



Master Sciences et Technologie de l'Agriculture,
De l'Alimentation et de l'Environnement (ST2AE)
Parcours PVIA-PV : améliorations agronomique, génétique et qualitative des productions
végétales
Université de Picardie de Jules Verne

DAGNICOURT

Mathilde

Année 2022-2023

Mémoire de fin d'études de Master 2

Etude de la production de biomasse et de ses paramètres génétiques chez une descendance de *Miscanthus sinensis*



Stage encadré par : HULMEL Maryse

Tuteur universitaire : GONTIER Eric

Nom de l'entreprise : Institut National de recherche pour l'Agriculture,
l'Alimentation et l'Environnement (INRAE)

Son adresse : chaussée Brunehaut, 80200 Estrées-Mons



Remerciements

Je souhaite remercier Mme Hulmel Maryse, ma tutrice de stage de fin d'études de m'avoir accueilli au sein de l'INRAE d'Estrées-Mons. Elle m'a beaucoup appris sur la culture du miscanthus. Un grand merci pour sa confiance, son écoute, son aide ainsi que ses conseils tout au long de mon stage.

Je tiens également à remercier Mme Zapater Marion, pour m'avoir accompagné sur les différents travaux réalisés pendant mon stage.

Je remercie également l'unité expérimentale et en particulier Mme Heumez Marie, pour sa bienveillance et ses conseils lors des manipulations.

Un grand merci également à M. Iqbal Shehyar, de m'avoir consacré du temps, écouté et conseillé dans les différentes tâches effectuées durant mon stage.

Je souhaite également remercier Hélène Sellier-Richard, pour m'avoir montré la mise en culture *in vitro* d'inflorescences immatures de miscanthus et l'implantation au champ de miscanthus.

Je remercie également tout le personnel de l'INRAE qui m'a accueilli et accompagné durant le stage.

Liste des abréviations

- CO₂ : dioxyde de carbone
- *M. sinensis* : *Miscanthus sinensis*
- *M. x giganteus* : *Miscanthus x giganteus*
- N₂O : protoxyde d'azote
- VA : variance
- Biom_V : covariable de la biomasse de la première couronne de plantes voisines (en g/plante)
- Biom_VV : covariable de la biomasse de la deuxième couronne de plantes voisines (en g/plante)
- Hcano_V : covariable de la hauteur de canopée de la première couronne de plantes voisines (en cm)
- Hcano_VV : covariable de la hauteur de canopée de la deuxième couronne de plantes voisines (en cm)
- Hcano : hauteur de canopée (en cm)
- NBT : nombre de tiges par plante
- C50 : circonférence de la plante mesurée au champ à 50 cm de hauteur (en cm)
- H² pour les héritabilités

Table des matières

Introduction	1
Présentation de la structure d'accueil	6
Intérêt de la problématique pour la structure d'accueil et questions associées	7
Etat de l'art	9
1. Présentation générale du miscanthus	9
1.1 Le cycle de développement du miscanthus	10
2. Utilisations et valorisation de la biomasse du miscanthus	12
3. Les services écosystémiques et impacts environnementaux du miscanthus	13
4. Les caractéristiques génétiques du miscanthus	14
4.1 Diversité génétique du miscanthus	14
4.2 Variabilité génotypique de la production de biomasse de miscanthus	17
4.3 Déterminisme génétique des caractères d'intérêt du miscanthus	17
Problématique et hypothèses de travail	22
Matériels et méthodes	22
I. Démarche générale	24
II. Présentation du dispositif et des conditions expérimentales	24
1. Le dispositif expérimental	24
2. Conditions expérimentales	26
III. Phénotypage des caractères	26
IV. Méthodes d'analyse utilisées	28
V. Analyse exploratoire du dispositif	28
1. Identification des données aberrantes	28
2. Analyses annuelles	30
3. Analyse des deux années	35
VI. Détermination des paramètres génétiques pour les caractères de production de biomasse	36
1. Calcul des héritabilités au sens large	36
2. Corrélations phénotypiques et génétiques entre caractères	38
Résultats	38
1. Analyses préliminaires	38
1.1. Variables prédictrices de la production de biomasse	38
1.2. Analyses des variables année par année	38
1.3 Analyse des deux années	54
2. Détermination des paramètres génétiques de la population B (SiB)	56
2.1 Histogramme des valeurs prédites	56
2.2 Evaluation des héritabilités et composantes de la variance pour la production de biomasse et ses traits agronomiques associés	56

2.3. Corrélations phénotypiques et génétiques entre caractères pour chaque année	56
Discussion	60
1. Héritabilités et variances	61
2. Effet de l'environnement	61
3. Comment améliorer la biomasse alors que c'est un des caractères le moins héritable ?	62
Conclusion et perspectives.....	63
Références bibliographiques	64

Introduction

Le genre *Miscanthus* appartient à la famille des graminées (Poaceae), à la sous-famille des *Panicoideae* et à la tribu des *Andropogoneae* tout comme le maïs, le sorgho ou la canne à sucre (Brancourt-Hulmel, 2022). Le miscanthus est une plante rhizomateuse pérenne et possède un système photosynthétique en C4 qui a pour avantage écologique et agronomique, d'avoir une plus grande efficacité d'utilisation de la lumière, de l'azote et de l'eau que les plantes en C3 (Taylor *et al.*, 2014).

Le genre *Miscanthus* contient plus de 20 espèces au sens large (Scally *et al.*, 2001). Au sens strict, il présente seulement une dizaine d'espèces car des analyses phylogénétiques au niveau moléculaire ont montré que certaines espèces ont été reconnues comme étant plus proches d'autres genres (Hodkinson *et al.*, 2002a). La plupart sont originaires de régions d'Asie (Clifton-Brown & Lewandowski, 2002).

L'un des intérêts de la culture du miscanthus est sa capacité à produire beaucoup de biomasse. C'est une ressource considérée comme une source d'énergie ou encore de matériaux renouvelables à faible empreinte de carbone (Mourjane & Fosse, 2021). Cette ressource comprend des cultures herbacées ou ligneuses, dites cultures biomasses comme le miscanthus, mais aussi des résidus agricoles (Mourjane & Fosse, 2021). Valorisée de façon optimale en bioéconomie, la production et la mobilisation de cette biomasse va permettre le développement d'un certain nombre de débouchés tels que la bioénergie ou les matériaux composites (site internet 1).

En Europe, la culture de miscanthus tend à se développer à partir d'un seul clone de l'hybride interspécifique triploïde, *Miscanthus x giganteus* (Greef *et al.*, 1997). Cet hybride à haut rendement est issu du croisement spontané entre *Miscanthus sacchariflorus* et *sinensis* (Greef & Deuter, 1993). *Miscanthus x giganteus* est multiplié par voie végétative, en divisant les rhizomes. Du fait de sa triploïdie, la plante est stérile, ce qui évite tout risque d'invasivité par dispersion de graines dans l'environnement (Brancourt-Hulmel, 2022).

Des études ont montré que tous les clones de *Miscanthus x giganteus* collectés en Europe (Greef *et al.*, 1997) et aux USA (Glowacka *et al.*, 2015) sont dérivés d'un seul génotype à la fois pour la recherche et la production de biomasse, ce qui entraîne une faible variabilité génétique (Clifton-Brown *et al.*, 2015). L'élargissement de l'offre variétale est donc devenu primordiale ; une étude génétique du miscanthus s'avère essentielle afin d'apprécier le déterminisme génétique des caractères d'intérêt et de fournir aux sélectionneurs des outils pour contribuer à développer de nouvelles variétés, ce qui permettra de diminuer les risques associés

à une culture monovariétale. Parallèlement, l'amélioration génétique devra s'accompagner d'un accroissement en connaissance agronomique (Zub & Brancourt-Hulmel, 2010).

Pour pallier la faible diversité génétique de *M. x giganteus*, *Miscanthus sinensis* constitue une autre espèce d'intérêt car elle possède de vastes ressources génétiques (Clark *et al.*, 2018). En effet, celle-ci possède une grande variabilité génétique intraspécifique et se caractérise par une grande diversité en Chine (Sun *et al.*, 2010). *M. sinensis* tout comme *M. x giganteus* produit une grande quantité de biomasse et affiche de nombreux avantages environnementaux, notamment l'efficacité de la mise en réserve de l'azote en automne, définie comme le ratio entre la quantité d'azote remobilisée des parties aériennes vers les parties souterraines et la quantité d'azote maximale dans les parties aériennes (Strullu *et al.*, 2011).

En raison de sa capacité à produire beaucoup de biomasse et de cette efficacité du recyclage de l'azote, cette culture est intéressante en tant que culture bioénergétique puisqu'elle ne nécessite aucun apport azoté et que la production et l'application d'engrais azoté est une source majeure d'émission de gaz à effet de serre (Leroy *et al.*, 2022). Le développement d'une culture capable de produire de la biomasse et de recycler l'azote et le développement de sources d'énergie durables et renouvelables sont des enjeux clés dans un contexte de changement climatique et d'épuisement des ressources fossiles (Léonard *et al.*, 2016 ; Recous, 2016).

Des questions sont soulevées quant à l'orientation du programme de sélection chez *M. sinensis*. Cette sélection représentera-t-elle une perspective d'intérêt pour l'amélioration du rendement en biomasse ? Cela passera-t-il par la caractérisation de la variabilité génétique pour le recyclage de l'azote chez cette espèce ? Nous pensons qu'il existe une possibilité d'amélioration génétique pour chacun des caractères étudiés liés à la biomasse tout en limitant les impacts environnementaux du fait du recyclage de l'azote.

C'est ainsi que ce mémoire s'insère dans le projet de recherche français MisTigation. Un des volets de ce projet consiste à caractériser le recyclage de l'azote en lien avec la production de biomasse pour une descendance diploïde de *M. sinensis* à partir d'un dispositif expérimental au champ de 124 descendants et leurs deux parents basé à l'INRAE d'Estrées-Mons dans la Somme, pour répondre aux attentes de ce projet. Aussi, l'étude de la production de biomasse aérienne apparaît comme un préalable à celle du recyclage de l'azote.

Un objectif principal est d'estimer les paramètres génétiques (héritabilité, variances génétiques et environnementales) de la production de biomasse et de ses composantes sur la base d'un ensemble de données acquis sur les récoltes de 2022 et 2023. Ensuite, un objectif secondaire est de réaliser une évaluation approfondie de la variabilité spatiale. Dans le cadre de ce stage, ceci sera réalisé sur les caractères liés à la production de biomasse.

La démarche sera ensuite appliquée aux caractères liés à l'azote stocké et mobilisé sur une centaine de génotypes de la descendance.

Pour répondre à cette problématique, différents caractères associées à la production de biomasse ont été phénotypés au champ pendant deux années de culture. Nous accorderons une attention particulière à la variabilité expérimentale. En matériel et méthodes, nous décrirons notre démarche d'analyse pour valider les données en détectant les valeurs atypiques ou « outliers » parmi lesquelles se trouvaient des valeurs aberrantes. Notre souci est de ne pas confondre ces « outliers » statistiques avec des données de génotypes au comportement normalement extrême au sein de la descendance. Les méthodes statistiques pour traiter les données seront explicitées, ainsi que les résultats obtenus qui seront analysés et discutés parallèlement aux autres travaux réalisés chez le miscanthus.



Figure 1 : Les unités INRAE en Hauts-de-France (site internet 3).

Présentation de la structure d'accueil

INRAE est l'institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement. Il est créé en 2020 par la fusion entre l'INRA - institut national de la recherche agronomique qui a été lui-même créé en 1946 - et l'Irstea, institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture. INRAE, par la recherche, l'innovation et l'appui aux politiques publiques pour de nouvelles orientations accompagne l'émergence de systèmes agricoles et alimentaires durables. INRAE ambitionne d'apporter des solutions pour la vie, les humains et la terre. L'organisation scientifique d'INRAE est répartie selon 18 centres de recherche, intégrés dans des politiques régionales de sites et 14 départements scientifiques fortement impliqués dans des partenariats internationaux. INRAE comprend 202 unités de recherche, 43 unités expérimentales et 22 unités de services. L'organisme de recherche publique est placé sous la double tutelle du ministère de l'enseignement supérieur, de la recherche et de l'innovation et du ministère de l'agriculture et de l'alimentation (site internet 2).

Un des centres se situe en Hauts-de-France et ses recherches concernent la multi-performance de systèmes de grandes cultures pour une bioéconomie durable, et l'hygiène des procédés agro-alimentaires. Ce centre se répartit sur plusieurs sites selon 6 unités dont 2 unités mixtes de recherche et 1 unité expérimentale (figure 1 ; site internet 3) :

- Unité Mixte de Recherche transfrontalière BioEcoAgro (Estrées-Mons et Laon),
- Unité matériaux et transformations (Villeneuve d'Ascq),
- Unité de glycobiologie structurale et fonctionnelle (Villeneuve d'Ascq),
- Laboratoire d'analyses des sols (Arras),
- Unité expérimentale "Grandes Cultures innovations Environnement" – Picardie (Estrées-Mons),
- Service d'appui à la recherche Hauts-de-France (Estrées-Mons).

L'Unité Mixte de Recherche transfrontalière BioEcoAgro où s'est déroulé ce stage, est une nouvelle structure créée en janvier 2020 qui rassemble environ 400 chercheurs, techniciens et doctorants de part et d'autre de la frontière franco-belge (site internet 4). Cette unité regroupe des chercheurs d'INRAE, de l'Université de Liège, l'Université de Lille et l'Université de Picardie Jules Verne selon 3 pôles :

1. La compréhension du fonctionnement des plantes et des écosystèmes dans des environnements naturels ou contrôlés et dans un contexte de changement climatique,
2. Le décryptage et la maîtrise de la synthèse ou de la bioproduction de biomolécules actives (métabolites spécialisés et polymères d'origine végétale, enzymes et métabolites secondaires d'origine microbienne, peptides actifs issus de l'hydrolyse de protéines alimentaires),
3. La biopréservation et la formulation des aliments.

Ce travail de stage s'intègre dans le pôle 1 (site internet 5) et plus précisément dans l'équipe 1 de ce pôle qui s'intitule « Fonctionnement et adaptation de la plante en interaction avec son environnement » et qui rassemble des compétences de recherche sur les plantes (physiologie, écophysiologie, enzymologie, génétique, phénotypage) présentes sur les sites des Université d'Amiens, Liège et Lille ainsi que sur le site INRAE d'Estrées-Mons. Les travaux de l'équipe concernent 2 axes de recherche :

- La compréhension des mécanismes qui déterminent d'une part, la tolérance des plantes aux stress abiotiques (température, eau) et d'autre part, l'efficacité d'utilisation des éléments minéraux (azote, phosphore) et leur recyclage par la plante (azote) ;
- L'amélioration des plantes cultivées (miscanthus, pois) pour la production de biomasse, sa valorisation et l'apport en services écosystémiques.

Dans l'équipe du site d'Estrées-Mons où le stage s'est réalisé, les caractères sont étudiés à des échelles variant du gène à la plante entière dans son environnement grâce à l'ensemble des compétences de l'équipe (site internet 6).

Intérêt de la problématique pour la structure d'accueil et questions associées

La problématique générale consiste à étudier au niveau génétique la production de biomasse en lien avec le recyclage de l'azote chez *M. sinensis* qui s'insère dans un projet de recherche français, MisTigation. Il a pour objectif de lever plusieurs verrous liés aux services écosystémiques à l'échelle des collectivités locales mais aussi au niveau du fonctionnement de la culture et de la sélection variétale.

Miscanthus x giganteus, espèce de miscanthus la plus cultivée et valorisée dans le monde aujourd'hui pour son haut potentiel de rendement en biomasse, présente une alternative écologique intéressante en tant que source d'énergie renouvelable, de chimie verte ou de produits biosourcés. De plus, cette culture présente de nombreux services écosystémiques comme jouer un rôle tampon en réduisant les nitrates du sol et en limitant le lessivage (Lesur *et al.*, 2014 ; Ferchaud & Mary, 2016). Selon Clifton-Brown *et al.*, 2008, *Miscanthus x giganteus*, *M. sinensis* et *M. sacchariflorus* ont été identifiés comme les espèces qui présentent le plus grand potentiel de production de biomasse. De plus, il s'avère que *M. sinensis* est l'un des parents de *Miscanthus x giganteus*. En outre, selon Nakajima *et al.* (2018), *M. sinensis* est la meilleure option pour des performances à haut rendement dans les régions au climat frais. *M. sinensis* présente donc un intérêt particulier, d'autant plus qu'il possède des traits agronomiques similaires à *Miscanthus x giganteus*, notamment au niveau de l'efficacité du recyclage de l'azote (Leroy *et al.*, 2022). *M. sinensis* constitue ainsi une espèce prometteuse en vue d'élargir l'offre variétale actuellement limitée en France à une seule variété.

L'étude du recyclage de l'azote présente un intérêt car ce recyclage (Strullu *et al.*, 2011), associés à de faibles besoins en azote pour la production de la biomasse (Zapater *et al.*, 2017) permet de limiter les impacts environnementaux. Mais pour appréhender ce caractère complexe, une bonne connaissance de l'héritabilité des caractères liés à la production de biomasse est un prérequis nécessaire.

Ce sujet de stage vise à compléter les connaissances sur le genre *Miscanthus* et plus précisément sur l'espèce *M. sinensis* sur différents traits agronomiques, mais aussi sur les paramètres génétiques (héritabilité, variances génétiques et environnementales) par l'étude d'une descendance diploïde de *M. sinensis* en vue d'élargir l'offre variétale. Pour cela, cette étude est basée sur un dispositif expérimental au champ de 124 génotypes de *M. sinensis* ainsi que de leurs parents (*Miscanthus sinensis malepartus* et *Miscanthus sinensis Silberspinne*), localisés sur le site INRAE d'Estrées-Mons dans la Somme.



Figure 2 : *Miscanthus x giganteus* au cours de la troisième année de croissance à Estrées-Mons (c INRA Lille).

