species-diagnostic markers in *Larix* spp. based on nuclear, mtDNA and cpDNA, and their phylogenetic implications. *Tree Genetics and Genomes*, 1 (2): 50-63..
- Haasemann W. 1986. Untersuchungen zur Ökologie der Europäischelärche, Japanerlärche und ihrer Hybriden im Nass-Trockenfeld. *Beitr.Forstwirtschaft* 20: 184-188.
- Hamzeh M., Sawchyn C., Perinet P., Dayanandan S. 2007. Asymmetrical natural hybridization between *Populus deltoides* and *P. balsamifera* (Salicaceae). *Canadian Journal of Botany* 85(12): 1227-1232.

- Hardin J.W. 1975. Hybridization and introgression in *Quercus alba*. Journal of the Arnold Arboretum 56(3): 336-363.
- Harfouche A. 1995. Variabilité géographique et hybridation interracial chez le pin maritime (*Pinus pinaster*). Thèse Univ.H. Poincaré Nancy I.
- Harfouche A., Kremer A. 2000. Provenance hybridization in a diallel mating scheme of maritime pine (*Pinus pinaster*). I. Means and variance components. Can.J.For.Res. 30:1-9.
- Harfouche A., Bahrman N., Baradat P., Guyon J.P., Petit R.J., Kremer A. 2000. Provenance hybridization in a diallel mating scheme of maritime pine (*Pinus pinaster*). II. Heterosis. Canadian Journal of Forest Research 30 (1): 10-16.
- Henry A., Flood M.G. 1919. The history of the Dunkeld larch. Proc.R.Irish Acad. Sec.B. 35.
- Houkal D.G. 1976. Terpene and morphological variation in the grand fir hybrid complex. Dissertation Abstracts International, B 37(6): 2592B.
- Howard D.J., Preszler R.W., Williams J., Fenchel S., Boecklen W.J. 1997. How discrete are oak species? Insights from a hybrid zone between *Quercus grisea* and *Quercus gambelii*. Evolution 51(3): 747-755.
- Hunt R.S., Rudloff E.von. 1979. Chemosystematic studies in the genus *Abies*. IV. Introgression in *Abies lasiocarpa* and *Abies bifolia*. Taxon 28(4): 297-305.
- Hyun S.K. 1976. Interspecific hybridization in pines with the special reference to *Pinus rigida* x *taeda*. Silvae Genet. 25 (5-6): 188-191.
- Ito M., Suyama Y., Ohsawa T.A., Watano Y. 2008. Airborne-pollen pool and mating pattern in a hybrid zone between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla*. Molecular Ecology 17(23): 5092-5103.
- Ivankovic M. 2007. Possibility of genetical introgression of Nordmann fir (*Abies nordmaniana* Steven Spach) in common fir forests (*Abies alba* Mill.) of Macelj and Trakoscan. Sumarski List 131(11/12): 529-537.
- Kain D.P. 2003. Genetic parameters and improvement strategies for the *Pinus elliottii* var. *elliottii* x *Pinus caribaea* var. *hondurensis* hybrid in Queensland, Australia. Ph-D thesis Australian national University.
- Kanalas P., Szollosi E., Olah V., Borovics A., Ilona M. 2008. Small-scale variability in phenological, leaf morphological properties and isoenzyme pattern of sessile oak complex (*Lepidobalanus* sub-genus) in a sessile oak-Turkey oak forest stand. In Proceedings of the 9th Hungarian Congress on Plant Biology, 2008. University of Szeged. pp. 221-223.
- Keiding H. 1980. Hybridlaerkens vækst og tilpasningsevne i forhold til de rene arter. Dansk.Skovforen.Tidsskr. 65: 204-234.
- Keim P., Paige K.N., Whitham T.G., Lark K.G. 1989. Genetic analysis of an interspecific hybrid swarm of *Populus*: occurrence of unidirectional introgression. Genetics 123(3): 557-565.
- Kerr R.J., Dieters M.J., Tier B. 2004a. Simulation of the comparative gains from four different hybrid tree breeding strategies. Can.J.For.Res. 34: 209-220.
- Kerr R.J., Dieters M.J., Tier B., Dungey H.S. 2004b. Simulation of hybrid forest tree breeding strategies. Can.J.For.Res. 34: 195-208.
- Kimball S., Campbell D.R., Lessin C. 2008. Differential performance of reciprocal hybrids in multiple environments. Journal of Ecology (Oxford) 96 (6): 1306-1318.
- Kobliha J., Stejskal J. 2009. Recent fir hybridization research in the light of Czech-American cooperation. Journal of Forest Science 55(4): 162-170.
- Kormutak, A., Vookova, B., Feckova, M. 2005. Molecular evidence of natural hybridization between *Pinus mugo* and *P. sylvestris* as revealed by a chloroplast DNA marker. Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica 47 (2): 165-168.
- Laere K. van, Leus L., Huylenbroeck J. van, Bockstaele E. van 2009. Interspecific hybridisation and genome size analysis in *Buddleja*. Euphytica 166 (3): 445-456.
- Lanner R.M., Phillips A.M., III. 1992. Natural hybridization and introgression of pinyon pines in northwestern Arizona. International Journal of Plant Sciences 153(2): 250-257.
- Lelu-Walter M.A., Pâques L.E. 2009. Integration of somatic embryogenesis in a breeding programme of hybrid larches (*Larix x eurolepis* and *Larix x marschlinii*). Ann. For. Sci. 66 (2009) 104.

- Lepais O., Petit R.J., Guichoux E., Lavabre J.E., Alberto F., Kremer A., Gerber S. 2009. Species relative abundance and direction of introgression in oaks. *Molecular Ecology* 18 (10): 2228-2242.
- Lerner I.M. 1954. Genetic homeostasis. Edinburgh, Oliver and Boyd.
- Li B., Howe G.T., Wu R. 1998. Developmental factors responsible for heterosis in aspen hybrids (*Populus tremuloides* * *P. tremula*). *Tree Physiology* 18(1): 29-36.
- Li B., Wu R. 1996. Genetic causes of heterosis in juvenile aspen: a quantitative comparison across intra- and inter-specific hybrids. *Theor. Appl. Gent.* 93: 380-391.
- Li B., Wu R. 1997. Heterosis and genotype x environment interactions of juvenile aspens in two contrasting sites. *Can. J. For. Res.* 27: 1525-1537.
- Lippman Z.B., Semel Y., Zamir D. 2007. An integrated view of quantitative trait variation using tomato interspecific introgression lines. *Current Opinion in Genetics & Development* 17(6): 545-552.
- Lippman Z.B., Zamir D. 2006. Heterosis: revisiting the magic. *Review Trends in Genetics*: 23 (2): 60-66.
- Major J.E., Mosseler A., Johnsen K.H., Rajora O.P., Barsi D.C., Kim K.H., Park J.M., Campbell M. 2005. Reproductive barriers and hybridity in two spruces, *Picea rubens* and *Picea mariana*, sympatric in eastern North America. *Canadian Journal of Botany* 83 (2) : 163-175.
- Makhmet B.M., Chernichko M.I., Shpachenko V.O. 1974. Growth and fruiting of natural hybrids of walnut. *Visnik sil's'kogospod. nauki*(12): 56-60, 121.
- Mallet J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 229-237.
- Matyssek R., Benecke U. 2005. Gas exchange and crop yield of the reproductive organs in hybrid larch (*Larix decidua* x *L. kaempferi*) in relation to the vegetative carbon demand. *Phyton* 45 (3): 179-193.
- Matyssek R., Schulze E.D. 1987a. Heterosis in hybrid larch (*Larix decidua* x *leptolepis*) I. The role of leaf characteristics. *Trees- Structure and Function* 1 (4): 219-224.
- Matyssek R., Schulze E.D. 1987b. Heterosis in hybrid larch (*Larix decidua* x *leptolepis*) II. Growth characteristics. *Trees- Structure and Function* 1 (4): 225-231.
- Mayr E. 1942. Systematics and origin of species. Columbia University Press.
- Neophytou C., Palli G., Dounavi A., Aravanopoulos F.A. 2007. Morphological differentiation and hybridization between *Quercus alnifolia* Poech and *Quercus coccifera* L. (*Fagaceae*) in Cyprus. *Silvae Genetica* 56(6): 271-277.
- Nanson A. 2004. Génétique et amélioration des arbres forestiers. Presses Agronomiques de Gembloux.
- Nikles D.G., Dungey H.S., Dieters M.J., Toon P.G. 1999. Performance of slash x loblolly pine inbred and outcrossed F2 hybrids in Queensland, Australia. In Bowen M. and Stine M. (Eds.). Proc. 25th biennial Southern Forest Tree Improvement Conference, New Orleans, Louisiana, USA, Louisiana State University, pp. 126-135.
- Palme A.E., Su Q., Palsson S., Lascoux M. 2004. Extensive sharing of chloroplast haplotypes among European birches indicates hybridization among *Betula pendula*, *B. pubescens* and *B. nana*. *Molecular Ecology* 13(1): 167-178.
- Panetsos C.P. 1975. Natural hybridization between *Pinus halepensis* and *Pinus brutia* in Greece. *Silvae Genetica* 25(5/6): 163-168.
- Pâques L.E. 1989. A critical review of larch hybridization and its incidence on breeding strategies. *Ann.Sci.For.* 46: 141-153.
- Pâques L.E. 1992a. Performance of vegetatively propagated *Larix decidua*, *L. kaempferi* and *L. laricina* hybrids. *Ann.Sci.For.* (49) : 63-74.
- Pâques L.E. 1992b. Inheritance and estimated genetic gains in a clonal test of hybrid larch (*Larix x eurolepis*). *Scand.J.For.Res.* 7 : 355-365.
- Pâques L.E. 1992c. First evaluation of genetic parameters in a factorial mating design with hybrid larch. (*L. decidua* x *L. kaempferi*). In Proc. IUFRO Working Party S2.02-07, Berlin, Set.5-12-1992. 136-145. (*communication*).
- Pâques L.E. 1994. Croisements contrôlés de mélèze: bilan des activités 1987-1994. INRA, document interne.