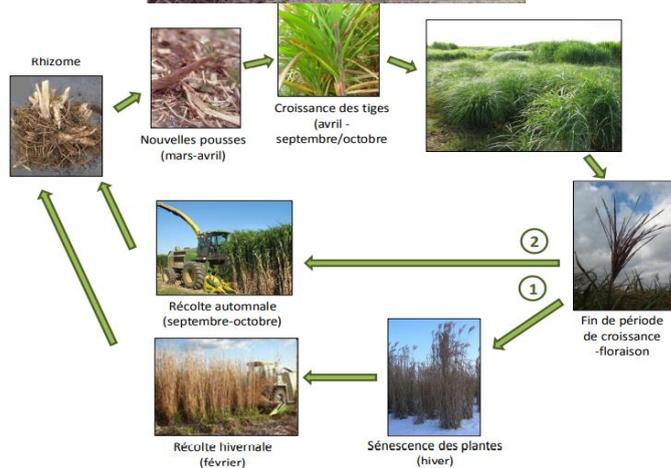
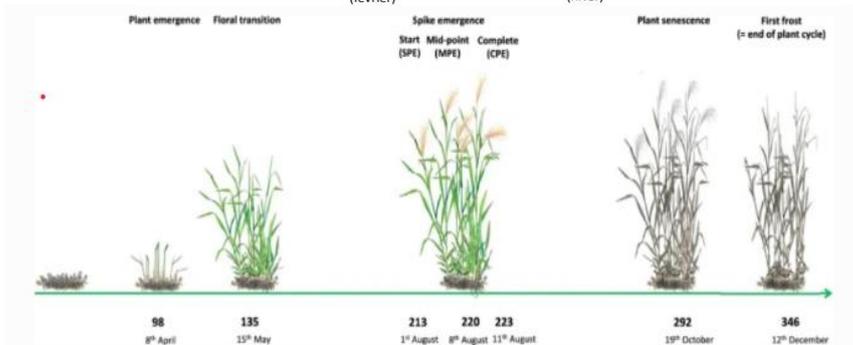


Figure 3 : Cycle de croissance du miscanthus (Arnoult, 2014).



Biological cycle of miscanthus illustrated with 2018-year data for Malepartus: stages are given in day of year

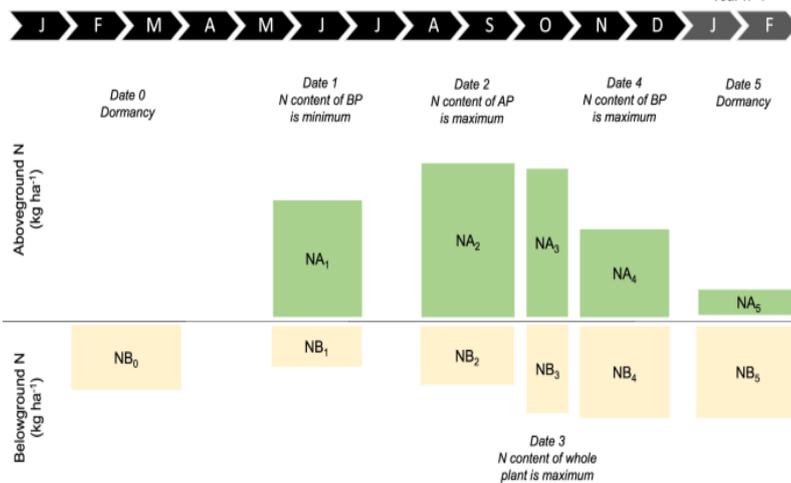


Figure 5 : Evolution saisonnière des stocks d'azote dans les parties aériennes (NA) et souterraines (NB) pendant les périodes clés pour le recyclage de N au cours d'une année chez *M. x giganteus* (Leroy *et al.*, 2022).

Etat de l'art

1. Présentation générale du miscanthus

1.1 Le cycle de développement du miscanthus

Le miscanthus est une plante pérenne dont la pérennité est assurée par un organe souterrain appelé rhizome. L'implantation du miscanthus se fait directement en plantant les rhizomes ou en utilisant des micro-plantules au printemps. Le principal type variétal disponible est le clone en raison de multiplication végétative par le rhizome ou culture *in vitro*.

Une multiplication par graine est aussi possible mais dans ce cas, il s'agit d'utiliser des variétés fertiles pour éviter le risque d'invasivité (Brancourt-Hulmel *et al.*, 2014). C'est au début du printemps (mars-avril) que le début de la croissance des tiges commence avec l'émergence des tiges et au moment où les températures avoisinent les 6-10°C (zéro de végétation) en fonction des espèces de miscanthus (Farrell *et al.*, 2006). La température de base de l'émergence du miscanthus est effectivement basse : elle s'élève à 6°C pour *Miscanthus x giganteus* (Clifton-Brown & Jones, 1997) tandis que celle-ci s'élève à 8°C, pour *M. sinensis* Malepartus, un des parents de la population étudiée par Hou *et al.* (2021). Ensuite, les tiges effectuent leur croissance durant le printemps, et les feuilles apparaissent au fur et à mesure de la croissance des tiges, puis à la fin de l'été, d'août à octobre, les jeunes tiges vont s'affaiblir alors que les tiges les plus anciennes continueront de grandir durant cette période (Zub *et al.*, 2011). Au moment où les feuilles seront à leur nombre maximum, la floraison intervient puis la canopée commencera à être en sénescence et une chute des feuilles sera observée, plus ou moins marquée selon les génotypes. Quand la sénescence atteint son maximum, les tiges seront sèches avec un port dressé jusqu'à la fin de l'hiver (en février-mars), et c'est alors que la récolte en sec, ou surmaturité, peut se faire (Zub *et al.*, 2011 ; figure 3).

C'est au cours de la sénescence, que tous les nutriments présents dans les parties aériennes et en particulier l'azote, vont être remobilisés vers les parties souterraines, ce qui constitue les réserves pour l'année suivante (figure 4 ; Strullu *et al.*, 2011). Au printemps, lors de la reprise des plantes, les nutriments stockés dans les parties souterraines seront mobilisés vers les parties aériennes et pourront être réutilisés par la plante (Lewandowski & Kicherer, 1997). En effet, Leroy *et al.*, 2022, ont démontré cela et notamment pour l'azote aussi bien chez *M. giganteus* que chez *M. sinensis*.

Les dates clés lors du cycle de croissance du miscanthus ont été déterminées par Strullu *et al.*, 2011 et Dierking *et al.*, 2017 (figure 5), puis complété par Hou *et al.* (2022) pour la transition florale qui marque le passage de l'état végétatif à l'état reproducteur.

Cela nous permet de constater que le stock d'azote est plus important dans les parties aériennes pendant l'été, mais celui-ci est plus important dans les parties souterraines pendant l'hiver. Le miscanthus est alors une espèce capable de produire une quantité de biomasse importante avec de faibles exigences en intrants grâce à un recyclage efficace des nutriments et particulièrement de l'azote (Strullu *et al.*, 2011). De plus, le miscanthus nécessite de faible besoin en azote pour produire de la biomasse puisque celui-ci n'a besoin que de 82% de l'azote requis par le maïs ou le sorgho pour produire la même quantité de biomasse (Zapater *et al.*, 2017).

La récolte est préconisée à la fin de l'hiver notamment en vue d'une valorisation dans des procédés de combustion car le produit récolté sera relativement sec et faible en quantité de minéraux. En revanche, une autre date de récolte peut avoir lieu plus précocement, c'est-à-dire, en fin d'été (septembre-octobre), au moment où la plante est à la fin de sa période de croissance. Mais à ce moment-là, la plante est encore verte et la production de biomasse est au maximum (Cosentino *et al.*, 2007). Les parties aériennes contiennent des nutriments et notamment de l'azote qui seront exportés lors de la récolte. Cette date de récolte est intéressante uniquement pour une valorisation de la lignocellulose (Karp & Shield, 2008).

1.2 Caractéristiques agronomiques et physiologiques du miscanthus

Le miscanthus est une plante pérenne, rhizomateuse en C4 qui appartient à la famille des graminées (Poaceae). Il est implanté pour une vingtaine d'années, voire 25 ans pour le *Miscanthus x giganteus*, communément appelé miscanthus géant (Zub *et al.*, 2010). *Miscanthus x giganteus* est un hybride interspécifique avec un haut potentiel de rendement en biomasse lié à sa grande taille puisqu'il peut atteindre 3 à 4 mètres de hauteur selon leur lieu de culture (figure 2). Il est cultivé majoritairement en Europe mais on le trouve également à l'état naturel en Asie (Karlen, 2014). Dans le sud-est asiatique où les climats sont chauds et humides, il peut pousser davantage.

En France, les rendements moyens oscillent entre 8,4 et 11,3 tonnes de matière sèche par hectare pour la période 2015-2021 en récolte hivernale, selon des estimations réalisées à partir de données rassemblées par l'association « France miscanthus », en excluant les surfaces en première année de culture car la première année correspond à l'installation de la culture et n'est pas récoltée (Brancourt-Hulmel, 2022). Plus largement en Europe, pour *Miscanthus x giganteus*, Clifton-Brown *et al.* (2001) ont recensé une production moyenne de 20 tonnes de matière sèche par hectare.

Même si son potentiel peut aller bien au-delà en conditions hydriques non limitantes (49 tMS/ha) (Zub *et al.*, 2010), ce potentiel n'est jamais atteint car le rendement de la culture varie selon l'âge de la plante, la gestion de la culture, le type de sol et les conditions climatiques présentes durant sa phase de croissance (Zub *et al.*, 2010).

Pendant les 20-25 ans de vie de la culture de miscanthus, la période de production de biomasse du miscanthus est scindée en deux parties. Il y a d'abord une phase d'élaboration du rendement, qui peut durer jusqu'à cinq ans, mais qui varie en fonction du climat et des densités de plantes (Lesur, 2013). Puis, une seconde phase, qui est la phase plateau où le rendement se maintient et reste constant (Clifton-Brown *et al.*, 2000, 2001b ; Christian *et al.*, 2008).

Zapater *et al.* (2017) ont montré qu'une autre espèce de miscanthus, *M. sinensis* ont des besoins en azote qui sont semblables. Pour produire 10, 15, 20 et 25 tonnes de biomasse aérienne par hectare, *Miscanthus x giganteus* tout comme *M. sinensis* ont besoin de 92, 110, 130 et 145 Kg d'azote par hectare, comparativement au maïs qui lui a besoin de 158, 187, 220, 262 Kg d'azote par hectare selon la courbe critique de dilution de l'azote définie par Zapater et al (2017). Cette étude a également révélé qu'une fertilisation azotée sur le miscanthus lors de la récolte en fin d'hiver a très peu d'effet sur le rendement en biomasse car le recyclage de l'azote au niveau des rhizomes couvre pratiquement la totalité des besoins de la plante. Lors de l'implantation du miscanthus, et ce durant les deux premières années, la fertilisation n'est pas conseillée car la culture n'en a pas besoin et c'est à cette période que le lessivage des nitrates est le plus élevé en raison du faible développement de la culture (Lesur *et al.*, 2014). Par conséquent, le fait de ne pas fertiliser, permet d'éviter l'émission de gaz à effet de serre comme le N₂O et le CO₂ durant la production ou l'apport d'engrais (Barosi *et al.*, 2014).

Une autre étude basée sur un essai de longue durée mené par l'INRAE dans la Somme, montre que les stocks de carbone sous une culture de miscanthus sans apport d'azote et récoltée en fin d'hiver (comme le plus souvent chez les agriculteurs) ont augmenté en moyenne de 0,98 t C/ha/an sur les 40 premiers centimètres du sol entre 2006 et 2019 (Ferchaud *et al.*, 2022). De plus, le miscanthus présente un bilan environnemental favorable en termes d'émission de gaz à effet de serre (Hastings *et al.*, 2008).

Un autre point positif de la culture du miscanthus est que celle-ci n'est pas très impactée par des bioagresseurs contrairement à d'autres espèces cultivées (Brancourt-Hulmel *et al.*, 2014). Quelques ravageurs ont déjà été recensés sur des espèces de miscanthus mais provoquant juste quelques dégâts car il présente une importante tolérance à ces ravageurs, comme des espèces de pucerons, mais aussi des nématodes ou encore le champignon *Fusarium* (Ameline, Projet MISC PIC 2013-2016).

C'est alors que le recours à des produits phytosanitaires reste infime. En outre, Brancourt-Hulmel *et al.* (2014) ont montré dans leur revue bibliographique que pour certains génotypes de miscanthus, la chute des feuilles sur le sol permet de restreindre la levée des adventices.

Weng *et al.*, 2022, ont montré une diminution du rendement en période de sécheresse. L'amélioration de la tolérance à la sécheresse, permettrait donc d'assurer la stabilité du rendement, ce qui est une condition préalable à une exploitation économiquement viable des terres touchées par la sécheresse pour la production de bioénergie (Ings *et al.*, 2013). La grande diversité génétique de *M. sinensis* permettrait de sélectionner les génotypes les plus performants pour améliorer la tolérance à la sécheresse de cette culture (Weng *et al.*, 2022). C'est ainsi, que cette diversité génétique chez *M. sinensis* fournit de nombreuses ressources génétiques pour améliorer la tolérance à la sécheresse de cette culture (Clifton-Brown *et al.*, 2008).

2. Utilisations et valorisation de la biomasse du miscanthus

Le miscanthus est une excellente alternative écologique et économique aux énergies fossiles car il présente un très grand potentiel de valorisation dans plusieurs filières, comme dans les biomatériaux pour la construction de bâtiments, les matériaux composites pour l'industrie automobile et la production de bioénergie à partir de la production de chaleur, d'électricité et de biocarburants de deuxième génération (Brancourt-Hulmel *et al.*, 2014 ; Arnoult & Brancourt-Hulmel, 2015).

Concernant la production de chaleur et d'électricité, l'hybride interspécifique stérile *M. x giganteus*, représente la grande majorité de production de biomasse en vue d'être transformée en combustible car il représente l'espèce la plus cultivée en Europe (Brancourt-Hulmel *et al.*, 2014). Pour la production de chauffage, il peut être utilisé sous formes de briquettes ou granulés dans une chaudière spécifique. Il présente un taux d'humidité plus faible que les plaquettes de bois et son pouvoir calorifique est supérieur à 4700 kwh/tonne contre 3300 kwh/tonne pour les plaquettes de bois (Wertz & Vanderghem, 2011).

Parmi les matériaux biosourcés pour le bâtiment, le miscanthus peut intervenir sous forme de granulats pour l'isolation thermique et acoustique, ou encore utilisé pour la construction avec du béton (Lecompte, 2022).

De plus, en France, d'autres valorisations existent, comme la litière pour chevaux, volailles, lapins ou bovins, mais aussi pour les animaux de compagnie comme les chats ou les hamsters étant donné son grand pouvoir absorbant (Brancourt-Hulmel, 2022).

Cette biomasse est également très intéressante en paillage en vue de limiter la levée des adventices dans les jardins et cela substitue à l'usage de désherbants chimiques (Gauthier & Somer, 2013). Cela permet également une protection contre le gel ou des canicules (France Miscanthus, 2020).

D'après Jones & Walsh (2001), *M. sacchariflorus* est principalement utilisé pour la production de pâte à papier en Chine, alors qu'au Japon, *M. sinensis* est principalement utilisé comme aliment pour le bétail, le compost ou encore en tant que plante ornementale dans les jardins mais aussi pour former des toits de chaume. *M. x giganteus* a également été utilisé dans l'industrie papetière (Cappelletto *et al.*, 2000).

3. Les services écosystémiques et impacts environnementaux du miscanthus

Les services écosystémiques ont été définis par Millenium Ecosystem Assessment en 2005 (Reid & Raudsepp-Hearne, 2005), comme étant des biens ou des services provenant des écosystèmes, mis à disposition pour l'homme pour en tirer profit pour son bien-être. Ils comprennent quatre volets :

- Des services d'approvisionnements, comme la nourriture, l'eau mais aussi le bois (1),
- Des services de régulations, qui influencent le climat, les flux d'eau (inondations), les maladies (régulation, biologique), les déchets, mais aussi la qualité de l'eau et de l'air (2),
- Des services culturels, qui fournissent des bénéfices esthétiques et spirituels (3),
- Et des services de soutien qui permettent la formation du sol, la photosynthèse et le cycle des nutriments (4).

Le sol agricole fournit des services écosystémiques avec 4 fonctions majeures d'après Kibblewhite *et al.*, 2008 : le cycle des nutriments (1), la transformation du carbone (2), le maintien de la structure du sol (3) et la régulation des maladies (4).

Le miscanthus est une culture qui permet une grande production de biomasse, parallèlement au fait qu'elle ne nécessite pas de travail du sol et peu ou pas d'intrants (Lewandowski & Heinz, 2003). En effet, la demande d'engrais de miscanthus, et en particulier en azote, est faible, voire inutile, comparativement aux cultures annuelles et aux autres graminées vivaces (Christian *et al.*, 1997), grâce au recyclage des nutriments et notamment de l'azote chez le miscanthus (Leroy *et al.*, 2022).

Tableau 1 : Production de services écosystémiques à partir d'un brise-vent *Miscanthus x giganteus* (Mxg) sur une ferme laitière irriguée et gérée de manière intensive (Littlejohn *et al.*, 2019)

Classes de services écosystémiques	Fonctions de l'écosystème	Services écosystémiques pouvant résulter de la présence d'abris Mxg
Fourniture	Augmentation de la biomasse des pâturages	Augmentation de l'approvisionnement alimentaire des vaches laitières
	Croissance des brise-vent	Production de biomasse utilisée pour la litière, l'alimentation animale, la production d'énergie
Régulateur	Plus d'abeilles	Augmentation de la pollinisation des cultures locales
	Evapotranspiration réduite	Améliore l'efficacité de l'utilisation de l'eau
	Augmentation du taux de minéralisation	La minéralisation libère de l'azote pour les cultures, ce qui réduit le besoin d'appliquer de l'azote supplémentaire
	Augmentation de la biomasse des vers de terre	Plus de vers de terre et de matière organique du sol et un meilleur drainage
Culturel	Amélioration de l'habitat des vertébrés et des invertébrés utiles	Populations plus élevées de reptiles endémiques offrant une valeur de conservation

Le miscanthus possède des effets favorables sur la biodiversité et la structure du sol (McCalmont *et al.*, 2017) en plus de présenter des services écosystémiques comme la capacité de stocker du carbone dans le sol (Ferchaud *et al.*, 2022). Le miscanthus assure la protection de la ressource en eau car elle peut jouer un rôle tampon par prélèvement des nitrates du sol (Lesur *et al.*, 2014), elle limite la lixiviation (Ferchaud & Mary, 2016) et elle lutte contre l'érosion (Felten *et al.*, 2013). De plus, une étude sur l'hybride stérile *M. x giganteus* a démontré que cette culture comporte de multiples services écosystémiques en tant qu'abris dans les pâturages (Littlejohn *et al.*, 2019) (tableau 1).

Le projet Biomass For the Futur a mis en évidence une analyse du cycle de vie des impacts environnementaux pour deux débouchés à base de miscanthus. Pour la production de béton, l'analyse a révélé que les impacts sont au même niveau que la production de brique, sauf l'impact vis-à-vis du climat qui est meilleur, au niveau des émissions de gaz à effet de serre (Brancourt-Hulmel, 2022). De plus, le méthane peut être produit à partir de miscanthus, et celui-ci génère des impacts similaires à ceux du gaz naturel, mais là encore l'impact vis-à-vis du climat est bien meilleur (Jury *et al.*, 2022). Lorsque le miscanthus est cultivé sur des terres qui ne révèle aucune compétition avec l'usage alimentaire, il présente des avantages écosystémiques et environnementaux associés aux débouchés à base de miscanthus (Brancourt-Hulmel, 2022).

4. Les caractéristiques génétiques du miscanthus

4.1 Diversité génétique du miscanthus

Le genre *Miscanthus* au sens large contient 20 espèces et possède une énorme variabilité génétique. Ces espèces sont essentiellement présentes en Asie, dans les régions subtropicales au subarctique (Hodkinson *et al.*, 2015a). Selon les espèces, elles peuvent pousser dans différents environnements, comme les terres agricoles, des bandes fluviales ou des zones montagneuses (Glowacka, 2011). *M. sinensis* et *M. sacchariflorus* sont adaptés aux régions tropicales et tempérées d'Asie, tandis que *M. floridulus* pousse principalement dans des zones tropicales à basse altitude (Clifton-Brown *et al.*, 2008).

Le genre *Miscanthus* au sens strict ne comprend qu'une dizaine d'espèces avec un nombre de chromosomes de base $x = 19$ ($2n = 38$) (Hodkinson *et al.*, 2015a). *M. x giganteus*, *M. sinensis*, *M. sacchariflorus* et *M. floridulus*, ont été identifiés avec ce nombre de base de chromosomes (Sun *et al.*, 2010). Au sein de ce genre, les différentes espèces de miscanthus possèdent différents niveaux de ploïdie s'échelonnant de la diploïdie jusqu'à hexaploïdie (Arnoult, 2014). Un niveau élevé d'hétérozygotie et d'auto-incompatibilité est une particularité du genre *Miscanthus* (Glowacka, 2011).

M. x giganteus, est un hybride triploïde naturel stérile (3×19 , soit $2n = 57$) qui provient d'une hybridation spontanée entre *M. sacchariflorus* tétraploïde (4×19 chromosomes) côté maternel et *M. sinensis* diploïde (2×19 chromosomes) côté paternel. Cette hybridation peut avoir lieu lorsque la période de floraison de ces deux parents est synchronisée (Tamura *et al.*, 2016). *M. x giganteus* se multiplie uniquement végétativement du fait de sa stérilité en fragmentant son rhizome (Hodkinson *et al.*, 1997).

Il serait intéressant d'implanter d'autres espèces de miscanthus et notamment dans des régions d'Europe ou d'Amérique du Nord, comme *M. sinensis* qui fleurit généralement dans des climats nord-européens (Anzoua *et al.*, 2015). En revanche, une attention particulière doit être portée sur le risque d'invasivité de cette espèce qui n'est pas stérile, et qui peut donc être propagée par graine.

M. sinensis, en plus de pouvoir pousser dans des régions où le climat est frais, présente des similitudes avec *M. x giganteus* car il peut présenter un fort potentiel de production de biomasse (Clifton-Brown *et al.*, 2001). Arnoult & Brancourt-Hulmel, 2015, ont mis en évidence un nombre élevé de tiges, ainsi qu'une hauteur importante des plantes pour différents génotypes de *M. sinensis*. Au cours de la troisième année de culture, *Miscanthus sinensis* a atteint 132 cm en moyenne et les espèces de *M. x giganteus* 231 cm. Pour le nombre de tiges, les espèces de *M. sinensis* et de *M. x giganteus* ont produit 49 et 58 tiges respectivement.

La diversité génétique naturelle de *M. sinensis* est relativement élevée par rapport à celle de *M. x giganteus* (Glowacka *et al.*, 2015). Elle est souvent plus élevée au sein d'une population qu'entre les populations, mais elle dépend également de la répartition géographique, en raison des caractéristiques pérennes et consanguines de l'espèce (Hodkinson *et al.*, 2015a). Quant à *M. sacchariflorus*, originaire comme *M. sinensis* d'Asie de l'Est, il possède des tiges hautes et épaisses (Clifton-Brown *et al.*, 2001). Cette espèce pourrait également être une source de variabilité génétique mais en raison de son rhizome rampant il présente un risque potentiel d'invasivité (Clifton-Brown *et al.*, 2008).

Pour élargir la diversité génétique, la sélection au sein de l'espèce *M. sinensis* et *sacchariflorus* peut être une solution afin d'élargir la base génétique de ces parents au profit de la descendance de *M. x giganteus* (Glowacka, 2011). Cela peut se réaliser par des croisements entre *M. sinensis* et *sacchariflorus*, ou bien en collectant des graines allotriploïdes (plante avec trois jeux de chromosomes issus de parents différents) de populations parentales sympatriques (espèces vivant dans une même aire géographique sans s'hybrider) (Glowacka *et al.*, 2015).

4.2 Variabilité génotypique de la production de biomasse de miscanthus

Au niveau génétique, les principales espèces étudiées sont *M. x giganteus*, *M. sinensis* et *M. sacchariflorus*. Arnoult & Brancourt-Hulmel, 2015, ont étudié la production de biomasse, ainsi que les caractères associés à la composition de cette biomasse et ont montré que ces caractères varient selon l'espèce, le génotype au sein de chaque espèce et le niveau de ploïdie.

Les génotypes triploïdes et tétraploïdes de *M. sacchariflorus* et *M. sinensis*, ont une production plus importante que les génotypes diploïdes (Zub *et al.*, 2011). Mais cette étude comparait des fonds génétiques différents. A l'inverse, des travaux menés sur mêmes fonds génétiques ont montré une absence d'effet du doublement chromosomique sur la production de biomasse car les effets sont opposés entre caractères (mémoire de S Volant, 2022). Zub *et al* (2011) ont mis en évidence une corrélation positive entre caractères agronomiques, à savoir entre la hauteur d'une plante, le diamètre de ses tiges et le rendement en biomasse. En raison de ces corrélations, Zub *et al* (2011), ont montré qu'à partir de la hauteur, du nombre de tiges et de la circonférence des plantes, il est possible de prédire la production de biomasse par le calcul du stand volume.

En ce qui concerne la composition de la biomasse de miscanthus, il est important de la connaître car elle va influencer sa valorisation. Cette composition varie selon les espèces de miscanthus mais contient environ 40 à 50% de cellulose, 25 à 35% d'hémicellulose et 10% de lignine (exprimée en matière sèche). *M. x giganteus* et *M. sacchariflorus* contiennent plus de cellulose et de lignine que *M. sinensis*, mais moins d'hémicellulose (Allison *et al.*, 2011). Pour réaliser une combustion du miscanthus, la biomasse doit être peu humide avec un taux faible de minéraux pour maximiser la qualité du procédé. *M. sinensis* est le mieux adapté pour ce procédé car il contient moins de potassium et de chlorite que *M. x giganteus*.

En revanche, pour une production de biocarburants, la biomasse doit contenir beaucoup de cellulose et d'hémicellulose, mais peu de lignine (Arnoult & Brancourt-Hulmel, 2015). Une meilleure adaptation aux différents débouchés visés nécessite d'améliorer les caractéristiques agronomiques et génétiques du miscanthus (de 2007 à 2016, NOVABIOM, site internet 7).

4.3 Déterminisme génétique des caractères d'intérêt du miscanthus

Sur la base de la composition génétique d'un organisme, étudier le déterminisme génétique de caractères d'intérêt consiste à prédire l'état futur de l'organisme. L'héritabilité est une estimation de la part due à la variabilité génétique dans les différences individuelles, telles qu'on peut observer dans une population (Ollivier, 1971). Le patrimoine génétique va être différent d'un individu à l'autre au sein de la population.

Tableau 2 : Héritabilités au sens large (H₂) de différents caractères d'après plusieurs références bibliographiques.

	Publications scientifiques								Raverdy <i>et al.</i> , (2022)	TOTAL Min - Max	
	Gifforf <i>et al.</i> , (2014)	Slavov <i>et al.</i> , (2013)	Clark <i>et al.</i> , (2016)	Nie <i>et al.</i> , (2016)	Slavov <i>et al.</i> , (2019)	Davey <i>et al.</i> , (2017)	Dong <i>et al.</i> , (2018)				
Nombre de lieux	1	1	1	1	1	1	1		2 (Estrées-Mons, Orléans)	-	
nombre d'années de culture	2 (distinctes)	2	1	3	3	2 (distinctes)	2		3 (moyenne des 3)	-	
Matériel génétique	Descendance	Accessions	Accessions	Accessions	Accessions	Accessions	F1 : <i>M. sinensis</i> 'November Sunset' × <i>M. sinensis</i> 'Cosmopolitan'; S.O	F1 : <i>M. sinensis</i> 'Cosmopolitan' × <i>M. sinensis</i> 'Silberturm'	Descendances	-	
Production de biomasse (Rendement)	0,34 – 0,40	-	-	0,62	0,54	-	0,53 – 0,63	0,49 – 0,52	0,46 – 0,41	0,34 – 0,63	
Caractères morphologiques (liés à la production de biomasse)											
Héritabilités de caractères d'intérêt	Hauteur totale	0,52 – 0,59	0,88	0,81	0,67	0,88	0,57 – 0,48	0,63 – 0,57	0,51 – 0,68	0,62 – 0,61	0,48 – 0,88
	Hauteur de canopée	-	0,77	-	-	0,77	0,60 – 0,64	-	-	0,50 – 0,55	0,60 – 0,77
	Nombre de tiges	0,28 – 0,51	0,51	0,33	0,74	0,51	0,62 – 0,60	-	-	0,42 – 0,49	0,28 – 0,74
	Diamètre de la tige	0,35 – 0,35	0,60	0,71	0,62	0,60	0,53 – 0,62	-	-	-	0,35 – 0,71
	Circonférence « comprise »	0,32 – 0,40	-	-	-	-	-	0,52 – 0,65	0,37 – 0,41	0,46 – 0,46	0,32 – 0,65
	Circonférence « basale »	0,51 – 0,55	-	-	-	-	-	0,61 – 0,61	0,88 – 0,55	-	0,51 – 0,88
	Caractère lié à la phénologie										
Date d'épiaison	0,80 - 0,67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,67 – 0,80
Date de floraison	-	0,89	-	-	0,89	0,74 - 0,66	0,85	0,76	-	-	0,66 - 0,89

Légende : Caractère peu à moyennement héritable (H² < 0,40)

Caractère fortement héritable (H² > 0,40)

C'est alors que le phénotype d'un individu change ou se modifie en raison de cet état génétique différent. Mais il va varier aussi sous l'effet de facteurs environnementaux.

L'héritabilité au sens large (H^2) est une mesure statistique et quantitative qui correspond au rapport entre la portion héréditaire de la variance, appelée variance génétique et la variance totale (Sene, 1968). La variance totale correspond à la somme de la variance génétique et de la variance environnementale.

Cela nous renseigne sur la probabilité qu'un caractère d'un individu soit transmis par voie génétique, et donc de connaître la part de la variabilité phénotypique d'un caractère qui est due aux différences génétiques entre les individus d'une population. Le but est de quantifier la part respective des gènes et de l'environnement dans l'élaboration d'un caractère. Cela permet de définir les possibilités d'action du sélectionneur pour pouvoir améliorer un caractère. Ce paramètre génétique est compris entre 1 et 0 : 1 correspond à un caractère complètement héritable tandis que 0 correspond à un caractère non héritable.

L'héritabilité au sens large a été définie dans plusieurs articles sur miscanthus. Un tableau récapitulatif (tableau 2) concernant les résultats des héritabilités au sens large a donc été établi. Un caractère avec une héritabilité supérieure à 0,40 est considéré comme fortement héritable. On remarque que la production de biomasse est fortement héritable (héritabilité autour de 0.5). Une étude approfondie menée par Raverdy *et al.* (2022) pendant 3 ans (2016 à 2018) sur une descendance diploïde de *M. sinensis* a montré une augmentation de l'héritabilité au sens large de la production de biomasse avec l'effet de l'âge pour chaque année, avec une héritabilité qui passe de 0.40 pour l'année 2016 à 0.48 pour 2017, puis à 0.51 pour 2018.

Outre les héritabilités, Gifford *et al.* (2014) ont mesuré des corrélations génétiques et phénotypiques entre les différents caractères étudiés. Deux variétés ornementales de *M. sinensis* (« Grosse Fontaine » et « Undine ») ont été croisées et ont donné 221 descendants. Ces descendants ainsi que les parents ont été répétés sur un essai en blocs randomisés. Un phénotypage a été réalisé sur 13 caractères agronomiques dont la hauteur de la plante, le diamètre de tige, le rendement en biomasse, la circonférence de la plante, le nombre de tiges et la date d'épiaison. Ils ont mis en avant l'augmentation de l'héritabilité des caractères entre les deux années de culture.

Concernant les corrélations phénotypiques entre caractères, Zub *et al.* (2011) ont mis en évidence les principaux caractères en lien avec la production de biomasse. :

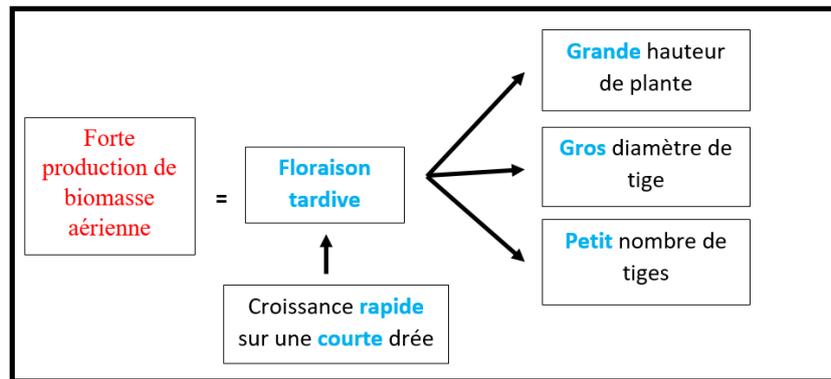


Figure 6 : Caractères agronomiques clés pour une forte production de biomasse aérienne de miscanthus dans des conditions septentrionales françaises (Zub *et al.*, 2011).

Tableau 3 : Coefficients de corrélation de Pearson (en dessous de la diagonale) et corrélations génétiques (au-dessus de la diagonale) entre différents caractères sélectionnés sur une année de culture de *Miscanthus sinensis*. Les corrélations de Pearson sont significatives avec une P-value < 0.0001 (Gifford *et al.*, 2014).

	H	DT	R	CC	CB	NT	Dep	Dem
Hauteur totale (H)	1	0,66	0,54	0,25	0,33	0,12	0,22	-0,44
Diamètre de tige (DT)	0,48	1	0,25	-0,03	0,06	-0,38	0,17	-0,05
Rendement en biomasse (R)	0,56	0,38	1	0,88	0,76	0,73	0,14	-0,54
Circonférence « compressée » (CC)	0,31	0,20	0,86	1	0,82	0,80	0,02	-0,63
Circonférence « basale » (CB)	0,37	0,15	0,68	0,67	1	0,77	-0,04	-0,77
Nombre de tiges (NT)	0,27	-0,13	0,79	0,78	0,75	1	-0,02	-0,54
Date d'épiaison (Dep)	NS	NS	-0,15	-0,18	NS	-0,16	1	0
Date d'émergence (Dem)	-0,25	-0,11	-0,31	-0,35	-0,44	-0,31	NS	1

Légende :

Corrélations significatives en rouge et en bleu

NS : non significatif

Tableau 4 : Coefficients de corrélation de Pearson entre différents caractères relatifs à la production de biomasse dans une population de *M. sinensis* (Nie *et al.*, 2016).

	H	DT	R	NT
Hauteur totale (H)	1			
Diamètre de tige (DT)	0,204*	1		
Rendement en biomasse (R)	0,392**	0,334**	1	
Nombre de tiges (NT)	-0,028	-0,185*	0,527**	1

Légende : *Corrélation significative à P < 0,05, **Corrélation significative à P < 0,01

à savoir une floraison tardive, une grande hauteur, un grand nombre de tiges et une grande section de tige (figure 6).

Dans le tableau 3, Gifford et al, (2014) ont enrichi les corrélations phénotypiques par des corrélations génétiques. Ils ont mis en évidence des corrélations génétiques positives entre le rendement et plusieurs caractères agronomiques, la hauteur de la plante, le nombre de tiges, la circonférence basale (et compressée) pour une plante donnée. Ces corrélations sont plutôt élevées et sont comprises entre 0.54 et 0.88 (Tableau 3). Des corrélations négatives sont également observées comme celle de -0.15 entre la date d'épiaison et le rendement, ou encore entre la date d'émergence et le rendement qui est de -0.31 (tableau 3). Dans ce même tableau, on constate que les corrélations génétiques de la hauteur et du diamètre de tige par rapport aux autres caractères sont plutôt basses. Les caractères qui comportent des corrélations phénotypiques importantes ont des corrélations génétiques importantes (Gifford *et al.*, 2014).