- Pâques L.E. 2000. Interspecific breeding between *Larix decidua* and *L.kaempferi*: the long way to get outstanding varieties. In QFRI/CRC(SPF Symposium 'Hybrid Breeding and Genetics of Forest trees', April 9-14, 2000. Noosa, Queensland, Australia. (*communication*).
- Pâques L. E. 2002. Larch tree improvement programme in France. Editor(s): Pâques, L. E.: Improvement of larch (*Larix* sp.) for better growth, stem form and wood quality. In Proceedings of an International Symposium, Gap (Hautes-Alpes) - Auvergne & Limousin, France, 16-21 September, 2002. Pages: 104-118.
- Pâques L.E. 2002a. Flower induction and orchard management: influence of 3 environments on flowering capacity. In 4th yr Report EU-project 'Towards a European Larch Wood Chain' : 51-64.
- Pâques L.E. 2002b. Influence of rootstock origin on growth and on flower production in 6 yr-old grafted larch; In 4th yr Report EU-project 'Towards a European Larch Wood Chain' : 65-71.
- Pâques L.E. 2002c. Artificial maturation of male strobili. In 4th yr Report EU-project 'Towards a European Larch Wood Chain' : 72-77.
- Pâques L.E. 2002d. Heterosis in interspecific hybrids between European and Japanese larch. In Proceedings of an International Symposium, Gap (Hautes-Alpes) - Auvergne & Limousin, France, 16-21 September, 2002. Oral communication, abstract pages: 155-163.
- Pâques L.E. 2004. Role of European and Japanese larch in the genetic control of growth, architecture and wood quality traits in interspecific hybrids (*Larix x eurolepis* Henry). Ann.For.Sci. 60 : 1-9.
- Pâques L.E. 2007. Interest of F2-hybrids in larch breeding: Study of hybrid breakdown. In Proc. LARIX 2007 IUFRO meeting, Québec, Canada, 19-20 September 2007. (*communication*).
- Pâques L.E. 2009. Growth rhythm parameters as components of hybrid vigour in young seedlings of hybrid larch (*Larix decidua x L.kaempferi*), Silvae Genet. 58 (1-2) : 42 :53.
- Pâques L.E., Cornu D. 1991. Effect of vegetative propagation on field performance up to age 8 of hybrid larch (*Larix x eurolepis*) clones. Ann.Sci.For. (48) : 469-482.
- Pâques L.E., Philippe G., Prat D. 2006. Identification of European and Japanese larch and their interspecific hybrid with morphological markers: application to young seedlings. Silvae Genet. 55 (3): 123-134.
- Pâques L.E., Rozenberg P. 1995. Intraspecific variability of European larch for wood properties : preliminary results. In Proc. 'Larch Genetics and Breeding', IUFRO Working Party S2.02-07. Sweden. 21-33.
- Perron M., Bousquet J. 1997. Natural hybridization between black spruce and red spruce. Molecular Ecology 6(8): 725-734.
- Plumettaz C.A.C., Neet-Sarqueda C., Lauranson-Broyer J., Lebreton, P. 1996. Hybridation introgressive entre *Pinus sylvestris* L. et *Pinus uncinata* en Valais (Suisse). Intérêt comparé de différentes méthodes d'analyses de données morphoanatomiques et phytochimiques. Revue d'Ecologie Alpine 3 : 1-11.
- Popov P.P. 2003. Structure and differentiation of spruce populations in Eastern Europe and Western Siberia. Russian Journal of Ecology. 34 (1) : 27-33.
- Powell M.B., Nikles D.G. 1996. Genetic parameter estimates and predicted breeding values for diameter, height and stem straightness of *Pinus elliottii*, *Pinus caribaea* var.*hondurensis* and their F1 hybrid. In Dieters M.J et al. (eds) Tree Improvement for Sustainable Tropical Forestry. Proc. QFRI-IUFRO conf. Caloundra, Queensland, Australia, 27 October-1 November 1996. 169-172.
- Putenikhin V.P. 2002. Phenotypic diversity, introgressive hybridization and microevolution of *Larix sukaczewii* Dyl. in the Urals. In Proceedings of an International Symposium, Gap (Hautes-Alpes) - Auvergne & Limousin, France, 16-21 September, 2002. Oral communication, abstract pages: 25-31.
- Putenikhin V.P., Karmysheva N.I. 1999. Introgressive hybridization of *Picea obovata* in the southern Urals. Lesovedenie(1): 44-53.
- Radosta P., Pâques L.E., Verger M. 1994. Estimation of genetic and non-genetic parameters for rooting traits in hybrid larch. Silvae Genet. 43 : 108-114.
- Reck S. 1980. Untersuchung über das Holz der Hybridlärche. Allg.Forstztg. 151: 117-120.

- Salvini D., Bruschi P., Fineschi S., Grossoni P., Kjar E.D., Vendramin G.G. 2009. Natural hybridisation between *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus pubescens* Willd. within an Italian stand as revealed by microsatellite fingerprinting. *Plant Biology* 11(5): 758-765.
- Schneck V., Schneck D., Grotehusmann H., Pâques L.E. 2002. Testing of hybrid larch over a broad range of site conditions. (Ed. Pâques) Improvement of larch (*Larix* sp.) for better growth, stem form and wood quality. In Proceedings of an International Symposium, Gap (Hautes-Alpes) - Auvergne & Limousin, France, 16-21 September, 2002. Pages: 119-126.
- Semel Y., Nissenbaum J., Menda N., Zinder M., Krieger U., Issman N., Pleban T., Lippman Z., Gur A., Zamir D. 2006. Overdominant quantitative trait loci for yield and fitness in tomato. In Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103(35): 12981-12986
- Shull G.H. 1948. What is heterosis? *Genetics* 33: 439-436.
- Søgaard B. 1956. Leaf blight resistance in *Thuja*. Experiments on resistance to attack by *Didymascella thujina* (Dur.) Maire (*Keithia thujina*) on *Thuja plicata* Lamb. Årsskrift Kgl. Vet. og Landbohøjskole [Annual report section], pp 30-48.
- Stettler R.F., Bradshaw H.D. Jr., Heilman P.E., Hinckley T.M. Biology of *Populus* and its implications for management and conservation. Biology of *Populus* and its implications for management and conservation. Pages: xi + 539 pp. NRC Research Press; Ottawa, 1996.
- Stettler R. F., Koster R., Steenackers V. 1980. Interspecific crossability studies in poplars. *Theoretical and Applied Genetics* 58 (6): 273-282.
- Stettler R.F., Zsuffa L., Wu R. 1996. The role of hybridization in the genetic manipulation of *Populus*. In Stettler R.F., Bradshaw H.D., Heilman P.E., Hinckley T.M. Biology of *Populus* and its implication for management and conservation. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada. Ch.4 pp. 87-112.
- Sylvestre-Guinot G., Pâques L.E., Delatour C. 1999. Résistance du mélèze hybride inoculé par *Lachnellula willkommii*. *Annals of Forest Science* 56 (6) : 485-492.
- Syrach Larsen C. Genetics in silviculture. Oliver et Boyd, London. 1957.
- Tanksley S.D., Nelson J.C. 1996. Advanced backcross QTL analysis: a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines. *Theor. Appl Genet* 92:191-203.
- Taylor R.J., Williams S., Daubenmire R. 1975. Interspecific relationships and the question of introgression between *Picea engelmannii* and *Picea pungens*. *Canadian Journal of Botany* 53(21): 2547-2555.
- Tovar-Sanchez E., Mussali-Galante P., Esteban-Jimenez R., Pinero D., Arias D.M., Dorado O., Oyama K. 2008. Chloroplast DNA polymorphism reveals geographic structure and introgression in the *Quercus crassifolia* * *Quercus crassipes* hybrid complex in Mexico. *Botany* 86(3): 228-239.
- Ulyukina M.K. 1976. Distant hybridization in *Juglans* under Voronezh conditions. *Genet., selektsiya, semenovodstvo i introduktsiya les. porod*, 3. : 44-50.
- Verger M., Pâques L.E. 1993. Multiplication végétative du mélèze hybride (*Larix x eurolepis* Henry) par bouturage en vrac. *Ann.Sci.For.* 50 : 205-215.
- Verryn S.D. 2000. Eucalypt hybrid breeding in South Africa. In Proc. of QFRI/CRC-SPF Symposium, 9-14 April 2000, Noosa, Queensland, Australia. pp.191-199.
- Vigneron P., Bouvet J. 2000. Eucalypt hybrid breeding in Congo. In Proc. of QFRI/CRC-SPF Symposium, 9-14 April 2000, Noosa, Queensland, Australia. pp. 14-26.
- Volker P.W., Potts B.M., Borralho N.M.G. 2008. Genetic parameters of intra- and inter-specific hybrids of *Eucalyptus globulus* and *E. nitens*. *Tree Genetics and Genomes* 4(3): 445-460.
- Wang J. Z.; Ding Z. F. 1989. Study on the heterosis of *Larix* and its application. *Hereditas* (Beijing) 11 (4) : 1-4.
- Williams C.G. 2007. Re-thinking the embryo lethal system within the Pinaceae. *Canadian Journal of Botany* 85 (7): 667-677.
- Wright J.W. 1976. Introduction to forest genetics. Academic Press, New York.
- Wu R.L., Li B. 1999. A multiplicative-epistatic model for analyzing interspecific differences in outcrossing species. *Biometrics* 55: 355-365.

- Wu R.L., Li B. 2000. A quantitative genetic model for analyzing species differences in outcrossing species. *Biometrics* 56: 1098-1104.
- Wu R.L., Stettler R.F. 1994. Quantitative genetics of growth and development in *Populus*. I. A three-generation comparison of tree architecture during the first 2 years of growth. *Theoretical and Applied Genetics* 89 (7/8): 1046-1054.
- Wu R.L., Stettler R.F. 1997. Quantitative genetics of growth and development in *Populus*. II. The partitioning of genotype * environment interaction in stem growth. *Heredity* 78 (2): 124-134.
- Yeh F.C., Hu X. 2005. Genetic structure and migration from mainland to island populations in *Abies procera* Rehd. *Genome* 48(3): 461-473.
- Yun R., Wang H., Hu Z., Zhong M., Wei W., Qian Y. 1998. Genetic differentiation of *Quercus mongolica* and *Q. liaotungensis* based on morphological observation, isozyme and DNA analysis. *Acta Botanica Sinica* 40(11): 1040-1046.
- Zalapa J. E., Brunet J., Guries R. P. 2009. Patterns of hybridization and introgression between invasive *Ulmus pumila* (Ulmaceae) and native *U. rubra*. *American Journal of Botany* 96 (6): 1116-1128.
- Zamir D. 2001. Improving plant breeding with exotic genetic libraries. *Nature Rev Genet* 2: 983–989.
- Zobel B.J., Talbert J.T. 1984. *Applied forest tree improvement*. Wiley, New York.
- Zsuffa L. 1974. A summary review of interspecific breeding in the genus *Populus* L. *In Proceedings of the fourteenth meeting of the Canadian Tree Improvement Association. Part 2. Symposium on interspecific and interprovenance hybridization in forest trees. Fredericton, New Brunswick, August 28-30, 1973.* 107-123.
- Zsuffa L. 1979. Vegetative propagation of forest trees: problems and programs in Ontario. *In Proc. Of the COJFRC Tree Improvement Symposium. O-P-7, 12-21 sept. 1978. Toronto, ON.* pp. 95-104.

Annexe 1. Tableau I. Principaux hybrides interspécifiques rencontrés en conditions naturelles chez les arbres forestiers de l'hémisphère nord.