Une autre étude portant sur deux clones de *M. x giganteus*, deux clones d'hybrides générés par croisement de *M. sinensis* (2x), *M. sacchariflorus* (2x), et deux clones d'hybrides générés entre deux *M. sinensis* a montré que lors de la mise en commun de leurs observations, une bonne corrélation est établie au niveau phénotypique entre le rendement et le nombre de tiges et entre le rendement et le diamètre des tiges chez les plantes âgées de 1 an (0.78 et 0.79, respectivement), la moyenne du nombre de pousses productives par plante étant de 6.6 (Jezowski, 2008). Puis, au cours des années suivantes, des corrélations plus fortes sont observées (plus de 0.90 pour les plantes de 2 et 3 ans, avec un nombre moyen de pousses productives allant jusqu'à 9.6 et 18.6, respectivement). De plus, le rendement a également été corrélé à la hauteur de plante (0.67 au cours de la deuxième année et 0.91 pour la troisième année).

Dans l'étude de Nie *et al.* (2016) au niveau phénotypique, le rendement en biomasse est corrélé significativement et positivement avec la hauteur de la plante (0.392**), le diamètre moyen de tige (0.334**), le nombre de tiges par plante (0.527**) (tableau 4). En revanche, le nombre de tiges par plante présente une corrélation négative avec le diamètre de tige (-0.185*). Cela signifie qu'une petite plante de *M. sinensis* avec beaucoup de tiges, présentera des tiges de diamètres relativement petits.

Problématique et hypothèses de travail

L'objectif de ce stage était de mettre en lumière des éléments permettant de répondre à la problématique suivante :

La sélection de clones de *M. sinensis* représentera-t-elle une perspective d'intérêt pour l'amélioration du rendement en biomasse dans les conditions françaises et quels caractères sont héréditaires ? Nous pensons qu'il existe une possibilité d'amélioration génétique pour chacun des caractères étudiés liés à la biomasse tout en limitant les impacts environnementaux du fait du recyclage de l'azote.

L'étude réalisée dans le cadre de ce stage permet d'estimer les paramètres génétiques liés à la production de biomasse d'une population de 124 géotypes diploïdes de *M. sinensis*. La production de biomasse et ses composants seront analysés selon des effets génétiques et environnementaux sur deux années culturales d'une descendance F1 de *M. sinensis*. Ensuite, les corrélations phénotypiques et génétiques entre les différents caractères liés à la production de biomasse ainsi que de ses composants seront évaluées.

Des hypothèses ont alors été poursuivies. Nous pensons que la population étudiée peut constituer une source pour l'amélioration génétique de chacun des caractères étudiés. Ensuite, nous pensons qu'une prise en compte des effets de compétition entre les plantes permettra de corriger la précision des analyses.

Matériels et méthodes

I. Démarche générale

L'étude repose sur une descendance de 124 géotypes de *M. sinensis* diploïde étudiée selon un dispositif de blocs incomplets randomisés ainsi que leurs deux parents, *M. sinensis* Malepartus et *M. sinensis* Herman Müssel. L'objectif principal de ce travail est de déterminer les paramètres génétiques (héritabilités, variances génétiques et environnementales) de cette population sur deux années culturales (2021-2022 et 2022-2023). La première année culturale, codée « 2021 » a été récoltée en février 2022 et l'année culturale « 2022 » a été récoltée en février 2023. L'objectif secondaire est de réaliser une évaluation approfondie de la variabilité spatiale afin de réduire la part de la variabilité environnementale dans nos modèles de prédiction et de caractériser au mieux par la suite l'azote stocké et mobilisé sur une centaine de géotypes de la descendance.

Un phénotypage sur les deux années culturales étudiées dans ce travail permet d'obtenir des données relatives aux différents caractères étudiés.

Tableau 5 : Caractéristiques générales des parents de la population B issues de l'essai PEL – moyennes des 3^{ème}, 4^{ème} et 5^{ème} années (Arnoult, communication personnelle).

	MAL	HER	CV (%)
Rendement en biomasse en récolte tardive (t MS/ha)	15,6	13,9	19
Hauteur de la canopée moyenne (cm)	130	116	6
Nombre de tiges par plante	51	182	17
Diamètre de tige moyen (mm)	6,1	3,6	6

Les caractères étudiés sont relatifs à la morphologie du miscanthus (hauteur, nombre de tiges par plante et circonférence basale de la plante), à sa phénologie et à sa capacité à produire de la biomasse. Mon mémoire s'est établi à partir de ces données brutes.

Dans un premier temps, il est nécessaire de prêter une attention particulière à la validation des données pour l'ensemble des caractères mesurés, en détectant et corrigeant les valeurs aberrantes. Une fois ceci corrigé, diverses analyses spatiales entre plantes sont réalisées pour tenir compte des effets de compétition évalués à partir des plantes voisines de chaque plante du dispositif. Certains génotypes ne sont pas répétés dans tous les blocs, d'autres sont répétés une ou deux fois voire même plus dans chaque bloc. L'analyse va donc d'abord porter sur tous les génotypes présents dans tous les blocs de façon à déterminer la présence d'effets blocs. Selon l'importance de ces effets, les données de tous les génotypes pourraient être réestimées pour ôter les effets dus aux blocs et placer ainsi les génotypes sur un pied d'égalité, y compris ceux qui ne sont pas répétés sur tous les blocs. En outre, certains génotypes sont présents et répétés plusieurs fois au sein des blocs. L'analyse de ces génotypes va donc permettre de déterminer la présence d'un effet « répétition » au sein des blocs, plus couramment appelée la variabilité intra bloc. Enfin, nous testerons l'existence d'un potentiel effet année, ce qui permettra d'étudier l'évolution et la stabilité de la production de biomasse.

Tous ces effets seront testés à l'aide des modèles statistiques et de fonctions statistiques disponibles selon plusieurs packages du logiciel R. Les données ont ensuite été estimées selon les prédictions de ces modèles pour les analyses génétiques ultérieures.

Enfin, des paramètres génétiques (héritabilités et variances), ainsi que des corrélations (phénotypiques et génétiques) ont ensuite été estimés à partir de l'ensemble des données des caractères étudiés. Diverses fonctions du logiciel R ont été mises à profit.

II. Présentation du dispositif et des conditions expérimentales

1. Le dispositif expérimental

L'étude est réalisée sur une descendance de 124 génotypes de *Miscanthus sinensis* diploïde. Les deux parents, *M. sinensis* Malepartus (MAL) et *M. sinensis* Herman Müssel (HER), sont deux variétés de l'espèce *M. sinensis* qui présentent un nombre de tiges contrasté. Malepartus enregistre en moyenne 51 tiges par plante dans le dispositif PEL tandis que Herman Müssel, en a enregistré 182 (moyenne sur les années 3 à 5, Arnoult & Brancourt-Hulmel, 2015) (Tableau 5). C'est sur la base de ce nombre de tiges contrasté que ces deux parents ont été choisis. Ces parents ont été utilisés indifféremment en tant que géniteurs mâle et femelle.

Figure 7 : Plan du dispositif

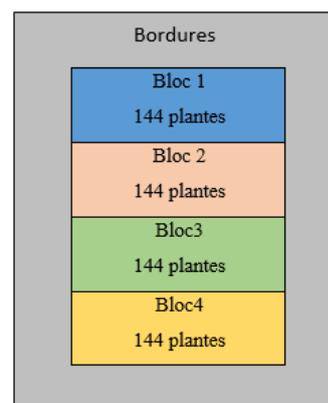


Figure 8 : Schéma représentant le nombre total de génotypes présents sur le dispositif ainsi que ceux qui sont répétés sur tous les blocs. Parmi les 64 génotypes répétés sur tous les blocs, les génotypes sont répétés de 4 à 8 fois sur le dispositif (donc répétés 1 à 2 fois dans chacun des 4 blocs) et pour 16 génotypes, ils sont répétés de 8 à 12 fois sur le dispositif (donc répétés au moins 2 fois par bloc). Les 44 génotypes restants sont présents 1 à 3 fois dans l'essai.

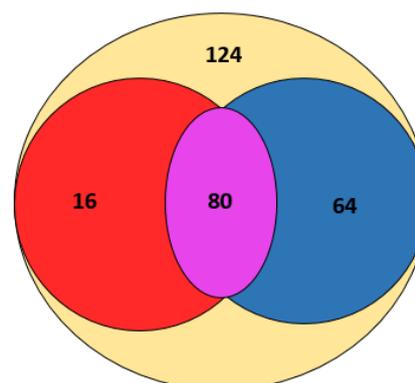


Tableau 6 : Conditions météorologiques moyennes sur la Picardie pour les années culturales du miscanthus étudiées (Précipitation moyenne = Pm) (Site internet 8)

	Pm par/j (mm) en 2021	T°C moyenne 2021	Pm par/j (mm) en 2022	T°C moyenne 2022
janvier	6	4	1	6
février	3	6	1	8
mars	2	8	1	10
avril	2	8	1	10
mai	4	12	1	15
juin	6	18	1	19
juillet	4	18	1	22
août	2	18	1	23
septembre	1	18	1	17
octobre	1	13	1	17
novembre	1	9	1	11
décembre	1	8	1	5

Ils ont été multipliés par voie végétative classique selon une implantation au champ sur le site d'INRAE d'Orléans (unité expérimentale GBFor) pendant trois ans. Le rhizome de chaque génotype est alors devenu suffisamment gros pour être subdivisé et replanté. La grosseur du rhizome de départ étant variable entre génotypes, le nombre de morceaux a été variable entre génotypes. Ceci explique que tous les génotypes n'ont pas été répétés le même nombre de fois. La population est appelée « SiB », ce qui signifie « *Sinensis – Population B* ». Cette même abréviation est utilisée pour coder les génotypes, suivie par un numéro d'ordre.

Les 124 génotypes ont été implantés en 2018 sur le site expérimental d'Estrées-Mons (INRAE GCIE Picardie), sur un sol de limon profond. Pour limiter les effets de compétition dans ce dispositif en plantes individuelles, la densité de plantation a été limitée à une plante par mètre carré. Les inter-rangs sont de 1 mètre dans chacun des blocs ainsi que les espaces entre plantes sur le rang. De plus, aucun apport d'engrais a eu lieu, et un désherbage manuel a été réalisé quand c'est nécessaire.

Les plantes sont disposées dans 4 blocs incomplets randomisés. Chaque bloc comprend 11 rangs de 67 plantes (figure 7). Les 4 blocs sont disposés à la suite et une ligne de plantes de bordure a été implantée avec la variété Malepartus autour de l'essai afin d'assurer un effet de concurrence égal entre toutes les plantes au sein du dispositif. Les plantes de bordure sont phénotypées au même titre que les individus de la descendance pour l'évaluation des effets de compétition. Quarante-vingt génotypes sont répétés sur les quatre blocs parmi lesquels 64 sont présents 1 fois tandis que 16 sont présents 2 fois. Les 44 autres génotypes restants sont présents dans 1, 2 ou 3 blocs (figure 8). En moyenne, les génotypes sont répétés 2.88 fois sur tout l'essai.

2. Conditions expérimentales

Les données climatiques du tableau 6, recueillies sur le site météo France ont montré que l'année 2021 a été plus propice au bon développement des plantes par rapport à l'année 2022. Cette dernière a présenté moins de précipitations et des températures plus élevées.

III. Phénotypage des caractères

Le phénotypage constitue la base de travail car il permet de collecter des données sur les individus testés pour tous les différents caractères étudiés. Il est relatif à la production de biomasse aérienne (notée biomasse par la suite) et la phénologie et se réalise sur plusieurs années afin de suivre l'évolution de cette production, et l'impact de l'environnement et du climat. Pour un phénotypage précis, un protocole expérimental a été rédigé par l'équipe technique de l'unité expérimentale, les doctorants successifs et chercheurs de l'unité de recherche.

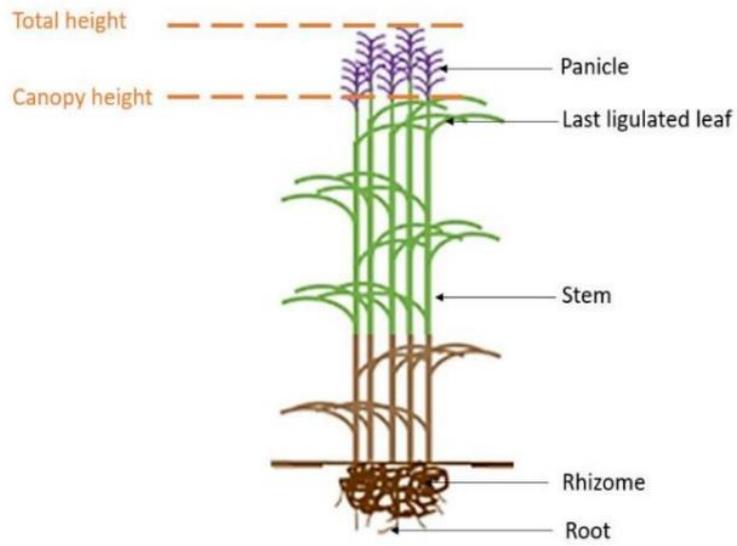


Figure 9 :
d'une
miscanthus (Leroy, 2021).

Schéma
plante de

La récolte manuelle a eu lieu au mois de février. Pour cela, chaque plante a été attachée en bouquet (ou fagot) à l'aide d'une ficelle puis coupée au taille-haie à 7 cm du sol. En laboratoire, chaque plante a été pesée pour obtenir le poids frais, puis la circonférence de la plante est mesurée à 7 cm et 50 cm de la base de la plante avec une sangle (pour le serrage) et un mètre ruban (pour mesurer) et le nombre de tiges par plante est compté.

Plusieurs tiges sont prélevées pour chaque individu et sont ensuite grossièrement réduites en morceaux avec un broyeur afin de récupérer un sous-échantillon représentatif de la plante entière (en moyenne 1 kg à 1.5 kg de poids frais). Les poids frais de ces sous-échantillons sont pesés, puis ils sont déposés dans une étuve pendant 4 jours à 65°C, puis repesés afin d'obtenir leur poids sec et déterminer le taux de matière sèche à appliquer aux pesées plante entière fraîche pour en déduire la production de biomasse. Pour finir, les sous-échantillons sont broyés finement afin d'obtenir une poudre composée de particules fines qui servira pour déterminer la quantité d'azote présente pour de futures analyses.

Durant l'automne, la hauteur de la canopée et la hauteur maximale de la plante ont été phénotypées à l'aide d'une tige de mesure, en partant du sol jusqu'à la hauteur de la plante. La canopée représente la partie de la plante où la lumière a été interceptée par les feuilles (figure 9). La hauteur maximale intègre la panicule contrairement à la hauteur de canopée.

IV. Méthodes d'analyse utilisées

Afin de traiter et analyser les données, le logiciel R est utilisé, c'est un outil informatique permettant de réaliser des traitements de données, des analyses statistiques et des représentations graphiques (Ihaka & Gentleman, 1996). Les scripts vont faire appel à différents packages. Tous les scripts utilisés pour la validation des données, l'analyse spatiale et l'analyse génétique de la population SiB ont été développés par M. Brancourt-Hulmel.

V. Analyse exploratoire du dispositif

1. Identification des données aberrantes

Pour visualiser la distribution des données, des boxplots sur le logiciel R ont été réalisés sur plusieurs composantes du dispositif (par génotype, par bloc), et cela, pour chaque caractère étudié (production de biomasse, nombre de tiges, circonférence, hauteur, etc). Ceci permet de repérer les données extrêmes de chaque caractère et de les identifier.

Génotype	PU	Biomasse
SiB003	78	1506,02
SiB003	239	1534,14
SiB003	263	2523,17
SiB003	333	852,18
SiB003	359	1208,31

Figure 10 : Production de biomasse pour chaque plante du génotype SiB003

Valeur extrême

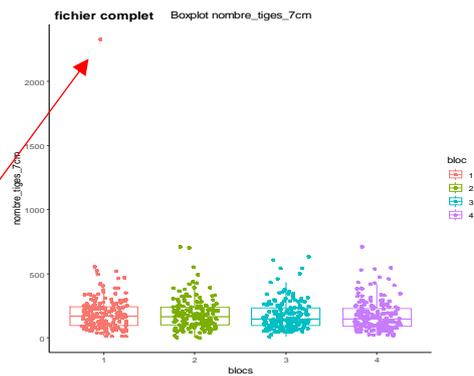


Figure 11 : Répartition du nombre de tiges de chaque plante par bloc

```
# NOMBRE DE TIGES (nombre_tiges_7cm)
# Representation graphique
x11()
P1 <- ggplot(SiB_2022, aes( x=bloc,y=nombre_tiges_7cm, fill=bloc, colour=bloc)) +
  geom_jitter(width=0.25)+
  geom_boxplot(alpha=0.5, outlier.shape = NA)+
  xlab(label = "blocs") +
  ylab(label = "nombre_tiges_7cm") +
  theme(axis.text.x = element_text(angle=30, hjust=1, vjust=1))+
  theme(legend.position="none")+
  theme_classic()+
  ggtitle("Boxplot nombre_tiges_7cm")+
  theme(plot.title = element_text(hjust = 0.5))
plot_grid(P1, labels=c("fichier complet"), ncol = 1, nrow = 1)
# Diagnostic genotypes atypiques nombre de tiges (nombre_tiges_7cm) :
outlier_val <- boxplot.stats(SiB_2022$nombre_tiges_7cm)$out # donne les valeurs extremes au dela des moustache
outlier_val
outlier_idx <- which(SiB_2022$nombre_tiges_7cm %in% c(outlier_val)) # donne les numeros de lignes
SiB_2022[outlier_idx,]$code_GEN # donne les codes des genotypes associes
# Recupere l'information de tous les genotypes pour lesquels des valeurs aberrantes sont observees
SiB_2022_out <- filter(SiB_2022, code_GEN %in% c("SiB015", "SiB132", "SiB075", "SiB078", "HER", "HER", "SiB164", "SiB043", "SiB132", "SiB078", "SiB074", "SiB043",
"HER", "SiB132", "HER", "SiB132", "SiB074", "SiB029", "HER", "SiB078", "SiB096", "SiB132", "SiB078"))
SiB_2022_out <- arrange (SiB_2022_out, code_GEN) # trie par genotype
write.csv2(SiB_2022_out, "SiB_2022_genos_atypiques_nombre_tiges_7cm.csv") # visualiser ce tableau excel pour reperer les donnees vraiment aberrantes
```

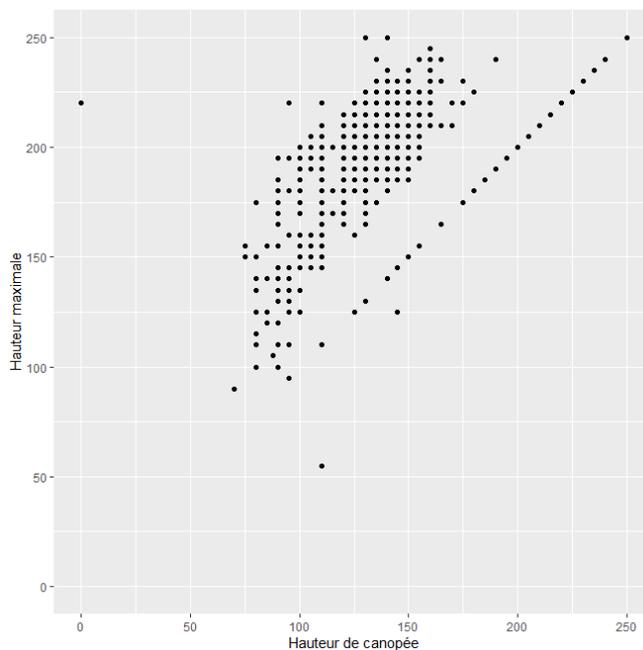
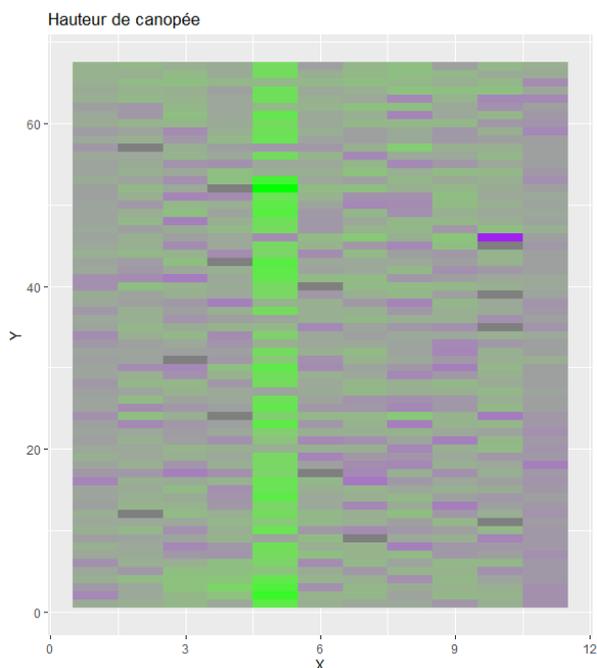


Figure 13 : Détection de valeurs aberrantes pour la hauteur de canopée par positionnement des données selon le plan de l'essai (à gauche) et représentation graphique de cette hauteur avec la hauteur maximale.

Les valeurs extrêmes du boxplot, également appelées outliers, correspondent à des valeurs supérieures ou inférieures à 1.5 fois l'intervalle interquartile. Il s'agit ensuite de s'assurer que les valeurs sont normalement extrêmes ou pas. Pour cela, toutes les données d'un génotype concerné par un outlier vont être extraites à l'aide d'un script R. Celle-ci est soit validée (valeur proche des valeurs des autres plantes du même génotype, bien qu'extrême), soit corrigée (détection d'une erreur de frappe, de tare par exemple). Cette donnée peut être supprimée et devient une valeur manquante (NA), par exemple si c'est une valeur extrême qui n'est pas possible, ou bien une valeur qui est trop différente des autres valeurs du même génotype.

Ce cas de figure est illustré en figure 11, une valeur extrême est détectée et correspond à une plante possédant 2326 tiges dans le bloc 1, ce qui est une valeur aberrante. Cette donnée qui est extrême et qui n'est comparable aux autres plantes du même génotype est supprimée et devient une valeur manquante. Dans un autre cas d'exemple (figure 10), il a été constaté pour génotype SiB003, que pour la parcelle unitaire PU 333, la valeur de la production de biomasse est plus faible que les autres valeurs du même génotype. En revanche, nous avons gardé cette valeur dans les analyses car cette plante présente également des données plus faibles pour les autres caractères. Cela est dû à la variabilité au sein d'un même génotype.

Le même principe est appliqué pour tous les caractères étudiés (script, figure 12). Cette comparaison avec les autres valeurs du génotype est très utile car elle permet de voir que dans certains cas, toutes les valeurs du génotype sont extrêmes et pas seulement la valeur repérée par le boxplot.

Pour finir, un autre exemple a permis de détecter une erreur par positionnement des données selon le plan de l'essai. Sur ce plan, l'un des onze rangs apparaît avec des hauteurs de plantes beaucoup plus élevées que pour le reste des rangs (en vert sur la figure 13 à gauche). Une représentation graphique de cette hauteur de canopée avec la hauteur maximale (figure 13 à droite) a permis en outre de constater que plusieurs plantes sont positionnées sur la diagonale : leur hauteur de canopée est équivalente à la hauteur maximale, ce qui pourrait se produire pour une ou deux plantes mais inattendu en si grand nombre. On s'est finalement rendu compte d'une erreur de transfert de fichiers entre les deux hauteurs lors d'un transfert qui s'était réalisé rang par rang.

2. Analyses annuelles

2.1. Analyse spatiale

Cette partie d'analyse va se réaliser à partir d'un jeu de données dit équilibré, c'est-à-dire un jeu de données où les génotypes sont présents sur tous les blocs, à savoir 80 génotypes. Cela va nous permettre de mettre en évidence un éventuel effet bloc et une éventuelle variabilité au

sein du bloc. Les analyses seront réalisées avec des modèles à effets fixes pour ces différents facteurs. En outre, le dispositif repose sur des plantes individuelles qui peuvent être soumises à des effets de compétition, ce qui peut nuire à la précision des résultats. Nous allons donc étudier l'effet spatial et voir dans quelle mesure la prise en compte de cet effet permet de gagner en précision. Notons que nous avons dû procéder ainsi car aucune fonction sous R n'a été capable de prendre en compte les données manquantes qui concernent les génotypes qui ne sont pas répétés dans chacun des blocs. Une fois le meilleur modèle déterminé à partir de ce jeu de données équilibré, nous l'appliquerons à l'ensemble des génotypes de la population pour réaliser les analyses génétiques ultérieures.

2.1.1. Modèle sans effet spatial

- Mise en évidence d'effet bloc et d'effet de répétition sur un essai
 - Mise en évidence de différence entre les blocs

Le dispositif expérimental est organisé en 4 blocs randomisés incomplets. Certains génotypes sont répétés dans chacun des blocs. Pour un caractère étudié, les différences que peut avoir deux individus dans les différents blocs, peut être due à une différence de fertilité entre les blocs ou à leur patrimoine génétique différents. Le modèle statistique va donc inclure un effet bloc pour tester cette différence entre les blocs et un effet génotype pour tester la différence entre les génotypes (modèle 1).

Modèle 1 :

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \varepsilon_{ij}$$

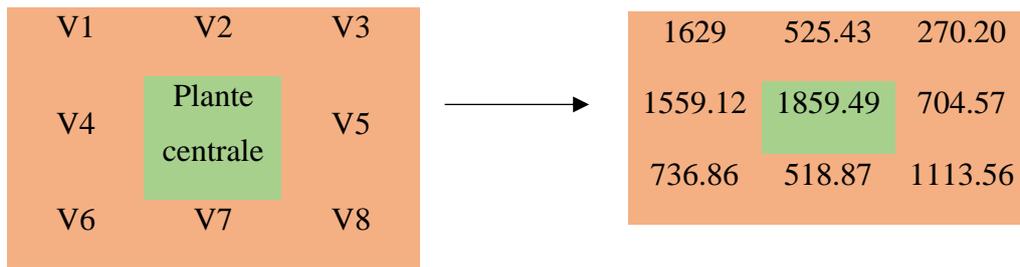
Y_{ij} est la variable correspondant au caractère étudié (exemple de la « biomasse ») pour le génotype i dans le bloc j , μ est la moyenne de la population pour le caractère en question, α_i est l'effet du génotype i , β_j est l'effet du bloc j et ε_{ij} correspond à l'erreur résiduelle. L'indice i varie de 1 à 80 génotypes tandis que l'indice j varie de 1 à 4 blocs. Pour réaliser la table d'analyse de variance correspondant au modèle et tester les différents effets, la fonction aov du package « agricolae » va être utilisée. Un test de comparaison multiple de moyennes Student-Newman-Keuls (SNK) est réalisé afin de procéder à une comparaison multiple des moyennes pour identifier celles qui sont significativement différentes les unes des autres.

- Mise en évidence de différence au sein des blocs

Dans le dispositif expérimental, certains génotypes sont répétés plus d'une fois dans chaque bloc de façon à tester l'homogénéité au sein d'un bloc. Un terme d'interaction génotype x bloc est alors introduit dans le modèle (modèle 2).

Modèle 2 :

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha\beta_{ij} + \varepsilon'_{ij}$$



$\frac{1629 + 525.49 + 270.20 + 1559.12 + 704.57 + 736.86 + 518.87 + 1113.56}{8}$ <p>Performance moyenne du voisinage = 882.26 g</p>
--

Figure 14 : Position des 8 plantes voisines (V1 à V8) de la plante centrale et exemple de calcul.

Les premiers termes du modèle 2 sont identiques à ceux du modèle 1 à l'exception de $\alpha\beta_{ij}$ qui correspond à l'interaction entre le génotype i et le bloc j . On s'attend à ce que cette interaction soit non significative. On remarquera au passage que la résiduelle est différente de la précédente, donc notée ε'_{ij} .

2.1.2. Mise en évidence d'effet spatial

- Effet de compétition avec les 8 plantes voisines

Dans le dispositif expérimental, il est important de considérer que chaque plante de la population peut potentiellement être en concurrence avec ses plantes voisines. Cela concerne donc plusieurs paramètres, comme les ressources en eau, en nutriments mais aussi pour la lumière. Il est donc important d'en avoir une estimation afin d'améliorer la précision des résultats. Zub *et al.*, 2012 ont déterminé le meilleur indice de compétition pour la quantifier.

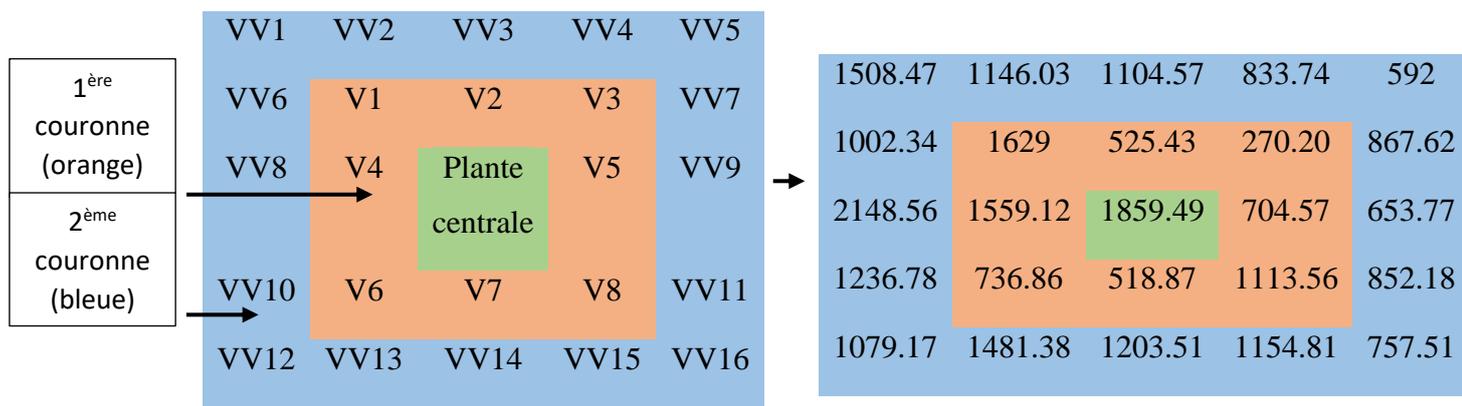
Pour chaque génotype qui est entouré d'une première couronne de 8 voisines puis d'une deuxième couronne de 16 voisines, nous allons calculer les moyennes des huit voisines (figure 14). Ces variables vont être ajoutées aux termes du modèle 1 afin de tester l'effet de compétition dues aux voisines de première couronne (notée Cov1 dans le modèle 3) et de deuxième couronne (notée Cov2 dans le modèle 4).

- Modèle spatial avec introduction de covariable de voisinage

Modèle 3 :

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + Cov1 + \rho'_{ij} \times Cov1_{ij} + \varepsilon''_{ij}$$

Aux termes du modèle 1, on ajoute un nouveau terme associé à l'effet de la covariable correspondant aux 8 voisines de la première couronne. Cov1 correspond à la moyenne de la biomasse des 8 plantes voisines est va varier en même temps que la variable étudiée (d'où le nom de covariable) tandis que ρ' est la pente estimée pour chaque génotype (l'indice est identique à celui de l'effet génotype, c'est-à-dire « i »). On remarquera que l'indice pour la covariable est « ij » : la moyenne des voisines est en effet calculée pour chaque génotype dans chaque bloc. La pente peut être négative lorsque le génotype est affecté par ses voisines, nulle lorsque les voisines sont sans effet, voir même positive quand le milieu a été bénéfique pour tout le monde. A cela s'ajoute aussi l'effet moyen de la covariable qui permet de définir une pente moyenne commune à tous les génotypes. Cet effet est noté Cov1 dans le modèle. La résiduelle, notée ε''_{ij} , devrait être plus petite que la précédente car $\varepsilon''_{ij} = Cov1 + \rho'_{ij} \times Cov1_{ij} + \varepsilon''_{ij}$. Dans le cas où un effet de compétition est mis en évidence, cette relation permet de comprendre que la prise en compte de la covariable de compétition va induire une meilleure précision des résultats.



$$\frac{1508.47 + 1146.03 + 1104.57 + 833.74 + 592 + 1002.34 + 867.62 + 2148.56 + 653.77 + 1236.78 + 852.18 + 1079.17 + 1481.38 + 1203.51 + 1154.81 + 757.51}{16}$$

Performance moyenne des 16 voisines = **1101.40 g**

Figure 15 : Position des 16 plantes voisines de la deuxième couronne (VV1 à VV16) de la plante centrale et exemple de calcul.

Modèle 4 :

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \text{Cov1} + \rho'_i \times \text{Cov1}_{ij} + \text{Cov2} + \rho''_i \times \text{Cov2}_{ij} + \varepsilon'''_{ij}$$

Au modèle 3 précédent, on ajoute l'effet associé aux voisines de deuxième couronne *via* la covariable notée Cov2. Comme précédemment, on définit une pente moyenne associée à la covariable (notée Cov2) et une pente ρ'' définie pour chacun des génotypes (figure 15). Du fait de l'ajout de cette deuxième covariable, on s'attend à ce que la résiduelle du modèle 4 soit inférieure à celle du modèle 3.

Pour connaître le gain de précision spécifiquement apporté par l'ajout de la deuxième covariable Cov2, nous avons testé un modèle analogue au modèle 3, à ceci près que la covariable Cov1 est remplacée par Cov2. Ce modèle ne sera pas présenté car il revêt un intérêt moindre. En effet, tester l'effet de la deuxième couronne de voisines n'a de sens que si on l'accompagne de l'effet de la première.

3. Analyse des deux années

- Estimation de l'effet année

L'introduction de l'effet année dans le modèle permet d'appréhender la stabilité des différents caractères associés à la production de biomasse aérienne entre les années de culture.

Modèle 5 :

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_k + \alpha\gamma_{ik} + \beta\gamma_{jk} + \alpha\beta\gamma_{ijk} + \rho'_i \times \text{Cov1}_{ijk} + \text{Cov2} + \rho''_i \times \text{Cov2}_{ijk} + \varepsilon''''_{ijk}$$

Ce modèle 5 est identique au précédent pour les premiers termes. Il s'en différencie par un nouvel indice k associé à l'année (l'indice varie de 1 à 2 années) et l'ajout d'un facteur année : ce facteur année intervient soit γ_k seul, ce qui permet de définir l'effet principal année, soit en interaction avec les autres facteurs du modèle, à savoir le génotype et le bloc. L'interaction peut être double (génotype x année $\alpha\gamma_{ik}$, ou bloc x année $\beta\gamma_{jk}$) ou triple (génotype x bloc x année $\alpha\beta\gamma_{ijk}$). Les covariables sont alors définies non seulement pour chacun des génotypes et chacun des blocs mais également chacune des années, d'où l'indice ijk pour les covariables. Comme pour les modèles précédents, on définit une pente commune à l'ensemble des génotypes ou bien des pentes par génotype avec autant de pentes i (soient 80) que de génotypes.

VI. Détermination des paramètres génétiques pour les caractères de production de biomasse

L'estimation de ces paramètres génétiques permet de juger si une amélioration pour chacun des caractères étudiés est possible. On va s'appuyer pour cela sur l'analyse de l'ensemble de la population.

Contrairement aux analyses précédentes où les termes du modèle étaient fixes, nous allons maintenant considérer des modèles linéaires mixtes avec des termes aléatoires de façon à estimer les composantes de la variance et les héritabilités associées aux différents caractères étudiés. Les modèles seront testés avec la fonction lmer du package lmerTest de R puis cette fonction associée à la fonction VarCorr du package lme4 va permettre d'estimer les composantes de la variance.