Species	References
<i>Abies alba</i> x <i>A.cephalonica</i>	Bergmann et Gagov 2004
<i>Abies alba</i> x <i>A.nordmanniana</i>	Ivankovic 2007
<i>Abies grandis</i> x <i>A.concolor</i>	Houkal 1976
<i>Abies lasiocarpa</i> x <i>A.bifolia</i>	Hunt et Rudloff 1979
<i>Abies lasiocarpa</i> x <i>A.balsamea</i>	Hunt et Rudloff 1974
<i>Abies procera</i> x <i>A.magnifica</i>	Yeh et Hu 2005
<i>Juniperus coahuilensis</i> x <i>J.angosturana</i>	Adams 1994
<i>Juniperus virginiana</i> and <i>J.scopulorum</i>	Flake et al. 1994
<i>Larix lyallii</i> x <i>L.occidentalis</i>	Carlson et al, Arno, S. F., Menakis, J. 1990
<i>Larix sukaczewii</i> x <i>L.sibirica</i>	Dylis 1947
<i>Larix sibirica</i> x <i>L.gmelinii</i>	Abaimov et al. 1998
<i>Larix gmelinii</i> x <i>L.cajanderi</i>	Abaimov et al. 1998
<i>Picea asperata</i> complex	Du et al. 2009
<i>Picea engelmannii</i> x <i>P.pungens</i>	Taylor et al. 1975
<i>Picea obovata</i> x <i>P.abies</i>	Putenikkin et Karmysheva 1999
<i>Picea sitchensis</i> x <i>P.glauca</i>	Bennuah et al.2004
<i>Picea rubens</i> x <i>P.mariana</i>	Perron et Bousquet 1997
<i>Pinus banksiana</i> x <i>P.contorta</i>	Dong et Wagner 1993
<i>Pinus brutia</i> x <i>P.halepensis</i>	Dounavi et al. 2001
<i>Pinus halepensis</i> x <i>P.brutia</i>	Panetsos 1975
<i>Pinus monophylla</i> x <i>P.edulis</i>	Lanner et Phillips 1992
<i>Pinus montezumae</i> x <i>P.pseudostrobus</i>	Delgado et al. 2007
<i>Pinus mugo</i> x <i>P.sylvestris</i>	Kormutak et al. 2005
<i>Pinus nigra</i> complex	Rafill et al.1996
<i>Pinus pumila</i> x <i>P.parviflora</i>	Ito et al. 2008
<i>Pinus taeda</i> x <i>P.echinata</i>	Chen et al. 2004
<i>Alnus sinuata</i> x <i>A. crispa</i>	Bousquet et al. 1990
<i>Betula pubescens</i> x <i>B. pendula</i> , x <i>B. nana</i>	Palme et al. 2004
<i>Fraxinus excelsior</i> x <i>oxyphylla</i>	
<i>Populus deltoides</i> x <i>P. balsamifera</i>	Hamzeh et al. 2007
<i>Populus fremontii</i> x <i>P.angustifolia</i>	Keim et al. 1989
<i>Q. alba</i> x <i>Q. austriana</i> , x <i>Q. bicolor</i> , x <i>Q. lyrata</i> , x <i>Q. macrocarpa</i> , x <i>Q. margaletta</i> , x <i>Q. michauxii</i> , x <i>Q. muehlenbergii</i> , x <i>Q. prinoides</i> , x <i>Q. prinus</i> , x <i>Q. robur</i> and x <i>Q. stellata</i>	Hardin 1975
<i>Q.affinis</i> x <i>Q.laurina</i>	Gonzalez-Rodriguez et al. 2005

<i>Q.alnifolia</i> x <i>Q. coccifera</i>	Neophytou et al. 2007
<i>Q.cerris</i> x <i>Q. suber</i>	Conte et al. 2007
<i>Q.crassifolia</i> x <i>Q.crassipes</i>	Tovar-Sanchez et al. 2008
<i>Q.grisea</i> x <i>Q. gambelii</i>	Howard et al. 1997
<i>Q.mongolica</i> x <i>Q. liaotungensis</i>	Yun et al. 1998
<i>Chênes noirs</i>	Dodd 2001
<i>Q. petraea</i> x <i>Q. dalechampii</i>	Kanalas et al. 2008
<i>Q.petraea</i> x <i>Q. polycarpa</i>	Kanalas et al. 2008
<i>Q.petraea</i> x <i>Q. pubescens</i>	Salvini et al. 2009, Lepais et al. 2009
<i>Q.petraea</i> x <i>Q. pyreneica</i>	Lepais et al. 2009
<i>Q. pyreneica</i> x <i>Q.pubescens</i>	Lepais et al. 2009
<i>Q.robur</i> x <i>Q.petraea</i>	Lepais et al. 2009
<i>Q.robur</i> x <i>Q. pyreneica</i>	Lepais et al. 2009
<i>Q.robur</i> x <i>Q.pubescens</i>	Lepais et al. 2009
<i>Q.suber</i> x <i>Q. ilex</i>	Burgarella et al. 2009
<i>Ulmus pumila</i> (<i>Ulmaceae</i>) x <i>U. rubra</i>	Zalapa et al. 2009

Annexe 2. Tableau II. Hybrides interspécifiques obtenus spontanément en collection ou par croisements contrôlés (liste non exhaustive)

Species	References
<i>Castanea crenata</i> x <i>C.sativa</i>	
<i>Eucalyptus</i>	
<i>Juglans regia</i> x <i>J.nigra</i> , x <i>J. mandshurica</i> , x <i>J. sieboldiana</i> , x <i>J. major</i>	Ulyukina 1976.
<i>Populus deltoïdes</i> x <i>P.nigra</i>	
<i>Populus deltoïdes</i> x <i>P.simonii</i>	
<i>Populus nigra</i> x <i>P.trichocarpa</i>	
<i>Populus tremuloïdes</i> x <i>P.tremula</i>	
<i>Abies nordmanniana</i> x <i>A.alba</i>	Ivankovic 2007
<i>Abies alba</i> x <i>A.cephalonica</i>	In Kobliha et Stejskal 2009
<i>Abies cephalonica</i> x <i>A.numidica</i>	In Kobliha et Stejskal 2009
<i>Abies nordmanniana</i> x <i>A.alba</i>	In Kobliha et Stejskal 2009
<i>Abies pinsapo</i> x <i>A.cephalonica</i>	In Kobliha et Stejskal 2009
<i>Abies pinsapo</i> x <i>A.alba</i>	In Kobliha et Stejskal 2009
<i>Abies numidica</i> x <i>A.nordmanniana</i>	In Kobliha et Stejskal 2009
<i>Abies numidica</i> x <i>A.cephalonica</i>	In Kobliha et Stejskal 2009
<i>Abies concolor</i> x <i>A.grandis</i>	In Kobliha et Stejskal 2009
<i>Cedrus atlantica</i> x <i>C.libani</i>	Fady et al. 2003
<i>Cedrus atlantica</i> x <i>C.brevifolia</i>	Fady et al. 2003

<i>Cupressus atlantica</i> x <i>C.sempervirens</i>	Bechir et al. 2002
<i>Larix decidua</i> x <i>L.kaempferi</i>	
<i>Larix decidua</i> x <i>L.gmelinii</i>	Sindelar et Frydl. 1996
<i>Larix kaempferi</i> x <i>L.olgensis</i>	
<i>Larix gmelinii</i> x <i>L.kaempferi</i>	
<i>L. gmelinii</i> x <i>L. principis-rupprechtii</i>	Sun XiaoMei, Zhang ShouGong, Zhou Deyi, et al. 2008
<i>Larix laricina</i> x <i>L.decidua</i>	Baltunis B. S., Greenwood, M. S., Eysteinsson, T. 1999
<i>Larix laricina</i> x <i>L.kaempferi</i>	Pâques 1992
<i>Larix sibirica</i> x <i>L.decidua</i>	
<i>Larix sibirica</i> x <i>L. principis-rupprechtii</i> , x <i>L. kaempferi</i> , x <i>L. olgensis</i> , x <i>L. gmelinii</i>	Shi YanJiang, Song FengHui, Tao Hong, et al. 2002
<i>Larix species complex</i>	Avrov 1982
<i>Pinus elliottii</i> x <i>P. caribaea</i>	Shepherd et Henry 2002
<i>Pinus rigida</i> x <i>P.taeda</i>	Hyun 1976
<i>Pinus strobus</i> x <i>P.griffithii</i>	Blada 1992
<i>Pinus strobus</i> x <i>P.wallichiana</i>	Blada 1994
<i>Pinus strobus</i> x <i>P.peuce</i>	Blada 1989
<i>Pinus cembra</i> x <i>P.monticola</i>	Blada 1994
<i>T. caroliniana</i> and <i>T. chinensis</i>	Pooler M. R., Riedel L. G. H., Bentz S. E., et al. 2002
<i>T. caroliniana</i> and <i>T. canadensis</i>	Pooler M. R., Riedel L. G. H., Bentz S. E., et al. 2002

CURRICULUM VITAE

PAQUES Luc E.

Né à Namur (Belgique), le 17 mars 1957
Marié, 7 enfants

INRA, Unité AGPF
2163, Av. de la pomme de pin
CS 4001 Ardon
45075 Olivet Cedex
Tel. 02 38417821 /Fax : 02 38417879
Courriel : paques@orleans.inra.fr

Etudes et Diplômes

- 1988 Equivalence doctorat (CSS INRA Génétique et Sélection, 19-20/05/1988)
- 1987 : Concours de recrutement d'Ingénieur de l'Administration des Eaux & Forêts (Belgique) (*reçu*)
- 1984 : Master of Sciences in Forest Genetics, North Carolina State University, (Raleigh, NC., USA)
- 1981 : Agrégé de l'Enseignement Supérieur (FSAGx, Gembloux, B)
- 1980 : Ingénieur agronome, spécialité « Eaux & Forêts », (FSAGx, Gembloux)
- 1975 : Humanités « Latin-Mathématiques », (St-Louis, Namur B)

Activités professionnelles

- 09/1992- Chargé de Recherche 1^{ère} classe, INRA – Unité AGPF-Orléans
- 09/1988-09/1992 Chargé de Recherche 2^{ème} classe, INRA – Unité AGPF-Orléans
- 12/1986-08/1988 Chercheur contractuel
INRA – Unité d'Amélioration des Arbres forestiers (Orléans, F),
Responsable du programme d'amélioration génétique des *Larix sp.*
- 02/1984-12/1986 : Chercheur, Station de Recherches Forestières (Groenendaal, B),
programme d'amélioration génétique des arbres forestiers,
- 07/1982-02/1984 : Master à la NCSU, Raleigh (Boursier du Fonds National de la Recherche Scientifique belge et de la Rotary Foundation),
- 09/1981-06/1982 : Enseignant à l'Ecole Technique Forestière d'Izel (Ardennes, B),
- 10/1980-09/1981 : Assistant à la Chaire de Sylviculture, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques, Gembloux (B)

Animation scientifique

- A partir de 2011 Coordinateur du projet européen 'Trees4Future' (I3, réseau d'infrastructures),
- depuis 2011 Animateur groupe fonctionnel 'Hybridation interspécifique', Unité AGPF,
- depuis 2008 Chairman du groupe de travail 'Forest Tree Breeding' pour EUCARPIA,
- 2005-2011 Coordinateur du projet européen d'Infrastructures 'TREEBREDEX',
- 2003-2007 - Responsable de l'équipe "Méthodologie de la sélection", une des 5 équipes de l'Unité AGPF
- - Animateur scientifique de l'Unité expérimentale "UEFL" (Département EFPA, INRA)
- depuis 2002 Chairman du groupe S2.02-07 "Larch breeding" de l'IUFRO,
- 1998-2002 - Coordinateur du projet européen FAIR 'LARCH' 'Towards a European

- Larch Wood Chain”
- Organisateur en 2002 d’un colloque international “LARIX 2002” IUFRO-UE, à Gap
 - 1993-1996 Coordinateur de la tâche “Tree breeding : choice of genotypes” du projet européen AIR, ‘Alternative Agricultural Land-Use with fast Growing Trees’ (coord. D.Auclair, INRA),
 - 1992-1994 Correspondant INRA du projet européen AIR ‘Northern Conifers in fast growing conditions, a step towards an adequate wood supply for industry’ (coord. P.Monchaux, Afocel),
 - 1990-1993 : Responsable de l’Unité “Résineux” de la Station d’Amélioration des Arbres forestiers (3 scientifiques, 3 ingénieurs, 9 personnels TA) et animateur d’un des 3 groupes de réflexion sur la restructuration de la Station.
 - 1987–1996 : Animateur scientifique de l’Unité expérimentale “Cadouin-Peyrat” du Programme ‘Amélioration génétique’ (Département Forêts et Milieu naturel)

Par ailleurs, depuis 1987, montage et coordination de nombreux projets nationaux financés par le Ministère de l’Agriculture dans le cadre des appels d’offres émanant des GIS ‘Variétés forestières’, CTPS, etc et/ou les Régions (Midi-Pyrénées, Franche-Comté, Limousin) associant divers partenaires publics et privés.