1. Calcul des héritabilités au sens large

L'héritabilité est une mesure statistique et quantitative permettant de quantifier la part respective des gènes et de l'environnement dans l'élaboration d'un caractère donné. Cette mesure représente la proportion du génotype dans le phénotype d'une population à un moment donné. Dans ce travail, l'héritabilité au sens large (H^2_{sl}) a été calculée pour chaque caractère étudié, celle-ci est établie en divisant la variance génétique d'une population par la somme de la variance génétique et de la variance environnementale.

$$H^2 = VA_G / VA_P = VA_G / (VA_G + VA_E)$$

avec VA la variance, P la valeur phénotypique, G la valeur génotypique et E la valeur environnementale. Ces estimations de variances proviennent des modèles linéaires mixtes évalués. La variance environnementale englobe la variance correspondant aux effets blocs, aux effets spatiaux et à la résiduelle. On considèrera qu'un caractère avec une valeur d'héritabilité $H^2 < 0.4$ sera peu à moyennement héritable et fortement héritable si cette valeur de H^2 est supérieur à 0.4. Les estimations de ces variances proviennent des modèles linéaires mixtes évalués.

L'héritabilité définie au niveau d'un essai (H^2_{pi}) a également été évaluée. La variance environnementale est divisée par le niveau moyen de répétition des génotypes au sein l'essai (J) qui correspond à 2.88. C'est ainsi que cette héritabilité sera supérieure à H^2_{sl} .

$$H^2 = VA_G / (VA_G + VA_E / J)$$

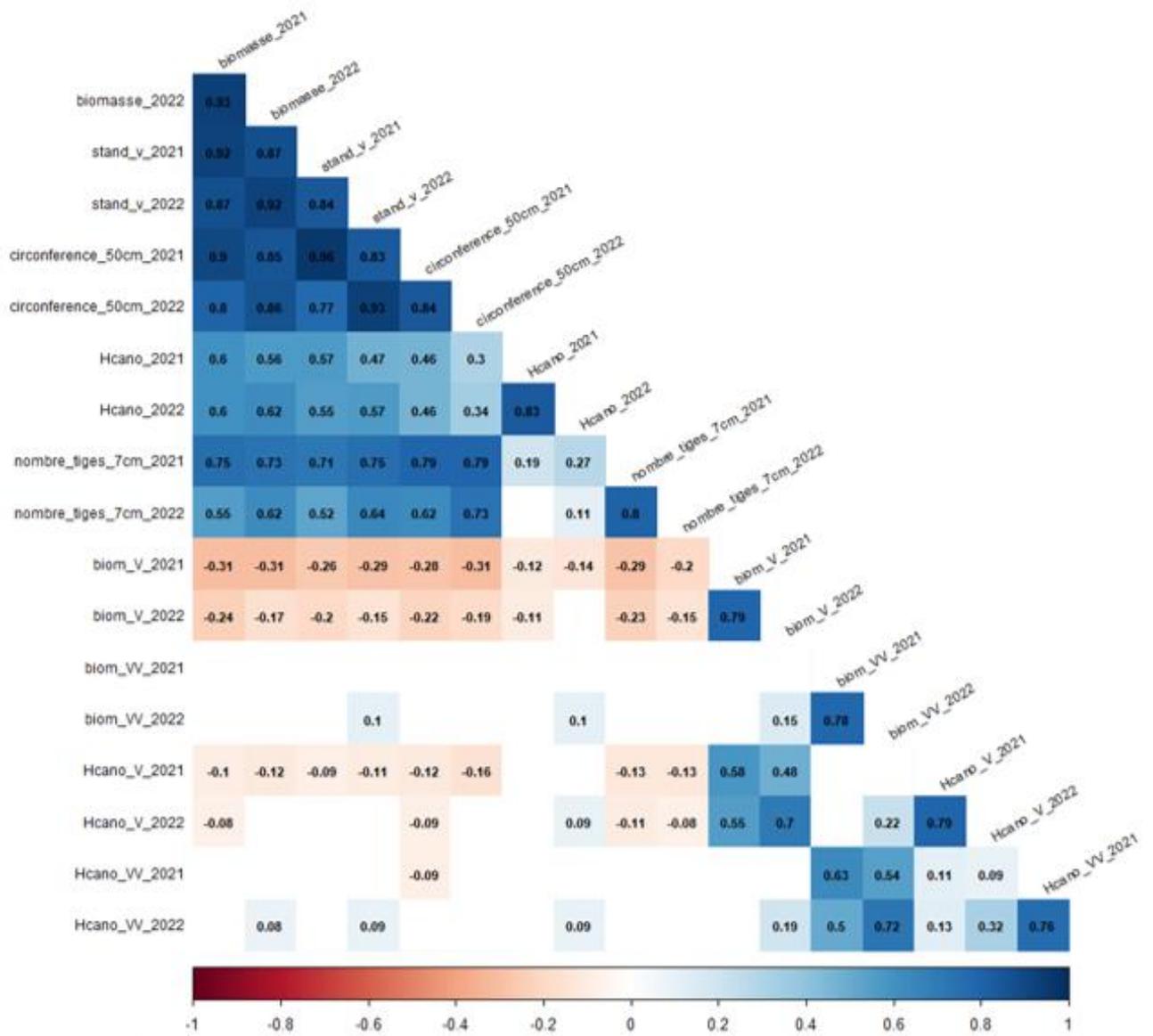


Figure 16 : Matrice de corrélation de Spearman 2021 2022 pour les caractères étudiés. Les corrélations positives sont en bleu et les négatives en rouges avec une nuance de couleurs, plus c'est foncé, plus c'est proche de 1 ou de -1. Toutes les corrélations sont significatives au seuil de 5%. Les cases vides représentent les corrélations qui ne sont pas significatives.

2. Corrélations phénotypiques et génétiques entre caractères

Des corrélations phénotypiques (coefficients de corrélations de Pearson) ont été calculées pour plusieurs caractères étudiés dans la population comme le rendement en biomasse, les hauteurs, la circonférence, le nombre de tiges. Ces corrélations s'effectuent sur les valeurs initiales sans modélisation.

Des corrélations génétiques ont également été calculées, selon la méthode d'Howe *et al.*, 2000 et Slavov *et al.*, 2013. Elles s'appuient sur les valeurs estimées par le modèle statistique retenu. Nous avons utilisé la fonction « fitted » du package « lmerTest » à la suite de la fonction « lmer ». Ces estimations correspondent aux valeurs génétiques associées aux différentes variables et des corrélations sont ensuite calculées comme pour les valeurs phénotypiques.

Résultats

1. Analyses préliminaires

1.1. Variables prédictrices de la production de biomasse

La matrice de corrélations présentée en figure 16 montre une forte corrélation entre la production de biomasse et la circonférence de la plante, avec un coefficient de 0.9 pour l'année 2021 et 0.86 pour l'année 2022. On peut également noter que la production de biomasse aérienne par plante est bien corrélée à la hauteur de canopée : 0.60 pour l'année 2021 et 0.61 pour l'année 2022. De plus, le nombre de tiges est aussi bien corrélée à la production de biomasse (0.75 pour l'année 2022, et 0.62 pour l'année 2021). Enfin, le stand volume, qui correspond au volume occupé par une plante et qui est déterminé à partir de la hauteur de canopée, du nombre de tiges par plante et de la circonférence de la plante, et qui est un très bon prédicteur de la production de biomasse (Zub *et al.*, 2011), est corrélé à 0.92 pour les deux années culturales.

Enfin, la matrice reflète une très forte corrélation entre les deux années, avec un coefficient de corrélation entre années de 0.93 pour la production de biomasse et de 0.84 pour la circonférence de la plante, la hauteur de canopée ainsi que le stand volume (figure 16).

1.2. Analyses des variables année par année

Les analyses année par année ont été réalisées seulement sur les génotypes qui sont répétés dans tous les blocs pour obtenir un modèle équilibré car aucune fonction sous R n'a été capable de prendre en compte les données manquantes qui concernent les génotypes qui ne sont pas répétés dans chacun des blocs.

Tableau 7 : Tableau ANOVA pour la biomasse, la circonférence à 50 cm (C50), le nombre de tiges (NBT), la hauteur canopée (Hcano) selon le modèle 1 pour les années culturales 2021 et 2022 avec un seuil de significativité $\alpha = 5\%$ (*), NS = non significatif.

Année culturale 2021													
	Biomasse				C50			NBT			Hcano		
	df	F value	Pr(>F)	Sign	F value	Pr(>F)	Sign	F value	Pr(>F)	Sign	F value	Pr(>F)	Sign
bloc	3	1.51	0.21187646	NS	5.75	0.0007357	*	1.44	0.23201296	NS	5.68	0.00081134	*
génotype	79	5.09	1.51E-27	*	4.16	2.91E-21	*	6.58	1.73E-37	*	20.76	4.87E-100	*
résiduelle	383												
Année de culture 2022													
bloc	3	6.14	0.00043662	*	4.16	0.0064545	*	1.63	0.18279534	NS	12	1.60E-07	*
génotype	79	6.06	2.94E-34	*	4.58	3.52E-24	*	8.11	1.17E-46	*	10.81	5.25E-60	*
résiduelle	391												

Tableau 8 : Test de comparaison multiple de moyennes Student-Newman-Keuls (SNK) de la variabilité entre les blocs pour l'année 2021 et 2022. Les données suivies d'une même lettre sont dans un même groupe.

B L O C	Biomasse	groupes	Hcano	groupes	Circonférence	Groupes	Nombre de tiges	groupes
2021								
1	1293,77	a	141,05	a	34,64	a	211,58	a
3	1238,61	a	140,12	a	33,73	a	204,66	a
4	1208,12	a	138,97	a	33,26	a	199,66	a
2	1165,86	a	136,64	b	31,13	b	194,34	a
2022								
1	1233,24	a	132,81	a	33,55	a	224,64	a
4	1185,65	ab	132,80	a	32,11	ab	221,91	a
3	1113,54	bc	129,19	a	31,31	b	212	a
2	1033,33	c	123,81	b	30,86	b	205,70	a

Dans cette partie, où les analyses sont conduites année par année, nous présentons d'abord les résultats issus de modèles sans effets spatiaux puis avec un effet spatial avec l'ajout de covariables.

NB : Pour toutes les analyses suivantes, le seuil de significativité est de $\alpha = 5\%$ (*), et NS quand ce n'est pas significatif.

i. Modèle sans effet spatial

- Test de la variabilité inter blocs

Le modèle 1 permet de regarder l'effet inter blocs pour la production de biomasse. Cet effet est non significatif pour l'année 2021, tandis qu'il est significatif pour l'année 2022 (tableau 7). Le fait que le test soit significatif signifie que la production de biomasse est différente dans les quatre blocs en 2022 et justifie l'intérêt du dispositif.

Pour les composants de la production de biomasse que sont la circonférence de la plante, le nombre de tiges par plante et la hauteur de la canopée (tableau 7), l'effet bloc existe seulement pour la hauteur et la circonférence, en 2021 comme en 2022. Cela signifie qu'il y a une différence significative de ces caractères pour un même génotype dans les différents blocs pour les deux années culturales.

Le test de comparaison multiple de moyennes SNK a permis de valider les sorties du modèle 1, en mettant en lumière quel(s) bloc(s) est différent de quel(s) autre(s) bloc(s). Les moyennes de la production de biomasse pour l'année 2021 des différents blocs appartenaient tous au même groupe de moyennes a, ce qui montre que les moyennes sont similaires et ne diffèrent pas entre les différents blocs. Ce n'était pas le cas pour l'année 2022 : en effet, le test SNK a montré que les moyennes de la production de biomasse ne sont pas toutes similaires dans les quatre blocs. En effet, les blocs 1 et 2 sont significativement différents, en revanche, les blocs 1 et 4 comportent une lettre commune : ils ne sont donc pas significativement différents (tableau 8). Il y a donc une production de biomasse qui n'est pas constante entre les blocs et entre les deux années étudiées.

Le modèle 1 avait également mis en évidence qu'il n'y avait pas de variabilité entre les blocs pour le nombre de tiges. En effet, le test SNK a montré aussi bien pour l'année 2021 et 2022, que les moyennes par bloc du nombre de tiges sont similaires car elles appartenaient au même groupe (tableau 8)

Tableau 9 : Tableau ANOVA pour la biomasse, la circonférence à 50 cm (C50), le nombre de tiges (NBT), la hauteur canopée (Hcano) selon le modèle 2 pour les années culturales 2021 et 2022 avec un seuil de significativité $\alpha = 5\%$ (*), NS = non significatif.

	Biomasse				C50			NBT			Hcano		
Année de culture 2021													
	df	F	Pr(>F)	Sign	F	Pr(>F)	Sign	F	Pr(>F)	Sign	F	Pr(>F)	Sign
bloc	3	3.2	0.02687435	*	5.44	0.00194434	*	5.66	0.00152056	*	2.42	0.0726787	NS
génotype	15	5.58	2.19E-07	*	5.16	7.46E-07	*	9	2.41E-11	*	16.8 2	4.41E-18	*
interaction bloc x génotype	45	0.72	0.87625208	NS	0.78	0.81201171	NS	0.75	0.84942233	NS	0.65	0.94050922	NS
résiduelle	73												
Année de culture 2022													
bloc	3	4.35	0.00715778	*	3.36	0.02348676	*	4.39	0.00677416	*	4.45	0.00668192	*
génotype	15	6.93	5.22E-09	*	5.1	1.07E-06	*	20.7 6	2.54E-20	*	9.69	2.28E-11	*
interaction bloc x génotype	45	0.81	0.77747113	NS	0.71	0.88531325	NS	1.06	0.40003491	NS	0.84	0.71998692	NS
résiduelle	72												

- Test de la variabilité intra bloc

L'effet intra bloc concerne uniquement les génotypes répétés dans un même bloc. Cet effet inclut une composante d'interaction entre les blocs et les génotypes qui permet de tester l'homogénéité intra bloc dans le modèle 2 (bloc x génotype). Cette composante n'est pas significative pour la production de biomasse (tableau 9). Cela démontre donc qu'il n'y a pas de variabilité intra bloc sur la production de biomasse et que les génotypes qui sont présents au moins deux fois dans un bloc se comportent de la même manière dans chacun des blocs : si un génotype répété plusieurs fois présente une forte biomasse dans un bloc, il présente une forte biomasse dans tous les blocs.

En ce qui concerne la variabilité au sein d'un même bloc pour les composants de la production de biomasse, l'interaction entre les blocs et les génotypes (bloc x génotype) n'était pas significative pour tous les caractères étudiés (tableau 9). Cela démontre qu'à l'instar de ce que nous observions pour la production de biomasse, il n'y a pas non plus de variabilité au sein d'un même bloc pour les composants de la biomasse (hauteur, circonférence et nombre de tiges).

ii. Modèle spatial avec introduction de covariable de voisinage

➤ Identification des covariables d'intérêt

Pour évaluer les effets de compétition, une covariable est ajoutée dans le modèle 1. Cette covariable permet d'accentuer la précision du modèle lors de l'analyse spatiale et de mieux appréhender les résultats en tenant compte de ces effets. Elle correspond à la moyenne de la biomasse des 8 plantes voisines de chacune des plantes de l'essai (biom_V) ou à la hauteur de ces 8 plantes voisines (Hcano_V) (figure 14 dans matériels et méthodes), correspondant à la première couronne.

La biomasse est corrélée de façon négative à la covariable biom_V en 2021, comme en 2022 avec un coefficient de corrélation respectivement de -0.31 et -0.17. Cela signifie qu'en moyenne et pour les deux années, la production de biomasse d'une plante est influencée de manière négative par les plantes voisines (figure 16).

En plus de regarder l'impact de la biomasse des plantes voisines sur la production de biomasse d'une plante, nous avons également regardé l'impact potentiel de la hauteur des 8 plantes voisines (Hcano_V) sur la production de biomasse d'une plante. Celle-ci est corrélée à -0.1 avec la production de biomasse pour l'année 2021, mais elle est non significative pour l'année 2022.

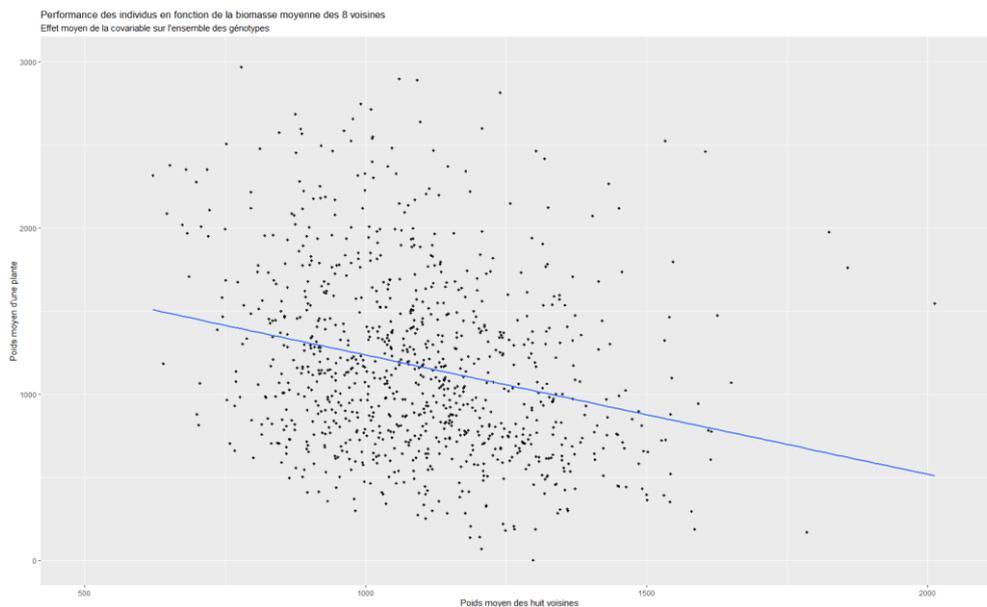


Figure 17 : Performance moyenne des individus en fonction de la biomasse moyenne des 8 voisins (regroupement des deux années).

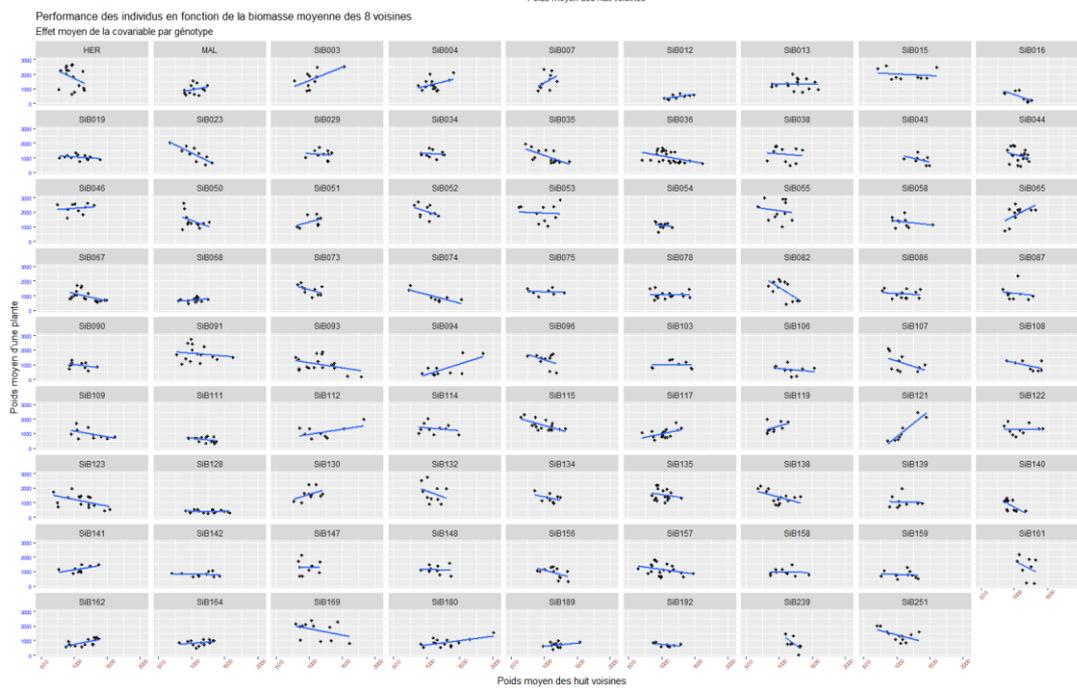
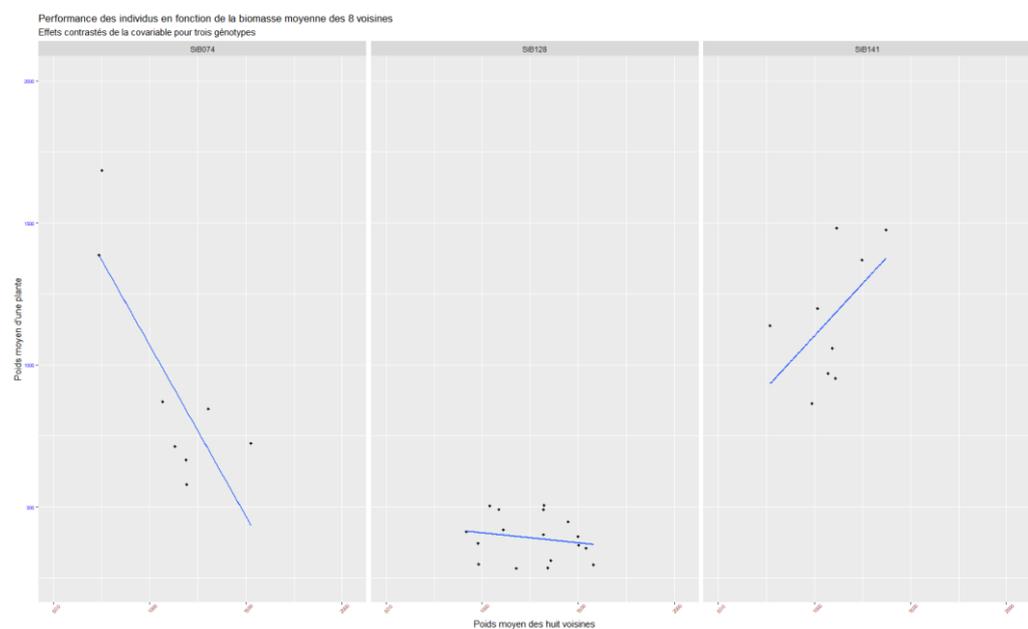


Figure 18 : Performance de chaque génotype en fonction de la biomasse moyenne des 8 voisins (regroupement des deux années).

Figure 19 : Performance (aérienne par plante) de 3 génotypes contractés en fonction de la biomasse moyenne des 8 voisins (regroupement des deux années).



C'est ainsi que la moyenne de la hauteur de canopée des 8 voisines (Hcano_V) a été incluse dans les modèles 3 et 4 en tant que covariable. Nous allons donc regarder deux covariables (biom_V et Hcano_V) sur la production de biomasse.

Néanmoins, il a été constaté que la covariable de la biomasse (biom_V) est meilleure que la covariable de la hauteur de canopée (Hcano_V) car celle-ci est mieux corrélée à la production de biomasse (figure 16). Ceci laisse penser que la compétition entre les plantes n'est pas seulement liée à la lumière (appréhendée par la hauteur de la canopée), mais qu'il y a d'autres compétition pour les ressources du milieu qui se manifestent comme l'eau et les nutriments (appréhendée par la variable biomasse).

➤ Prise en compte de la covariable biom_V comme covariable d'intérêt

La performance des individus de la population SiB pour la production de biomasse diminue quand la biomasse des huit voisines (biom_V) est prise en compte.

La figure 17 représente la performance moyenne d'un individu (sa biomasse sèche) en fonction de la biomasse moyenne de ses 8 voisines (données sur les deux années). Dans cette figure, la pente représente l'effet moyen de la covariable sur l'ensemble des individus. Cela signifie qu'il y a un effet de compétition entre les plantes et que cet effet impacte de manière générale la performance des plantes de façon négative.

Il est alors important de porter une attention particulière à chaque génotype. La figure 18 permet d'observer individuellement l'effet des plantes voisines pour chaque génotype (données sur les deux années). Nous pouvons voir que l'effet n'est pas le même selon le génotype, avec certains impactés, négativement, d'autres non impactés et même des individus impactés positivement. Cela permet donc de déterminer ceux qui sont plutôt compétiteurs et ceux qui sont désavantagés par cet effet de compétition.

La figure 19 compare trois génotypes répondant différemment à cet effet. Sur cette figure, chaque point noir représente l'ensemble des individus de ce génotype présents dans chaque bloc pour les deux années afin de maximiser le nombre de points. Le génotype SiB074 présente une pente négative, cela signifie qu'il a tendance à être défavorisé dans sa production de biomasse par son entourage avec d'autres plantes.

A l'inverse, le génotype SiB141 révèle une pente positive, celui-ci est donc avantagé et est qualifié de compétiteur. Cela pourrait signifier que certaines plantes de ce génotype sont implantées dans des zones plus favorables et qu'elles lui sont encore plus favorables qu'à ses voisines. En ce qui concerne le génotype SiB128, la droite est relativement horizontale, ce qui montre qu'il n'est ni avantagé, ni désavantagé.

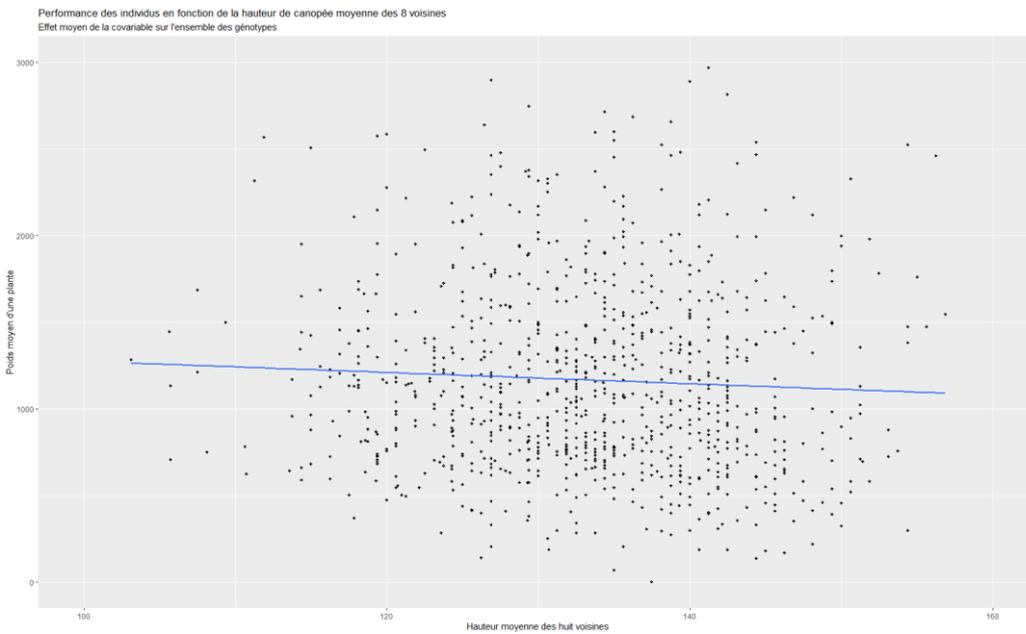


Figure 20 :
Performance moyennes des individus (aérienne par plante) en fonction de la hauteur de canopée moyenne des 8 voisines (regroupement des deux années).

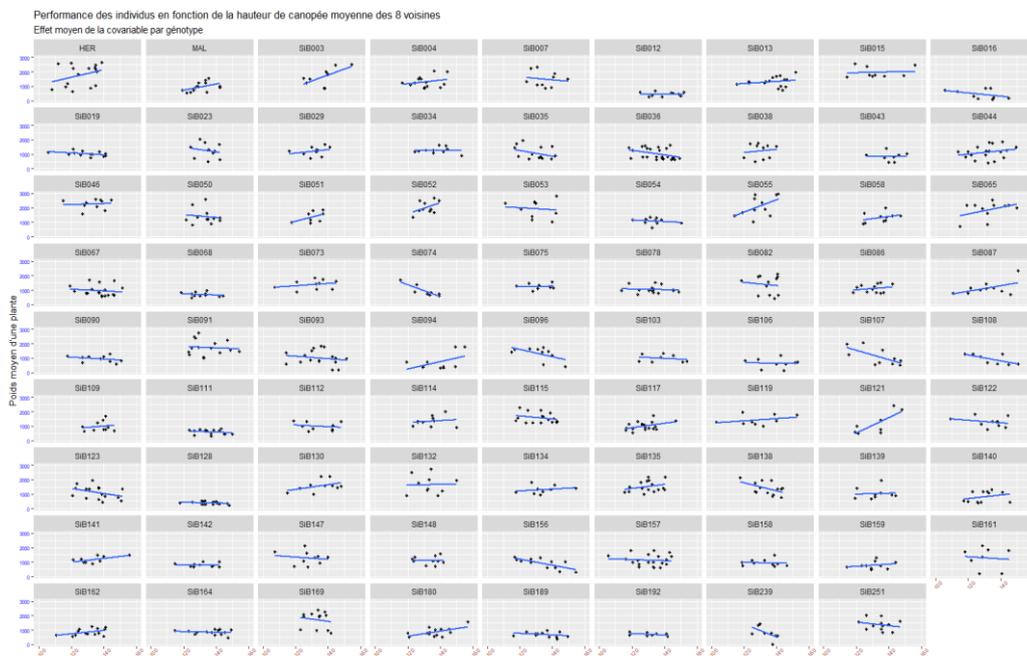


Figure 21 :
Performance de chaque génotype (aérienne par plante) en fonction de la hauteur de canopée moyenne des 8 voisines (regroupement des deux années).

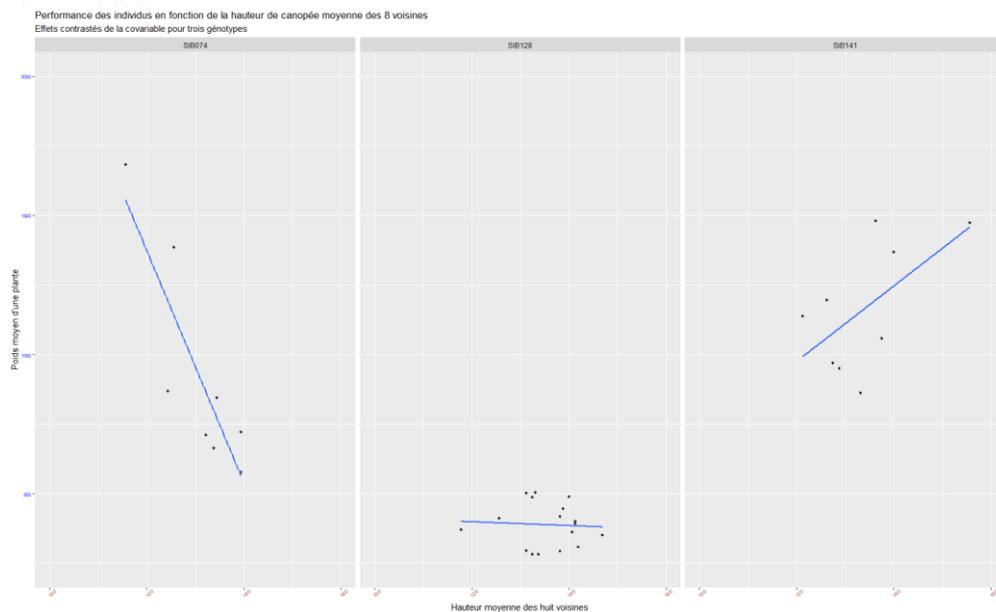


Figure 22 : Performance de 3 génotypes contractés en fonction de la hauteur de canopée moyenne des 8 voisines (regroupement des deux années).

➤ Prise en compte de la covariable Hcano_V comme covariable d'intérêt

Il est également intéressant de regarder la performance des individus pour la production de biomasse quand la covariable de la hauteur canopée (Hcano_V) est prise en compte (figure 20). Contrairement à la covariable de la biomasse (biom_V), celle-ci semble nettement moins impacter les individus. En effet, la pente moyenne est très légèrement négative, cela signifie donc que la performance des individus n'est que peu défavorisée par la covariable Hcano.

Comme pour la covariable de la biomasse, une attention particulière est apportée pour chaque génotype de la population afin de distinguer les individus plutôt avantageés ou au contraire, ceux qui sont désavantageés par cet effet de compétition (figure 21). Ce sont les mêmes génotypes qui se distinguent qu'avec la covariable biom_V. Le génotype SiB141, présentant une pente positive, pourrait signifier que certaines plantes de ce génotype sont implantées dans des zones qui lui sont favorables, et qu'elles lui sont encore plus favorables qu'à ses voisines. Le génotype SiB128 n'est quant à lui ni avantageé, ni désavantageé, ce qui signifie que ses plantes voisines n'ont aucune influence sur lui (figure 22).

➤ Analyses spatiales avec les covariables d'intérêt

Pour les analyses suivantes, on a pris en compte la covariable de la biomasse (respectivement biom_V et biom_VV pour 1^{ère} et 2^{ème} couronnes) ou la covariable de la hauteur de canopée (respectivement Hcano_V et Hcano_VV), pour les intégrer dans les modèles (modèle 3 avec les plantes de première couronne, et modèle 4 avec les plantes de première et deuxième couronne). Biom_VV correspond à la moyenne des 16 voisines de la deuxième couronne et Hcano_VV à la moyenne de la hauteur de canopée de ces 16 voisines.

Une analyse complète a été réalisée sur la variable de production de biomasse afin de rechercher le meilleur modèle parmi les différentes covariables étudiées, biom_V, biom_VV, Hcano_V, Hcano_VV. Le meilleur modèle retenu sera validé sur une autre variable que la biomasse, qui est celle de la hauteur de canopée où une comparaison des covariables de voisinage sera effectuée.

➤ Analyse de la production de biomasse avec les covariables d'intérêt

La variabilité entre les blocs sans effet spatial a été mise en évidence précédemment sur la production de biomasse ainsi que sur ses composantes et l'effet bloc est significatif au seuil de 5% dans la majorité des cas. L'ajout de la covariable biomasse (biom_V) ou de la hauteur de canopée (Hcano_V) (modèle 3) permet de réévaluer l'effet entre les blocs en prenant en compte l'effet de compétition entre les individus et leur interaction.

Tableau 10 : Tableau de sortie d'Anova du modèle 3 intégrant les covariables biom_V (en haut) et Hcano_V (en bas) pour la production de biomasse aérienne par plante.

	2021				2022			
Moyenne biomasse (g/plante)	1225.7				1141.2			
	df	F value	Pr(>F)	Sign	df	F value	Pr(>F)	Sign
Biom_V								
bloc	3	1.729	0.161	NS	3	6.93	0.0001577	*
génotype	79	5.834	2E-16	*	79	6.85	1.81E-35	*
biom_V	1	40.418	7.53E-10	*	1	11.64	0.00072961	*
génotype x biom_V	79	1.210	0.131	NS	79	1.5	0.00796411	*
résiduelle	303				311			
CV (%)	35.3				31.5			
Hcano_V								
bloc	3	1.57	0.19583195	NS	3	6.49	0.00028349	*
génotype	79	5.31	1.89E-26	*	79	6.42	4.07E-33	*
Hcano_V	1	7.46	0.00668802	*	1	1.57	0.21100305	NS
génotype x Hcano_V	79	1.13	0.23853378	NS	79	1.28	0.07362189	NS
résiduelle	303				311			
CV (%)	37.1				32.5			

La covariable de la biomasse (biom_V) est significative pour les deux années de culture sur la production de biomasse (tableau 10). Cela signifie que la biomasse est impactée significativement par la covariable. Mais la covariable de la hauteur de canopée (Hcano_V) est significative uniquement pour l'année culturale 2021.

L'interaction entre le génotype et la covariable de la biomasse (biom_V) est significative uniquement pour l'année culturale 2022. Cela signifie que l'influence de la biomasse des plantes voisines impacte les différents génotypes, mais de manière différente selon les années. En revanche, l'interaction entre le génotype et la covariable de la hauteur de canopée (Hcano_V) n'est jamais significative.