Missions d’évaluation de la Recherche et Expertise scientifique

- depuis 2008 Membre du Peer Review College of the Danish Council for Strategic Research.
- depuis mars 2005 Mission d’évaluation de projets de recherche en foresterie pour le Fond Québécois de la recherche sur la nature et les technologies.
- octobre 2004 Mission d’expertise pour le Service scientifique de l’Ambassade de France au Japon (Etat de la recherche forestière au Japon).
- depuis 2003 Membre du Scientific Advisory Board de Metla (Institut de Recherches Forestières Finlandais) : une réunion annuelle.
- depuis 2001 Editeur associé, Annals of Forest Science
- 1995 Mission d’expertise sur le programme ‘*Larix*’ pour l’Iceland Forest Research Station
- 1994-1996 Membre élu du Conseil de service de l’Unité, membre de la commission ‘Formation permanente’ - Centre d’Orléans.
- depuis 1990 ‘reviewer’ d’articles scientifiques pour *Silvae Genetica*, *Scandinavian Journal of Forest Research*, *Annals of Forest Sciences*, *Can.J.For.Res.*, *New Forests*, (+/-10 articles par an).

Missions d’expertise technique

- depuis 2001 Membre du Comité technique de coordination “Vergers à graines de l’Etat”, DGPAAT,
- depuis 1990 Membre ou expert pour le Conseil scientifique du GIS ‘Variétés forestières améliorées’,
- Membre ou expert pour la section ‘Arbres forestiers’ du CTPS,
- 09/1986 : Mission de consultant auprès des Pépinières Coppée et la Région wallonne (B) pour l’implantation d’une pépinière résineuse hors sol à vocation européenne par la Weyerhaeuser C.

- 07-08/1984 : Mission de consultant auprès de Weyerhaeuser Co (Centralia, Wa.).

Par ailleurs depuis 1984, réalisation de nombreuses **missions scientifiques** dans la plupart des pays européens + Australie et les Etats-Unis:

- missions exploratoires pour le programme d'amélioration génétique des arbres forestiers : connaissance des équipes européennes et de l'état de l'art (DK, CZ, GB, NL, PL) ; développement de coopération scientifique,
- missions de prospection pour la recherche de matériel végétal (PL puis CZ) et la concrétisation de collaboration,
- missions de coordination scientifique dans le cadre de projets européens (AT, BE, CZ, D, GB, GR, IT, IRL) ou d'expertise (IS, USA, J),
- missions d'échanges scientifiques (participation à des colloques, enseignement, partenariat bi-latéral, etc) (AR, AT, AUS, BE, CZ, DE, GB, IS, J, PL, SE, SP).

Projets de recherches : participation et coordination (10 dernières années)

- 2011- ? Projet ANR BIOADAPT (Pasaalact, 'Les plantations comparatives, un outil pour l'étude de l'adaptation des arbres forestiers au réchauffement climatique', coord. P.Rozenberg) (*coord. d'une tâche*) (*soumis*),
- 2011-? Projet JSPS 'Prediction of climate change impact on plasticity of environment-adaptability in genus *Larix*' (coord.K.Takata, Ja) (*soumis*),
- 2011(2)-2014 : projet européen d'Infrastructures (I3) 'TREES4FUTURE' (*coordination*),
- 2011-2014 : projet GICC GRAAL 'Mesure du potentiel d'adaptation des arbres forestiers au changement climatique approches *in situ* et *ex situ* sur gradients altitudinaux à l'aide de dispositifs de transplantation croisée', coord. P.Rozenberg (*participation*),
- 2008-2011 : projet Ministère de l'Agriculture 'Evaluation et homologation de variétés issues des vergers à graines de l'Etat : Douglas, pins laricio, pin sylvestre, mélèze, merisier', coord. F.Santi (*participation*),
- 2008-2009 : projet bilatéral France-Portugal PESSOA: 'Evaluation par la technique SPIR des variations intra-cernes des extractibles et de la densité du bois', coord. J.P.Charpentier et J.C.Rodriguès, (*participation*),
- 2007-2010 : projet Ministère de l'Agriculture : DendroPath : 'Outils de diagnostic et de prévision de la réponse des arbres aux événements climatiques', coord.P.Rozenberg, (*participation*),
- 2006-2011 : projet européen Réseau d'Infrastructures 'TREEBREEDDEX', (coordination),
- 2006-2011 : projet Ministère de l'Agriculture 'Evaluation des composantes génétiques des vergers à graines de mélèze d'Europe 'Sudètes' du Theil et de Cadouin et du verger F1/F2 des Barres', (*coordination*),
- 2005-2006 : projet innovant INRA Dept EFPA 'Déterminants biochimiques et génétiques de la durabilité naturelle et de la coloration du bois de cœur chez le mélèze et le noyer' coord. C.Breton (*participation*),
- 2005-2006 : projet bilatéral France-Portugal PESSOA : 'Comparaison de la spectrométrie proche infra-rouge et de la microdensitométrie indirecte aux rayons X pour la mesure des variations de la densité du bois intra- et inter-arbres' ; coord. P.Rozenberg et J.C.Rodriguès, (*participation*),
- 2004-2007 : projet européen Alfa GEMA de coopération Europe- Amérique latine 'Génétique de la formation du bois', coord. P.Rozenberg, (*participation*),
- 2002-2006 : projet CTPS 'Application du marquage moléculaire à l'identification du mélèze hybride', (*coordination*),

- 1999-2002 : projet GIS 'Variétés forestières améliorées' : 'Détermination de la pureté spécifique dans les descendances de mélèze hybride issues de vergers à graines d'hybridation', (*coordination*),
- 1998-2002 : projet européen de recherches 'Towards a European Larch Wood Chain' (*coordination*).

Enseignement et encadrement d'étudiants

- Cours/conférences :

- depuis 2006 : Univ.Orléans, Master 'ETAH' : 4 à 6 heures d'enseignement sur l'amélioration génétique des arbres forestiers,
- de 1993 à 2007 : ENSA de Rennes (Master 'Amélioration des plantes') : conférence de 5-6 heures par an sur 'Introduction sur l'amélioration génétique des arbres forestiers'.

- Direction et encadrement thèses :

- Direction : M.E.Gauchat (Ecole doctorale 'Abies' (2007-2011) (projet européen alpha (GEMA, 2004-2007)),
- Co-direction : M. Nardin (2009- ; financement Région Centre, co-dirigée avec P.Rozenberg); D.Jacques (2000-2003, FSAGx, BE ; Prof.Nanson), B.Gierlinger (2000-2003, BOKU, AT, Prof.R.Wimmer),
- Jury de thèse : A.Harfouche (Nancy), D.Jacques (FSAGx, BE),
- **Encadrement d'étudiants** : BTS (plus d'une dizaine), Maîtrise (3), DEA-DESS (4), Ingénieurs (2 + 1 Suédois), post-doc (2 : CZ et CH).

Productions scientifiques

- Publication de 41 articles primaires,
- Publication de 6 chapitres d'ouvrage,
- Co-coordination d'un ouvrage 'Le mélèze, IDF, 2001'
- Editeur des Actes du Colloque IUFRO-LARCH 2002,
- Editeur d'un ouvrage collectif sur les programmes européens d'amélioration des arbres forestiers (TREEBREEDEX) (*en préparation*).
- Nombreuses communications scientifiques dans des colloques et conférences internationaux

Autres productions

- Homologation de plusieurs variétés de mélèze d'Europe et hybrides (Theil & Laverantière),
- Obtenteur des variétés hybrides de mélèze 'REVE-VERT' (*homologuée*) / VG-F2 Carnoët / VG-F2 Barres, (*en évaluation*),
- Conception et coordination de la création de la base de données internationale 'Treebreedex European Data-base of Forest Genetic Resources'.

PUBLICATIONS

I. PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

I.1. Articles primaires

I.1.1. Articles primaires dans périodiques à comité de lecture

Soumis ou en préparation

- 45) **Pâques L.E.**, Gauchat M.E. 2011. Influence of soil water deficits on properties of annual wood ring in larch. (*en préparation*).
- 44) Gauchat M.E., **Pâques L.E.** 2011. Dynamics of wood formation in larch : links with growth and phenological events. Trees (*en préparation*).
- 43) Gauchat M.E., **Pâques L.E.** 2011. Impact of water stress on growth, heartwood development and wood properties in larch. Trees (*soumis*).
- 42) **Pâques L.E.**, Charpentier J.P. 2011. Distribution of heartwood extractives in hybrid larches and in their related European and Japanese larch parents: relationship with wood colour parameters. Eur.J.For.Res. (*soumis*).

Publiés

- 41) Gauchat M.E., **Pâques L.E.** 2011. Indirect prediction of bud flushing from *ex situ* observation in hybrid Larch (*Larix decidua* x *L. kaempferi*) and their parents. J. Exp. Botany 70 (2-3) : 121-130.
- 40) Lelu-Walter M.A., **Pâques L.E.** 2009. Integration of somatic embryogenesis in a breeding programme of hybrid larches (*Larix x eurolepis* and *Larix x marschlinsii*). Ann. For. Sci. 66 (2009) 104
- 39) **Pâques L.E.** 2009. Growth rhythm parameters as components of hybrid vigour in young seedlings of hybrid larch (*Larix decidua* x *L.kaempferi*), Silvae Genet. 58 (1-2) : 42 :53.
- 38) **Pâques L.E.**, Millier F., Rozenberg P. 2009. Selection perspectives for genetic improvement of wood stiffness in hybrid larch (*Larix x eurolepis* Henry). Tree Genetics and Genome 6 (1): 83-92.
- 37) **Pâques L.E.**, Rozenberg P. 2009. Ranking larch genotypes with the Rigidimeter: relationships between modulus of elasticity of standing trees and of sawn timber. Ann. For.Sci. 66 (4): p1-7.
- 36) Curnel Y., Jacques D., Gierlinger N., **Pâques L.E.** 2008. Decay resistance of larch wood to fungi. Ann. For. Sc. 65: 810 p1-8.
- 35) **Pâques L.E.**, Philippe G., Prat D. 2006. Identification of European and Japanese larch and their interspecific hybrid with morphological markers: application to young seedlings. Silvae Genet. 55 (3): 123-134.
- 34) Gros-Louis M.C., Bousquet J., **Pâques L.E.**, Isabel N. 2005. Species-diagnostic markers in *Larix* spp. based on nuclear, mtDNA and cpDNA, and their phylogenetic implications. Tree Genetics and Genomes 1 (2): 50-63.
- 33) Wimmer R., Grabner M., Gierlinger B., Jacques D., **Pâques L.E.** 2005. Wood properties of larch grown on plantation vs. old-grown natural sites. Lignovisionen 9: 145-166
- 32) Acheré V., Faivre-Rampant P., **Pâques L.E.**, Prat D. 2004. Chloroplast and mitochondrial molecular tests identify European x Japanese larch hybrids. Theor.Appl.Genet. 108 : 1643-1649.
- 31) Gierlinger N., Jacques D., Grabner M., Wimmer R., Schwanninger M., Rozenberg P., **Pâques L.E.** 2004. Colour of larch heartwood and its relationships to extractives and brown-rot decay resistance. Trees 18: 102-108.
- 30) Gierlinger N., Jacques D., Schwanninger M., Wimmer R., **Pâques L.E.** 2004. Heartwood extractives and lignin content of different larch species (*Larix sp.*) and relationships to brown-rot decay-resistance. Trees: Structure and Function 18 (2): 230-236.

- 29) **Pâques L.E.** 2004. Role of European and Japanese larch in the genetic control of growth, architecture and wood quality traits in interspecific hybrids (*Larix x eurolepis* Henry). *Ann.For.Sci.* 60 : 1-9.
- 28) **Pâques L.E.** 2004. Les variétés forestières issues de vergers à graines. *Rendez-vous Techniques ONF hors-série n°1* : 43-50.
- 27) Gierlinger N., Jacques D., Schwanninger M., Wimmer R., Hinterstoisser B., **Pâques L.E.** 2003. Rapid prediction of natural durability of larch heartwood using FT-NIR spectroscopy. *Can.J.For.Res.* 33 : 1727-1736.
- 26) Pauwels D., Lejeune P., **Pâques L.E.**, Rondeux J. 2003. Développement de modèles prédictifs des proportions de duramen et d'écorce des espèces de mélèzes cultivées en zones de basse altitude en Europe de l'Ouest (*Larix kaempferi* (Lambert) Carr., *Larix decidua* Miller et *Larix eurolepis* Henry). *Ann. For. Sc.* 60 (3): 227-235.
- 25) Arcade A., Faivre-Rampant P., **Pâques L.E.**, Prat D. 2002. Localisation of genomic regions controlling microdensitometric parameters of wood characteristics in hybrid larches. *Ann.For.Sci.* 59: 607-615.
- 24) Launay J., Ivkovitch M., **Pâques L.E.**, Bastien C., Higelin P., Rozenberg P. 2002. Rapid measurement of trunk MOE on standing trees using rigidimeter. *Ann. For. Sci.* 59: 465-469.
- 23) **Pâques L.E.** 2001. Genetic control of heartwood content in larch. *Silvae Genet.* 50 (2): 69-75.
- 22) Launay J., Rozenberg P., **Pâques L.E.**, Dewitte J.M. 2000. A new experimental device for rapid measurement of the trunk equivalent modulus of elasticity on standing trees. *Ann. For. Sci.* 57 : 351-359.
- 21) Arcade A., Anselin F., Faivre-Rampant P., Lesage M.C., **Pâques L.E.**, Prat D. 1999. Application of AFLP, RAPD, and ISSR markers to genetic mapping of European and Japanese larch. *Theor. Appl. Genet.* 100 (2): 299-307.
- 20) **Pâques L.E.**, Sylvestre-Guinot G., Delatour C. 1999. Variabilité clonale de la race *polonica* du mélèze d'Europe pour la résistance à *Lachnellula willkommii*. *Ann. Sci. For.* 56 :155-166.
- 19) Sylvestre G., **Pâques L.E.**, Delatour C. 1999. Résistance du mélèze hybride inoculé par *Lachnellula willkommii*. *Ann. Sci. For.* 56 : 485-492.
- 18) Santi F., Muranty H., Dufour J., **Pâques L.E.** 1998. Genetic parameters and selection in a multisite wild cherry clonal test. *Silvae Genetica* 47 (2/3): 61-67.
- 17) Bonnet-Masimbert M., Baldet P., **Pâques L.E.**, Philippe G. 1997. From flowering to artificial pollination in larch for breeding and seed orchard production. *The Forestry Chronicle*, (74) 2 : 195-202.
- 16) Arcade A., Faivre-Rampant P., Le Guerroué B., **Pâques L.E.**, Prat D. 1996. Heterozygosity and hybrid performance in larch. *Theor. Appl. Genet.* 93 : 1274-1281.
- 15) Muranty H., Santi F., **Pâques L.E.**, Dufour J. 1996. Etude du nombre optimal de ramets par clone dans deux tests clonaux. *Ann. Sci. For.* 53 : 123-138.
- 14) **Pâques L.E.** 1996a. Variabilité naturelle du mélèze. I. Mélèze d'Europe: Bilan de 34 ans de test comparatif de provenances. *Ann. Sci. For.* 53 : 51-67.
- 13) **Pâques L.E.** 1996b. Variabilité naturelle du mélèze. II. Mélèze du Japon : Bilan de 36 ans de test comparatif de provenances. *Ann. Sci. For.* 53: 69-78.
- 12) Arcade A., Faivre-Rampant P., Le Guerroué B., **Pâques L.E.**, Prat D. 1995. Quantitative traits and genetic markers: analysis of a factorial mating design in larch. *In Somatic cell genetics and molecular genetics of trees.* Kluwer Academic Publish, Dordrecht.
- 11) **Pâques L.E.** 1995. The breeding of larch as an exotic tree species in France. *Buvisindi, Icel. Agr. Sci.* 9: 73-79.
- 10) **Pâques L.E.** 1994. Relationship between foliar nutrient concentrations and growth of hybrid larch (*Larix x eurolepis* Henry). *For. Ecol. Manage.* 63: 153-167.
- 9) **Pâques L.E.**, Périnot C. 1994. Performance à 25 ans de quelques provenances de mélèze laricin (*Larix laricina* (du Roi) Koch) sur sols hydromorphes. *Ann. Sci. For.* 51: 357-372.
- 8) Radosta P., **Pâques L.E.**, Verger M. 1994. Estimation of genetic and non-genetic parameters for rooting traits in hybrid larch. *Silvae Genet.* 43 : 108-114.
- 7) Sylvestre G., **Pâques L.E.**, Delatour C. 1994. Une méthode d'inoculation pour l'évaluation précoce du comportement du mélèze vis-à-vis du *Lachnellula willkommii*. *Eur. J. For. Path.* 24 : 160-170.

- 6) Verger M., **Pâques L.E.** 1993. Multiplication végétative du mélèze hybride (*Larix x eurolepis* Henry) par bouturage en vrac. Ann. Sci. For. 50 : 205-215.
- 5) **Pâques L.E.** 1992. Inheritance and estimated genetic gains in a clonal test of hybrid larch (*Larix x eurolepis*). Scand. J. For. Res. 7 : 355-365.
- 4) **Pâques L.E.** 1992. Performance of vegetatively propagated *Larix decidua*, *L.kaempferi* and *L.laricina* hybrids. Ann. Sci. For. (49) : 63-74.
- 3) **Pâques L.E.** 1991. Effect of vegetative propagation on field performance up to age 8 of hybrid larch (*Larix x eurolepis*) clones. Ann. Sci. For. (48) : 469-482.
- 2) **Pâques L.E.** 1989. Tree Improvement Strategies. Modelling and Optimisation: the model. Silvae Genet. 38 : 101-107.

I.1.3. Rapports diplômants

- Pâques L.E.** 2011. Hybridation interspécifique chez les arbres forestiers. Mémoire d'HDR, Univ.Orléans. (*en préparation*)
- Pâques L.E.** 1984. Tree Improvement Strategies: modelization and optimization. Master of Science thesis, NCSU, Raleigh. 99 pp.
- Pâques L.E.** 1980. Aménagement des bois communaux d'Assesse. Mémoire d'Ingénieur, Fac.Sci.Agron.Gembloux, 300 pp.
- Pâques L.E.** 1980. Caractérisation phyto-pédologique des sols hydromorphes de l'Ardenne condrusienne. Mémoire d'Ingénieur : question spéciale. Fac.Sci.Agron.Gembloux, 100 pp.

I.1.4. Communications courtes

- Nardin M., **Pâques L.E.**, Marin S., Huard F., Sanchez L., Charpentier J.P., Bougue B., Rozenberg P. Plastic response to climate change in *Larix decidua* along an altitudinal. Gradient TRACE – Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology, Orléans, 11-14 Mai 2011 (*communication*)
- Gauchat M.E., Rozenberg P., **Pâques L.E.** 2010. Impact of climate change on (adaptation), phenology, growth and wood properties of larches. First results from a farm-field test. IUFRO LARIX 2010: International Symposium of the IUFRO Working Group S2.02.07, Syktyvkar (Ru), September 14-17, 2010. (*communication*).
- Lelu-Walter M.A., **Pâques L.E.**, Thompson D., Harvengt L. 2010. Somatic Embryogenesis of Forest Trees in Europe: what's going on? An overview. IUFRO Somatic embryogenesis, Suwon, Korea (*communication*).
- Pâques L.E.** 2010. *Larix decidua polonica* in Western Europe : First results from a joined European network of progeny trials. In TREEBREEDEX seminar: 'Genetic variability and adaptive potential of temperate and boreal forest tree species', Bucharest (Ro), 23-25/02/2010. (*communication*).
- Pâques L.E.** 2010. A joined European network of progeny trials of *Larix decidua* 'polonica': First results (*continued*). In TREEBREEDEX seminar: What does large genetic field experimental network across Europe bring to the scientific community? Sekocin (PL), 22-24 June 2010. (*communication*).
- Pâques L.E.** 2010. Introductive presentation. EUCARPIA-TREEBREEDEX Seminar 'Optimal deployment and use of improved FRM, with prospects for new developments in mutualizing efforts and tackling environmental and society concerns' Limoges, October 12-14, 2010. (*communication*).
- Pâques L.E.** 2009. Larch breeding in France. Treebreedex workshop on 'Conifer breeding', Hann-Münden, 25-27/03/2009. (*communication*).
- Pâques L.E.** 2009. Review on breeding zone concept and methodology. In Treebreedex workshop on 'Delineation of breeding zones', Hann-Münden, 23-25/03/2009. (*communication*).
- Pâques L.E.** 2009. Breeding zone application for larch and other species in France. In Treebreedex workshop on 'Delineation of breeding zones', Hann-Münden, 23-25/03/2009. (*communication*).
- Pâques L.E.**, Lelu-Walter M.A. 2009. Somatic embryogenesis of hybrid larches (*Larix x eurolepis* and *Larix x marschlinsii*): perspectives for breeding. In Treebreedex Seminar 'Vegetative

- propagation and deployment of varieties - the scope for Europe', Liverpool, 21-23 April 2009. (poster).
- Pâques L.E.**, Bastien C., Pichot C. 2008. Seed transfer of Conifers in France. Treebreedex -Seed transfer workshop, Pirna (D) – 13-16/01/2008. (communication).
- Pâques L.E.**, Dalla-Salda G., Martinez-Meier A., Rozenberg P. 2008. Wood: an adaptive trait? Treebreedex 'Adaptive traits needed for breeding zones delineation' Workshop, Madrid, 25-26/02/2008. (communication).
- Gauchat M.E., **Pâques L.E.** 2007. Temperature related to phenological traits in interspecific hybrids of larch in France. In Proc. LARIX 2007 IUFRO meeting, Québec, Canada, 19-20 September 2007. (communication).
- Pâques L.E.** 2007. Interest of F2-hybrids in larch breeding: Study of hybrid breakdown. In Proc. LARIX 2007 IUFRO meeting, Québec, Canada, 19-20 September 2007. (communication).
- Pâques L.E.**, Buret C., Lem P., Lallemand J., Prat D. 2007. Application du marquage moléculaire à l'identification du mélèze hybride. (Projet CTPS 010-C02-61.21.43-MelHyb 19/12/2002-30/05/2006). Séminaire CTPS restitution, Paris, 25/04/2007 (poster).
- Pâques L.E.** 2006. Larch breeding & wood quality. In Proc. Siberian larch in forestry and products, Siblarch international conference, Arvidsjaur (Suède), August 21-22, 2006. (communication).
- Pâques L.E.** 2004. Challenges for successful larch breeding in Western Europe. Keynote address. IUFRO LARIX 2004 meeting, 26 sept.-1 oct.2004, Kyoto, Japon. (communication, invited paper).
- Rozenberg P., **Pâques L.E.** 2004. Evidence of the effect of the climate of year 2003 on Douglas-fir and larch wood formation in France. In Freiburger Forstliche Forschung. Heft 57. Impact of the Drought and Heat in 2003 on Forests.Freiburg, 17-19 novembre 2004. (communication).
- Gierlinger N., Schwanninger M., Wimmer R., Hinterstoisser B., Jacques D., **Pâques L.E.** 2003. Estimation of extractives, lignin and natural durability of larch heartwood (*Larix* spp.) by FT-NIR spectroscopy. In Proceed. 12th International Symposium on Wood and Pulping Chemistry, Madison, June 2003, vol. III., 51-54.
- Acheré V., Faivre-Rampant P., Benoît V., Leplé J.C., **Pâques L.E.**, Prat D. 2002. Characterisation of hybrids between *Larix decidua* and *L.kaempferi* by molecular markers. In Proc.LARIX 2002 IUFRO Symposium, Gap, September 16-21, 2002 : 176-186. (communication).
- Arcade A., Faivre-Rampant P., **Pâques L.E.**, Prat D. 2002. Molecular dissection of quantitative traits in larch. In Proc. LARIX 2002 IUFRO Symposium, Gap, September 16-21, 2002 : 164-174. (communication).
- Gierlinger N., Jacques D., Marchal M., Wimmer R., Schwanninger M., **Pâques L.E.** 2002. Heartwood extractives and natural durability of larch. – relationships and their prediction by FT-NIR spectroscopy. In: Proceedings of the LARIX 2002 IUFRO symposium, Gap, France, 16-21 Sept.2002, 414-421. (communication).
- Grabner M., Gierlinger N., Rosner S., Wimmer R., Gindl W., Schwanninger M., **Pâques L.E.** 2002. Effects of ring-width on wood properties of larch. In: Proceedings of the LARIX 2002 IUFRO symposium, Gap, France, 16-21 Sept.2002, 380-387. (communication).
- Grabner M., Gindl W., Gierlinger N., Wimmer R., **Pâques L.E.** 2002. Acceptance of different larch timber resources for high quality flooring panels – an industrial case study. In: Proceedings of the LARIX 2002 IUFRO symposium, Gap, France, 16-21 Sept.2002, p.528 (poster).
- Jacques D., Curnel Y., Jourez B., **Pâques L.E.** 2002. Among and within provenance variability of decay resistance of larch wood to fungi. In: Proceedings of the LARIX 2002 IUFRO symposium, Gap, France, 16-21 Sept.2002, 405-413. (communication).
- Laroppe E., Muller C., **Pâques L.E.** 2002. Quality improvement of European larch seedlots by water soaking. In: Proceedings of the LARIX 2002 IUFRO symposium, Gap, France, 16-21 Sept. 2002, 244-249. (communication).
- Pâques L.E.** 2002. Heterosis in interspecific hybrids between European and Japanese larch. In Proc.LARIX 2002 IUFRO Symposium, Gap, September 16-21, 2002 : 155-163. (communication).
- Pâques L.E.** 2002. Larch tree improvement programme in France. In: Proceedings of the LARIX 2002 IUFRO symposium, Gap, France, 16-21 Sept.2002, 104:118. (communication).

- Pâques L.E.**, Millier F., Rozenberg P., Sordella G., Bonelli A., Wimmer R. 2002. Physical and mechanical wood properties of different larch species and origins of European larch across Western Europe. *In: Proceedings of the LARIX 2002 IUFRO symposium*, Gap, France, 16-21 Sept.2002, p.527 (*poster*).
- Rozenberg P., **Pâques L.E.**, Millier F., Gierlinger N., Jacques D., Grabner M., Wimmer R. 2002. Responses of wood density to climate - a new approach to evaluate adaptive fitness of larch. *In: Proceedings of the LARIX 2002 IUFRO symposium*, Gap, France, 16-21 Sept.2002, 378-379. (*communication*).
- Schneck V., Schneck D., Grotehusman H., **Pâques L.E.** 2002. Testing of hybrid larch over a broad range of site conditions. *In: Proceedings of the LARIX 2002 IUFRO symposium*, Gap, France, 16-21 Sept.2002, 119-126. (*communication*).
- Wimmer R., Gierlinger N., Rosner S., Gindl W., Grabner M., Schwanninger M., **Pâques L.E.** 2002. Wood anatomical and chemical characteristics of different larch wood resources in Europe. *In: Proceedings of the LARIX 2002 IUFRO symposium*, Gap, France, 16-21 Sept.2002, 388-395. (*communication*).
- Arcade A., Faivre-Rampant P.; **Pâques L.E.**, Prat D. 2001. Localisation of genes controlling microdensitometric components of wood characteristics in hybrid larches. Colloque, WBB, Bordeaux 2001 (*Communication*).
- Launay J., Ivkovitch M., Bastien C., **Pâques L.E.**, Rozenberg P. 2001. Rapid measurement of the trunk equivalent modulus of elasticity on standing trees with the rigidimeter. International Conference on Wood, Breeding, Biotechnology and industrial expectations, Bordeaux, juin 11-14, 2001.
- Pâques L.E.** 2000a. Interspecific hybridisation in larch: the long way to get outstanding varieties. *In* QFRI/CRC(SPF Symposium 'Hybrid Breeding and Genetics of Forest trees', April 9-14, 2000. Noosa, Queensland, Australia. (*communication*).
- Pâques L.E.** 2000b. Towards a European Larch Wood Chain. International Siblarch Seminar on Properties and Use of Larch Wood, Jönköping (Suède), 22-23 mai 2000. (*communication*).
- Prat D., Faivre-Rampant P., Achère V., Arcade A., **Pâques L.E.** 2000. Inheritance of chloroplastic and mitochondrial markers in larch. Colloque Plant & animal genome VIII. San Diego (USA), 9-12 janvier 2000. (*poster*).
- Prat D., Faivre-Rampant P., Achère V., **Pâques L.E.** 2000. Chloroplast and mitochondrial polymorphisms for identification of hybrids in larch. Poster présenté au colloque Plant & animal genome VIII. San Diego (USA), 9-12 janvier 2000. (*poster*).
- Arcade A., Faivre-Rampant P., Lesage M.C., **Pâques L.E.**; Prat D. 1999. Recherche de QTL dans un plan de croisement factoriel. Méribel 1999 'Stratégies génomiques et amélioration des plantes', 29/03-2/04 1999.
- Arcade A., Anselin F., Faivre-Rampant P., Lesage M.C., **Pâques L.E.**, Prat D. 1998. Utility of several connected families for QTL detection. *In* Colloque Plant and Animal genome VI. San Diego (USA), 17-22/01/98.
- Faivre-Rampant P., Anselin F., Arcade A., Lesage M.C., Millier F., **Pâques L.E.**, Prat D., Rozenberg P. 1997. Investigation of wood quality through molecular markers in larch. Colloque Timber management toward wood quality and end-product value. *In* Proc. CTIA/IUFRO international wood quality workshop, August 18-22/1997. Quebec City. Pp. IV-63-68.
- Muranty H., Arcade A., Faivre-Rampant P., Le Guerroue C., **Pâques L.E.**, Prat D. 1997. Detection of QTL's by genotyping parents involved in a mating design. Plant and Animal genome V. San Diego (USA), 12-16/01/97 (*poster*).
- Pâques L.E.**, Santi F., Dufour J., Ducci F., Duval H. 1997. Tree breeding and selection for agroforestry uses. *In* L'Agroforesterie pour un Développement Rural Durable. Réunion IUFRO-INRA-CIRAD, Montpellier, 23-28 juin 1997. (*poster*).
- Pâques L.E.** 1996. Early performances and genetic parameters of a population of European larch from Central Poland. Séminaire franco-polonais, Varsovie, 20-23 mai 1996. (*communication*).
- Pâques L.E.**, Bastien C. 1996. La forme des arbres en amélioration génétique : questions des améliorateurs. Séminaire inter-programmes INRA Croissance-Amélioration-Qualité des bois. Orléans, 20-22/11/96.

- Prat D., Arcade A., Faivre-Rampant P., Le Guerroue B., **Pâques L.E.** 1996. Analysis of a factorial mating design for the detection of relationship between quantitative traits and RAPD markers in larch. 1996 SRIEG Workshop, Novel applications of molecular markers in forest trees. Texas A&M Univ. June 23-26, USDA Genome program, Weyerhaeuser Co. Foundation, P22, 1 p.
- Bastien C., **Pâques L.E.**, Marin X. 1995. Crookedness in Larch : apparition at the juvenile stage of stem form defects in relation to the annual shoot growth pattern. in Proc. 'Larch Genetics and Breeding', IUFRO Working Party S2.02-07. Sweden. p 177 (*poster*).
- Pâques L.E.**, Contrain Y. 1995. Recherche de critères de sélection pour l'amélioration génétique de la forme des arbres forestiers. I. Recherche d'une méthodologie d'évaluation de la forme chez le mélèze. 'Architecture des arbres fruitiers et forestiers', 23-25 novembre 1993, Montpellier. Ed. INRA, Paris. 289-296.
- Pâques L.E.**, Rozenberg P. 1995. Intraspecific variability of European larch for wood properties : preliminary results. in Proc. 'Larch Genetics and Breeding', IUFRO Working Party S2.02-07. Sweden. 21-33 (*communication*).
- Guinot G., **Pâques L.E.**, Delatour C. 1992. Experimental early assessment of larch resistance to *Lachnellula willkommii*. In Proc. IUFRO S2.02-07 meeting 'Results and future trends in larch breeding on the basis of provenance research' Berlin Sept.5-12 ; 1992. p.177 (*poster*).
- Pâques L.E.** 1992. First evaluation of genetic parameters in a factorial mating design with hybrid larch. (*L. decidua* x *L. kaempferi*). in Proc. IUFRO Working Party S2.02-07, Berlin, Sept.5-12-1992. 136-145 (*communication*).
- Verger M., **Pâques L.E.** 1992. Bulk propagation of hybrid larch (*Larix* x *eurolepis* Henry). In Proc. IUFRO S2.02-07 meeting 'Results and future trends in larch breeding on the basis of provenance research' Berlin Sept.5-12 ; 1992. p. 178 (*poster*).
- Nanson A., **Pâques L.E.** 1986. Development of a new type of seed orchard (Evolving seed orchard) in Norway spruce and Douglas fir. In Proc. European Seminar on Wood Production, Bologna – June 1987 : 6-11 (*communication*).
- Pâques L.E.**, Nanson A. 1985. Douglas fir in Belgium: breeding strategy and the evolving seed orchard. IUFRO, Wien –June 1985 (*communication*).

I.1.5. Autres supports

- Pâques L.E.** 2011. Survey on 'Cost/benefit of joined breeding' Summary report, TREEBREEDEX document. 13 pp.
- Pâques L.E.** 2010. Evaluation des composantes génétiques des vergers à graines de mélèze d'Europe 'Sudètes' du Theil et de Cadouin et du verger F1/F2 des Barres. Rapport final. Projet E09/06 Ministère de l'Agriculture – INRA, 23 pp.
- Pâques L.E.** 2009. Inter-specific and inter-populations hybridisation in Europe: a review. TREEBREEDEX document. 29 pp.
- Pâques L.E.** 2009. European survey on assessment methods of morphological traits. TREEBREEDEX document. 53 pp.
- Pâques L.E.**, Lallemand J., Prat D. 2006. Application du marquage moléculaire à l'identification du mélèze hybride. Ministère de l'Agriculture, 010-C02-61.21.43-MelHyb.
- Pâques L.E.** ; Wimmer R. ; Lejeune P. ; Philippe G. ; Harisson A. 2003. Towards a European Larch Wood Chain. Final Report EU-Fair 5-CT98-3354 project. 71 pp. + annexes.
- Arcade A., Prat D., **Pâques L.E.** 2002. Study of hybrid vigour : QTL detection. In 4th yr annual report 'Towards a European larch wood chain', EU-FAIR CT98-3354 project. 72-79.
- Bastien C., **Pâques L.E.** 2002. Early prediction of stem form in hybrid larch. In 4th yr annual report Towards a European larch wood chain, EU-FAIR CT98-3354 project. 93-100.
- Pâques L.E.** 2002. Evaluation network of European hybridisation seed orchards. . In 4th yr annual report Towards a European larch wood chain, EU-FAIR CT98-3354 project. 32-40.
- Pâques L.E.**, Jacques D. 2002. Study of genetic diversity of natural populations of European larch from Central Europe. In 4th yr annual report Towards a European larch wood chain, EU-FAIR CT98-3354 project. 43-50.

- Pâques L.E.** 2002. Détermination de la pureté spécifique dans les descendance de mélèze issues de vergers à graines d'hybridation. Evaluation de l'efficacité du tri en pépinière selon des critères morphologiques. Rapport final, GIS 'Variétés forestières améliorées', DERF 01.40.12/99.
- Pâques L.E.** 2002. Role of European and Japanese larches in the genetic control of traits in F1-generation inter-specific hybrids. *In* 4th yr annual report Towards a European larch wood chain, EU-FAIR CT98-3354 project. 51-55.
- Pâques L.E.** 2002. Importance of hybrid vigour (heterosis) in interspecific hybrids. *In* 4th yr annual report -Towards a European larch wood chain, EU-FAIR CT98-3354 project. 57-71.
- Pâques L.E.** 2002. Hybrid vigour in second-generation hybrids: influence of the level of consanguinity of the parents on the hybrid performance. *In* 4th yr annual report -Towards a European larch wood chain, EU-FAIR CT98-3354 project. 80-81.
- Pâques L.E.** 2002. Effects of environment on flower induction and stimulation, pollen yield and quality, and seed crop quality in larch. *In* 4th yr annual report -Towards a European larch wood chain, EU-FAIR CT98-3354 project. 115-127.
- Pâques L.E.** 2002. Influence of rootstock origin on growth and on flower production in 6-yr old grafted larch. *In* 4th yr annual report -Towards a European larch wood chain, EU-FAIR CT98-3354 project. 128-134.
- Pâques L.E.** 2002. Artificial maturation of male strobili in larch. *In* 4th yr annual report -Towards a European larch wood chain, EU-FAIR CT98-3354 project. 135-140.
- Pâques L.E.** , Prat D. 2002. Identification of larch species and determination of hybrid purity: molecular and morphological approach. *In* 4th yr annual report -Towards a European larch wood chain, EU-FAIR CT98-3354 project. 82-92.
- Pâques L.E.**, Millier F., Rozenberg P. 2002. Evaluation of wood strength on standing trees (modulus of elasticity). *In* 4th yr annual report -Towards a European larch wood chain, EU-FAIR CT98-3354 project. 105-109.
- Pâques L.E.**, Millier F., Rozenberg P., Sordella G., Bonelli A., Wimmer R. 2002. Physical and mechanical wood properties of different larch origins and species across Western Europe. *In* 4th yr annual report Towards a European larch wood chain, EU-FAIR CT98-3354 project. 19-30.
- Rozenberg P., Millier F., **Pâques L.E.** 2002. Between-origin variation for some basic ring variables and between-provenance variation of cambium reaction to between growing-season climate changes. *In* 4th yr annual report Towards a European larch wood chain, EU-FAIR CT98-3354 project. 9-18.

I.2. Synthèses scientifiques

I.2.1. Dans périodique à comité de lecture

- 1) **Pâques L.E.** 1989. A critical review of larch hybridization and its incidence on breeding strategies. *Ann. Sci. For.* (46) : 141-153.

I.2.3. Chapitre d'ouvrage

- Pâques L.E.**, Foffová E., Heinze B., Lelu-Walter M.A., Liesebach M., Philippe G. 2011. Larch Breeding Monograph. *In* Forest Tree Breeding in Europe. Ed. L.E.Pâques, Springer (*en cours de publication*).
- Mullin T.J., Andersson B., Bastien J.-C., Beaulieu J., Burdon R.D., Dvorak W.S., King J.N., Kondo T., Krakowski J., Lee S.D., McKeand S.E., **Pâques L.E.**, Raffin A., Russell J., Skrøppa T., Stoehr M., and Yanchuk A.D. 2009. Economic importance, breeding objectives and achievements. Chapter 2 *In*: Genomics of Conifers. *Edited by*: C. Plomion and J. Bousquet. Volume in Genomics of Industrial Crops, *Series editor*: C. Kole. Science Publishers, Inc., New Hampshire; Edenbridge Ltd., UK.
- Pâques L.E.** 1992a. Les mélèzes. *In* 'Amélioration des espèces végétales cultivées', Ed. Gallais et Bannerot, INRA.

I.2.6. Conférences dans congrès ou symposium

Pâques L.E. 1992b. Current status of inter-and intra-specific hybridization (Breeding of larch). Results and future trends in larch breeding on the basis of provenance research. *In Proc. IUFRO Working Party S2.02-07, Berlin, Set.5-12-1992.* 108-125.

I.2.7. Autres supports

Pâques L.E. 2011. Guidelines for assessment of traits in joined breeding: assessment methods for morphological traits. *In Treebreedex guidelines. (en cours de publication).*

II. DOCUMENTS A VOCATION DE TRANSFERT

II.1.1. Dans périodique à comité de lecture

Pâques L.E. 2004. Les variétés issues de vergers à graines. Rendez-vous techniques ONF, Hors-série n°1. 'Diversité génétique des arbres forestiers: un enjeu de gestion ordinaire.

Santi F., Dufour J., **Pâques L.E.**, Bastien J.C. 2001. Quel gain espérer en plantant des cultivars de merisier ? *Forêt-Entreprise* 139 : 8-12.

Pâques L.E. 1994. L'amélioration génétique, comment ? Hybridation inter-spécifique et inter-populations. *Forêt-entreprise*, 96 : 26-27.

Pâques L.E. 1994. Mélèzes d'Europe et du Japon. *Forêt-entreprise*, 96 : 73-75.

II.1.2. Dans périodique sans comité de lecture

Matras J., **Pâques L.E.**, Westergren M., Dakskobler I., Bozic G., Kraigher H. 2011. Technical guidelines for the conservation and use of genetic resources: European larch. *Tehnicne smernice za ohranjanje in rabo genskih virov - Evropski macesen. Gozdarski Vestnik* 69 (4): 217-232.

Matras J., **Pâques L.E.** 2008. Technical guidelines for genetic conservation and use of European larch. *Bioversity international, Rome, Italy*, 6 pp.

Pâques L.E. 2004. Des performances nettement supérieures. *Forêts de France* n°479, p.23.

Girard S., **Pâques L.E.**, Philippe G. 2004. Variété de mélèze d'Europe "Sudètes-Le Theil-VG" *Forêt Entreprise*. 158 : p. 27.

Girard S., **Pâques L.**, Philippe G. 2004. Variété de mélèze hybride "Lavercantière-VG" *Forêt Entreprise*. 158 : p. 28

Pâques L.E. 2004. Les variétés forestières améliorées : un investissement qui en vaut le (sur-) coût ! *Tribune forestière, Pépinières Lemonnier.*

Pâques L.E. 2002. Le mélèze en Europe. Quelles perspectives ? *Forêt wallonne* 61: 30-33.

Pâques L.E. 2001. Génétique : quand provenance rime avec performances. *Le Forestier privé* 4, avril 2001.

Pâques L.E. 1998. Pourquoi ne pas penser mélèze dans nos reboisements ? *Forêt limousine*. 22 : 23-28.

Pâques L.E. 1997. Croisements contrôlés de mélèze. Bilan des activités 1987-1994. *INRA Note interne.*

II.1.3. Chapitre d'ouvrage

Anonyme 2003. Conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction. Régions de provenance, variétés améliorées. DGFAR-Cemagref. Rédaction des 3 fiches 'mélèze'.

Pâques L.E. 2001. Un programme d'amélioration génétique ambitieux. *In Le mélèze, Les guides du sylviculteur.* IDF, Paris, 2001.

Pâques L.E. 2001. Les variétés de mélèze comparées sur le terrain. *In Le mélèze, Les guides du sylviculteur.* IDF, Paris, 2001.

Rozenberg P., **Pâques L.E.** Propriétés du bois. In Le mélèze, Les guides du sylviculteur. IDF, Paris, 2001.

II.1.6. Proceedings de congrès, colloques

- Pâques L.E.** 2011. European Treebreedex project: a working model network of tree improvement for competitive, multifunctional and sustainable European forestry. In FAO-Silva Mediterranea 'Status of the Experimental network of Mediterranean Forest Genetic Resources'. 18-20.
- Pâques L.E.** 2008. Evolution in forestry research perspectives. Examples from tree breeding at INRA and in France. Metla Scientific Advisory Board (SAB), Conférence prononcée 19 mai 2008.
- Pâques L.E.** 2007. Forestry Research Context and Role in France: A short-overview. Metla Scientific Advisory Board (SAB) ; Conférence prononcée 21 mai 2007.
- Pâques L.E.** 2007. Treebreedex: breeding for the future. Invited conference for the opening of the 1st annual plenary meeting Treebreedex. 28 mai 2007.
- Pâques L.E.** 2007. Treebreedex, a working model network of tree improvement for competitive, multifunctional and sustainable European forestry. Conférence invitée à Silva Mediterranea network meeting, Arezzo (I), 24/06/2007.
- Pâques L.E.** 2007. Treebreedex and its FGR documentation efforts. Eufgis EU-project workshop, Birkerød (DK), 23-24/10/2007.
- Pâques L.E.**, Bastien J.C. 2007. Amélioration génétique des espèces forestières - Perspectives et limites face au changement climatique. Réunion CRPF- Mazamet 9 février 2007. (*conférence*).
- Pâques L.E.** 2006. Amélioration génétique et choix du matériel végétal face aux changements climatiques. Séminaire Société forestière, Caisse des Dépôts et Consignations, 25/04/2006.
- Pâques L.E.** 2006. Appréciation de la variabilité génétique de la durabilité naturelle. Conférence donnée à l'INRA-Orléans pour l'ARITT Région Centre, déc. 2006.

II.1.7. Rapports écrits

- Pâques L.E.** 2011. Treebreedex infrastructure EU project. Final Report. (en préparation)
- Pâques L.E.** 2011. Treebreedex infrastructure EU project. Fourth year progress report. pp. + annexes
- Pâques L.E.** 2009. Treebreedex infrastructure EU project. Third year progress report. 56 pp. + annexes
- Pâques L.E.** 2008. Treebreedex infrastructure EU project. Second year progress report. 44 pp. + annexes
- Pâques L.E.**, 2007. Treebreedex infrastructure EU project. First year progress report. 32 pp. + annexes
- Pâques L.E.** 2005. Dossier de demande d'admission d'un matériel de base destiné à la production, par voie générative, de matériels forestiers de reproduction testés et Projet d'arrêté ministériel. Parents de famille : INRA-H1 ou REVE-VERT, 19pp.
- Pâques L.E.** 2005 & 2006. Scientific Advisory Board (SAB) de Metla (Institut finlandais de recherche forestière) : commentaires sur la nouvelle stratégie de recherche forestière de Metla en Finlande.
- Pâques L.E.** 2004. Rapport 'Mission de prospection sur les perspectives de collaboration en recherche forestière avec les Instituts de recherche publics et privés au Japon' commandité par Ambassade de France au Japon.
- Pâques L.E.**, Philippe G. 2003. Dossier de demande d'admission d'un matériel de base destiné à la production, par voie générative, de matériels forestiers de reproduction qualifiés et Projet d'arrêté ministériel. Verger de mélèze hybride Lavercantière. 13pp + annexes.
- Philippe G., **Pâques L.E.** 2003. Dossier de demande d'admission d'un matériel de base destiné à la production, par voie générative, de matériels forestiers de reproduction qualifiés et Projet d'arrêté ministériel. Verger de mélèze d'Europe Sudètes-Le Theil. 11pp + annexes et Verger de mélèze d'Europe Sudètes-Cadouin. 11pp + annexes.
- Pâques L.E.** 2002. Towards a European Larch Wood Chain : EU project-FAIR5 : CT98-3354 - 1998-2002: Technological Implementation plan

- Pâques L.E.**, Wimmer R., Lejeune P., Harrisson M. Towards a European Larch Wood Chain: EU project-FAIR5 : CT98-3354 -1998-2002: Consolidated progress reports: 1st, 2nd, 3rd, 4th yr.
- Pâques L.E.**, Wimmer R., Lejeune P., Harrisson M. 2002. Towards a European Larch Wood Chain: EU project-FAIR5 : CT98-3354 -1998-2002: Final report.
- Auclair D., Balent G., Dumé G., Etienne M., Guitton J.L., Leban J.M., **Pâques L.E.**, Picard O., Sibbald A. 1997. 'Alternative Agricultural Land-Use with Fast Growing Trees' Contract AIR-CT92-0134. Final Technical Report. 40 pp.

II.1.8. Créations informatiques

Base de données TREEBREEDDEX (ressources génétiques forestières).(environs 300 000 génotypes et >7 600 dispositifs référencés pour une dizaine d'espèces ou complexes d'espèces forestières en Europe).

II.1.9. Autres enseignements

- Pâques L.E.** 2006. Tree improvement in forest trees. Some considerations regarding forest tree breeding. Lyon, Juin 2005. Enseignement de 2 jours pour une délégation asiatique dans le cadre d'un projet européen avec l'Asie (coordinateur D.Prat, Lyon I.). 21-22 juin 2006.
- Pâques L.E.** 1996. Inter-species and inter-populations hybridization. Notes de cours données lors de la session de printemps du CIHEAM (Centre International des Hautes Etudes Agronomiques Méditerranéennes), Saragosse, 11-22/03/1996.

II.2. Travaux encadrés

II.2.1. Edition d'un ouvrage collectif

Forestry Breeding in Europe : current status for the main commercial species. Ed. L.E.Pâques, Springer Verlag (*en préparation*).

II.2.2. Mémoires de stage

Thèses :

- Gauchat M.E. 2011. Phenology of wood formation and its genetic variability in larch. A step towards a better understanding of wood formation in relation to climate. Rapport de thèse, AgroParisTech, 220 pp.
- Gierlinger N. 2003. Chemistry, colour and brown-rot decay resistance of larch heartwood and FT-NIR based prediction models. Rapport thèse Univ.Bodenkultur Wien, 129 pp.
- Jacques D. 2003. Amélioration du module d'élasticité du bois de mélèze hybride par sélection clonale. Rapport de thèse, Fac. Sc. Agr. Gembloux. 294 pp.

Masters

- Bouchery A. 2009. Variabilité génétique des besoins en température pour le débourrement végétatif du mélèze. *Master 1. ETAH-Univ.Orléans*.
- Seghouane F. 2008. Effets environnementaux et génétiques sur le volume de duramen chez le mélèze. *Master 1 ETAH –Univ.Orléans*.
- Landré Xavier. 2007. Mise en relation de variables climatiques avec la croissance du xylème chez *Larix x eurolepis*. *Master1 ETAH –Univ.Orléans*.
- Levesque C. 2004. La rectitude du mélèze hybride. Etude du contrôle génétique et de l'influence des conditions environnementales. ISAB. Mémoire de fin d'études. 98 pp. + annexes.
- Larsson-Stern M. 2003. Aspects of Hybrid Larch (*Larix x eurolepis*) as Potential Tree Species in Southern Swedish Forestry. Rapport Licence, Swedish Univ.Agr.Sc. Alnarp.

- Ricard A. 2001. Evaluation de l'interaction génotype x site pour plusieurs caractères de phénologie, croissance et forme chez *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco et définition d'index de sélection multisites et multicaractères. Rapport de DEA ENSAR Rennes. 26 pp. + annexes.
- Achère V. 1999. Recherche de marqueurs moléculaires pour l'identification des mélèzes hybrides (*Larix x eurolepis*). Rapport DEA Nancy I. 25 pp. + annexes.
- Jugy I. 1997. Etude de descendances maternelles de mélèze d'Europe race *polonica* : site de Croze (19). Rapport de maîtrise de biologie cellulaire et physiologie végétale. Univ. Limoges. 23 pp.
- Lefevre X. 1997. Etude de descendances maternelles de mélèze d'Europe race *polonica* : site de Bort (87). Rapport de maîtrise de biologie cellulaire et physiologie végétale. Univ. Limoges. 30 pp.
- Arcade A. 1995. Relations entre caractères quantitatifs et marqueurs moléculaires : analyse d'un plan de croisement factoriel chez le mélèze. Rapport de DEA. Nancy. 23 pp. + annexes.
- Marin X. 1994. Mise en place de l'architecture de jeunes mélèzes d'Europe : étude de la variabilité génétique. ESITPA : rapport de stage, 59 pp. + annexes.
- Contrain Y. 1993. Description fine de la forme de mélèzes hybrides (*Larix x eurolepis*) en liaison avec des notations subjectives. ENSAR, rapport de fin d'études, 55 pp.
- Muranty H. 1993. Optimisation du nombre de ramets par clone dans les tests clonaux. DEA. Univ. Orsay, 42 pp.

BTS

- Gauquelin G. 2001. Recherche de marqueurs morphologiques pour différencier les mélèzes hybrides des mélèzes d'espèces pures. Rapport stage BTSA. 22 pp. + annexes.
- Ritzerow S. 2000. Comparaison des caractéristiques microdensitométriques de 2 provenances de mélèze alpin (Langau et Montgenèvre) dans leur aire naturelle et en plaine. Rapport de stage, INRA. 64 pp.
- Arcade A. 1999. Détection de locus contrôlant des caractères quantitatifs dans un plan de croisement factoriel : application au mélèze. Rapport de thèse, Université d'Orléans. 111 pp.
- Giffard G. 1999. Vers une sélection clonale de mélèze hybride. Rapport stage BTSA. 44 pp.
- Leroux A. 1998. Etude de la variabilité génétique du mélèze hybride à travers des caractères du bois. Rapport BTSA. 41 pp. + annexes.
- Mineau J. 1998. Recherche des meilleures provenances de mélèze pour le reboisement en Montagne noire. Etude de la variabilité du mélèze d'Europe. Rapport BTS, 30 pp. + annexes.
- Thaille J. 1996. Test de descendances de mélèzes hybrides : étude de 2 régimes d'éclaircie. Rapport de stage BTS, Production forestière, Mesnière-en-Braye, 33 pp. + annexes.
- Desjardins F. 1994. Etude de deux plantations comparatives de provenances de mélèze d'Europe à l'âge de cinq ans. Rapport BTS Barres. 30 pp. + annexes.