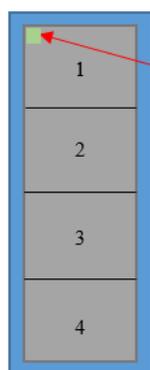
La covariable de la biomasse (biom_V) semble meilleure que celle de la hauteur de canopée (Hcano_V) car celle-ci est significative les deux années, alors que Hcano_V n'est significative qu'en 2021. Cela signifie que cette covariable (biom_V) a un effet sur la production de biomasse et donc il sera possible de corriger les effets de compétition par la suite. De plus, pour savoir quel est le meilleur modèle entre les deux covariables (biom_V et Hcano_V), le coefficient de variation (CV) a été calculé. Celui-ci représente la partie de la variance de la variable qui n'est pas expliquée par le modèle. Il correspond à l'écart type divisé par la moyenne. Plus le coefficient de variation est petit, plus le modèle est précis car celui-ci présente moins de variation résiduelle.

En moyenne, pour l'année culturale 2021, les plantes ont produit 1225,7 g de biomasse et pour l'année culturale 2022, 1141.2 g de biomasse (tableau 10). Ils sont assez élevés pour les deux années de cultures étudiées. Par exemple, la variation de la production de biomasse qui n'est pas prise en compte dans le modèle sans covariable est de 37,89 % pour l'année 2021 et de 33,4 % pour l'année 2022. Les résultats ont montré que la production de biomasse présentait de grandes variabilités dans la population et donc que les plantes sont hétérogènes. Il a été montré que l'ajout d'une covariable fait diminuer le coefficient de variation et que cette diminution est plus importante avec la covariable de la biomasse (biom_V).

En effet, celui-ci est de 35.3 % avec la covariable biom_V, et de 37.1 avec la covariable Hcano_V pour l'année 2021. Et pour l'année 2022, le coefficient de variation est de 31.5 avec biom_V et 32.5 avec Hcano_V (tableau 10). La précision du modèle était donc meilleure en introduisant dans le modèle la covariable de la biomasse (biom_V).

Légende :

Bleu : bordures
 Gris : bloc (1 à 4)
 Blanc : absence de plante



VV1	VV2	VV3	VV4	VV5
VV6	V1	V2	V3	VV7
VV8	V4	Plante centrale	V5	VV9
VV10	V6	V7	V8	VV11
VV12	VV13	VV14	VV15	VV16

Figure 23 : Schéma explicatif de la deuxième couronne.

Tableau 11 : Tableau de sortie d'Anova du modèle 4 intégrant les covariables biom_V, biom_VV (en haut) ou Hcano_V, Hcano_VV (en bas) pour la production de biomasse aérienne par plante.

			2021			2022		
Moyenne (g/plante)			1225.7			1141.2		
	df	F value	Pr(>F)	Sign	df	F value	Pr(>F)	Sign
biom_V et biom_VV								
bloc	3	1.8	0.1483851	NS	3	7.41	9.26E-05	*
génotype	79	6.07	1.29E-26	*	79	7.32	1.07E-32	*
biom_V	1	42.03	5.70E-10	*	1	12.45	0.00050417	*
biom_VV	1	1.89	0.17009396	NS	1	0.69	0.40743573	NS
génotype x biom_V	79	1.29	0.07870564	NS	79	1.61	0.00362634	*
génotype x biom_VV	79	1.11	0.26883281	NS	79	1.28	0.08219131	NS
residuelle	223				231			
CV (%)	34.7					30.4		
Hcano_V et Hcano_VV								
bloc	3	1.66	0.17576226	NS	3	6.44	0.00033269	*
génotype	79	5.61	1.71E-24	*	79	6.36	1.86E-28	*
Hcano_V	1	7.88	0.00542871	*	1	1.56	0.21328686	NS
Hcano_VV	1	2.4	0.12286962	NS	1	0.55	0.45735001	NS
génotype x Hcano_V	79	1.22	0.13582282	NS	79	1.26	0.09474605	NS
génotype x Hcano_VV	79	1.18	0.17838572	NS	79	0.98	0.53427943	NS
residuelle	223							
CV (%)	36.0					32.6		

L'introduction d'une deuxième covariable correspondait à la deuxième couronne autour de chaque plante (biom_VV pour la production de biomasse et Hcano_VV pour la hauteur). Celle-ci avait soulevé un raisonnement plus complexe que pour la première couronne car l'essai possède une seule ligne de bordure (figure 23) et la dernière ligne de plantes étudiées au niveau de l'essai n'avait donc pas une deuxième couronne complète puisque l'essai ne disposait que d'une seule ligne de plantes en bordure et pas de deux. Pour pallier ceci, nous avons calculé la moyenne de la biomasse et la moyenne de la hauteur de canopée des plantes de la deuxième couronne (VV1 à VV16) en se basant sur trois calculs différents pour considérer une deuxième bordure « fictive » et ensuite définir celui qui présentait une meilleure précision. La bordure fictive a été remplacée soit par :

- La moyenne (biomasse ou hauteur de canopée) de l'essai = MG (moyenne générale)
- La moyenne (biomasse ou hauteur de canopée) des bordures = MB (moyenne des bordures)
- Données manquantes (NA)

Le coefficient de variation a ensuite été calculé dans chacun des cas afin de déterminer lequel de ces trois calculs permettait d'obtenir la meilleure précision du modèle. Les résultats ont montré que pour les deux années, le calcul avec comme bordure fictive basée sur la moyenne des bordures présentait le coefficient de variation le plus bas que ce soit pour la production de biomasse ou la hauteur (biom_VV et Hcano_VV). C'est ainsi que la deuxième couronne a été calculée avec la moyenne des bordures pour les valeurs manquantes.

L'introduction d'une deuxième covariable dans les modèles (modèle 4) a montré que la covariable biom_VV et Hcano_VV ne sont pas significatives sur la production de biomasse sur les deux années. De même, l'interaction entre le génotype et les covariables de la deuxième couronne est également non significative à l'exception de l'interaction génotype x biom_VV qui est significative sur la variable de la biomasse pour l'année 2022 (tableau 11).

En regardant le coefficient de variation (tableau 11), on a constaté que l'introduction d'une deuxième covariable et notamment de biom_VV a permis de faire diminuer ce coefficient davantage par rapport à Hcano_V. Par exemple, pour l'année 2022, le coefficient de variation était respectivement de 33.4 %, 31.46% et 30.4 % sans covariable, avec biom_V et avec biom_VV. Cependant, au vu de la significativité de la première covariable biom_V, alors que la deuxième biom_VV est non significative, le modèle 3 apparaît plus pertinent que le modèle 4.

Tableau 12 : Tableau de sortie d'Anova du modèle 3 intégrant les covariables biom_V (en haut) et Hcano_V (en bas) pour la hauteur de canopée.

	2021				2022			
Moyenne hauteur de canopée (cm)	139.2				129.6			
	df	F value	Pr(>F)	Sign	df	F value	Pr(>F)	Sign
Biom_V								
bloc	3	5.99	0.000558	*	3	12.95	5.67E-08	*
génotype	79	21.88	2E-16	*	79	11.66	2.54E-56	*
biom_V	1	0.55	0.457089	NS	1	5.28	0.02223089	*
génotype x biom_V	79	1.27	0.077383	NS	79	1.32	0.05137149	NS
résiduelle	312				311			
CV (%)	6.1				9.7			
Hcano_V								
bloc	3	5.62	0.0009182	*	3	12.79	6.91E-08	*
génotype	79	20.53	2.29E-86	*	79	11.52	8.67E-56	*
Hcano_V	1	3.31	0.06982914	NS	1	7.11	0.00810182	*
génotype x Hcano_V	79	0.92	0.67373471	NS	79	1.24	0.10617216	NS
résiduelle	303				311			
CV (%)	6.3				9.8			

Tableau 13 : Tableau de sortie d'Anova du modèle 4 intégrant les covariables biom_V, biom_VV (en haut) et Hcano_V, Hcano_VV (en bas) pour la hauteur de canopée.

	2021				2022			
Moyenne (cm)	139.2				129.6			
	df	F value	Pr(>F)	Sign	df	F value	Pr(>F)	Sign
biom_V et biom_VV								
bloc	3	5.59	0.00102507	*	3	14.38	1.39E-08	*
génotype	79	20.41	7.58E-71	*	79	12.95	1.35E-50	*
biom_V	1	0.52	0.47283787	NS	1	5.87	0.01623437	*
biom_VV	1	0.62	0.43096412	NS	1	0.58	0.44702683	NS
génotype x biom_V	79	1.19	0.16483076	NS	79	1.46	0.01687123	*
génotype x biom_VV	79	0.74	0.94171758	NS	79	1.43	0.02253253	*
residuelles	223				231			
CV (%)	6.3				9.2			
Hcano_V et Hcano_VV								
bloc	3	5.66	0.00093002	*	3	12.64	1.19E-07	*
génotype	79	20.67	2.14E-71	*	79	11.38	5.19E-46	*
Hcano_V	1	3.33	0.06920322	NS	1	7.02	0.00864851	*
Hcano_VV	1	1.28	0.2587838	NS	1	0.41	0.52435207	NS
génotype x Hcano_V	79	0.92	0.66383837	NS	79	1.22	0.1324006	NS
génotype x Hcano_VV	79	1.03	0.43014465	NS	79	0.96	0.56579148	NS
residuelles	223				231			
CV (%)	6.2				9.9			

➤ Validation du meilleur modèle (biom_V) sur la hauteur de canopée

Sur la variable de la hauteur de canopée, aucune différence significative n'a été observée pour les covariables biom_V et Hcano_V pour l'année culturale 2021. Mais celles-ci les effets moyens de ces covariables est significatif pour biom_V et Hcano_V pour l'année culturale 2022. Les interactions avec le génotype, génotype x biom_V et génotype x Hcano_V, sont non significatives (tableau 12).

Le modèle 3 avec biom_V permet une meilleure précision du modèle puisque le coefficient de variation est inférieur qu'avec Hcano_V. En effet, pour l'année 2021, le modèle avec biom_V a un coefficient de variation de 6.0 % alors que le modèle avec Hcano_V, ce coefficient est de 6.3 %. Pour l'année 2022, c'est également le modèle avec biom_V qui a un coefficient de variation inférieur au modèle avec Hcano_V (tableau 12).

L'introduction d'une deuxième covariable dans les modèles a montré que la covariable biomasse (biom_VV) et de la hauteur de canopée (Hcano_VV) ne sont pas significatives sur la hauteur de canopée pour les deux années. De plus, l'interaction entre le génotype et les covariables de la deuxième couronne (biom_VV et Hcano_VV) est également non significative à l'exception de l'interaction entre le génotype et biom_VV pour l'année 2022 (tableau 13).

En regardant le coefficient de variation (tableau 13), la covariable Hcano_VV semble légèrement meilleure que biom_VV pour l'année 2021. Pour l'année 2022, le modèle avec biom_VV présente un coefficient de variation inférieur à celui avec Hcano_VV.

De manière générale, comme pour la variable de la biomasse, c'est la covariable biom_V qui permet une meilleure précision du modèle pour évaluer les effets spatiaux au sein du dispositif lorsque l'on considère la variable de la hauteur même si les modèles avec la deuxième couronne de voisinage permettent de faire diminuer un peu plus le coefficient de variation.

Etant donné que le meilleur modèle retenu est celui avec la covariable de la biomasse (modèle 3), nous avons également appliqué le modèle 3 avec biom_V pour analyser les deux autres variables, la circonférence et le nombre de tiges. La covariable de la première couronne (biom_V) est significative pour les deux variables et ceci pour les deux années. En revanche, la covariable de la deuxième couronne (biom_VV) n'est pas significative pour les deux variables sur les deux années. En ce qui concerne l'interaction entre le génotype et biom_V, celle-ci n'est pas significative pour la circonférence, mais elle est significative pour le nombre de tiges et sur les deux années. Pour finir, l'interaction entre le génotype et biom_VV n'est pas significative, sauf pour l'année 2021 pour la circonférence (Tableau 14). Ces résultats mettent en évidence le fait que prendre en compte la covariable biom_V présente le meilleur modèle afin de réajuster les résultats par les effets de compétition.

Tableau 14 : Tableau de sortie d'Anova du modèle 4 intégrant les covariables biom_V, Biom_VV (en haut) et Hcano_V, Hcano_VV (en bas) pour la circonférence et le nombre de tiges.

	2021				2022				2021				2022			
	Circonférence								Nombre de tiges							
Moyenne	33.19				31.95				202.47				215.93			
biom_V et biom_VV																
	df	F	Pr(>F)	Sign	F	Pr(>F)	Sign	F	Pr(>F)	Sign	F	Pr(>F)	Sign			
bloc	3	6.99	0.00015983	*	4.87	0.00266204	*	1.89	0.13283282	NS	1.89	0.13283282	NS			
génotype	79	5.06	3.56E-22	*	5.36	1.24E-23	*	9.4	8.85E-41	*	9.4	8.85E-41	*			
biom_V	1	39.2	1.85E-09	*	29.9 3	1.17E-07	*	13.9 2	0.00023988	*	13.9 2	0.00023988	*			
biom_VV	1	1.67	0.1975353	NS	1.19	0.27724544	NS	0.03	0.87069275	NS	0.03	0.87069275	NS			
génotype x biom_V	79	1.1	0.29589717	NS	1.26	0.09764036	NS	1.61	0.00336313	*	1.61	0.00336313	*			
génotype x biom_VV	79	1.48	0.01373507	*	1.22	0.13327135	NS	1.02	0.43976312	NS	1.02	0.43976312	NS			
Residuelle (*)	22 3															
CV (%)	18.1				18.5			29.5			32.3					

(*) pour 2022, la résiduelle est portée à 231 au lieu de 223

Tableau 15 : test SNK (Student-Newman-Keuls) de la production de biomasse entre année.

	Moyenne biomasse	groupes
2021	1225,77	a
2022	1141,24	b

Tableau 16 : Variabilité entre les blocs avec biom_V, biom_VV, sur la biomasse, la hauteur de canopée, la circonférence et le nombre de tiges sur les deux années.

	Df	F value	Pr(>F)	Signif	F value	Pr(>F)	Signif	F value	Pr(>F)	Signif	F value	Pr(>F)	Signif
		biomasse			hauteur_cano			circonference			nombre tiges		
année	1	11.19	0.0008891001	*	196.23	2.930626446	*	10.22	0.001482332	*	10.16	0.001533907	*
génotype	79	12.74	1.6452858047	*	30.5	8.074071792	*	9.66	1.578994842	*	16.58	1.475490774	*
biom_V	1	29.67	8.4098787551	*	21.58	4.451381122	*	44.2	8.405983985	*	46.03	3.601847675	*
biom_VV	1	2.86	0.0912278352	NS	6.1	0.013922701	*	2.78	0.096097576	NS	0.04	0.834699000	NS
bloc	3	15.95	7.0871240075	*	10.66	8.834831363	*	16.95	1.851623721	*	5.9	0.000589936	*
année x génotype	79	0.35	0.9999999549	NS	0.9	0.709961515	NS	0.57	0.998694899	NS	1.24	0.094473168	NS
génotype x biom_V	79	2.48	2.3007604934	*	1.96	1.037363802	*	1.88	3.615222044	*	2.26	9.447439081	*
génotype x biom_VV	79	1.87	4.4689210374	*	1.71	0.000420673	*	2.22	1.666448897	*	1.73	0.000300575	*
année x bloc	3	2.59	0.0524743186	NS	3.57	0.014064288	*	7.18	0.000101907	*	0.36	0.778404832	NS
biom_V x année x génotype	80	0.43	0.9999934377	NS	0.74	0.950637811	NS	0.48	0.999947268	NS	0.63	0.994420589	NS
biom_VV x année x génotype	80	0.51	0.9998335496	NS	0.8	0.889638517	NS	0.5	0.999884939	NS	0.71	0.968039473	NS
résiduelle	454												

1.3 Analyse des deux années

Le test Student-Newman-Keuls portant sur la comparaison des moyennes des deux années culturales a permis de mettre en évidence une légère diminution significative de la production de biomasse entre 2021 et 2022 (tableau 15).

Cependant, la matrice de corrélations (figure 16) a permis de visualiser une forte corrélation entre années. La production de biomasse en 2021 est fortement corrélée à celle de 2022 avec un coefficient de corrélation de 0.93. Le stand volume, la circonférence et la hauteur de canopée avaient une corrélation de 0.84 entre années. Les covariables utilisées pour l'analyse spatiale sont très bien corrélées entre années, 0.79, 0.78, 0.79 et 0.76 pour biom_V, biom_VV, Hcano_V et Hcano_VV, respectivement.

Du fait de ces très fortes corrélations, on peut donc s'attendre à une interaction génotype x année quasiment nulle par la suite tandis que l'effet principal année risque d'être significatif. Autrement dit, l'effet année est constant entre génotypes.

➤ Test de modèle avec effet de voisinage sur la variable de la biomasse

Dans ce modèle 5, on n'introduit que les covariables biom_V et biom_VV car on a vu précédemment que Hcano_V et Hcano_VV étaient moins performantes dans les analyses annuelles précédentes. Dans ce modèle le terme « angeno » correspond à l'interaction entre l'année culturale et le génotype.

Dans l'analyse des deux années, la covariable biom_V est significative pour chaque variable (biomasse, hauteur de canopée, circonférence et nombre de tiges). La covariable biom_VV est significative uniquement pour la hauteur de canopée. L'interaction entre le génotype et biom_V est significative pour chaque variable. L'interaction entre le génotype et biom_VV devient significative pour chaque variable alors qu'elle ne l'est pas lors des analyses annuelles. Cela pourrait s'expliquer par le fait que le nombre de plantes est plus important dans le modèle 5 que dans les modèles année par année (modèle 3 et 4), ce qui donne plus de puissance au test et la possibilité d'affiner les résultats (Tableau 16). L'effet année est significatif pour toutes les variables, mais, comme attendu, l'interaction année x génotype n'est pas significative pour chaque variable, ce qui signifie que chaque génotype évolue de la même façon année après année.

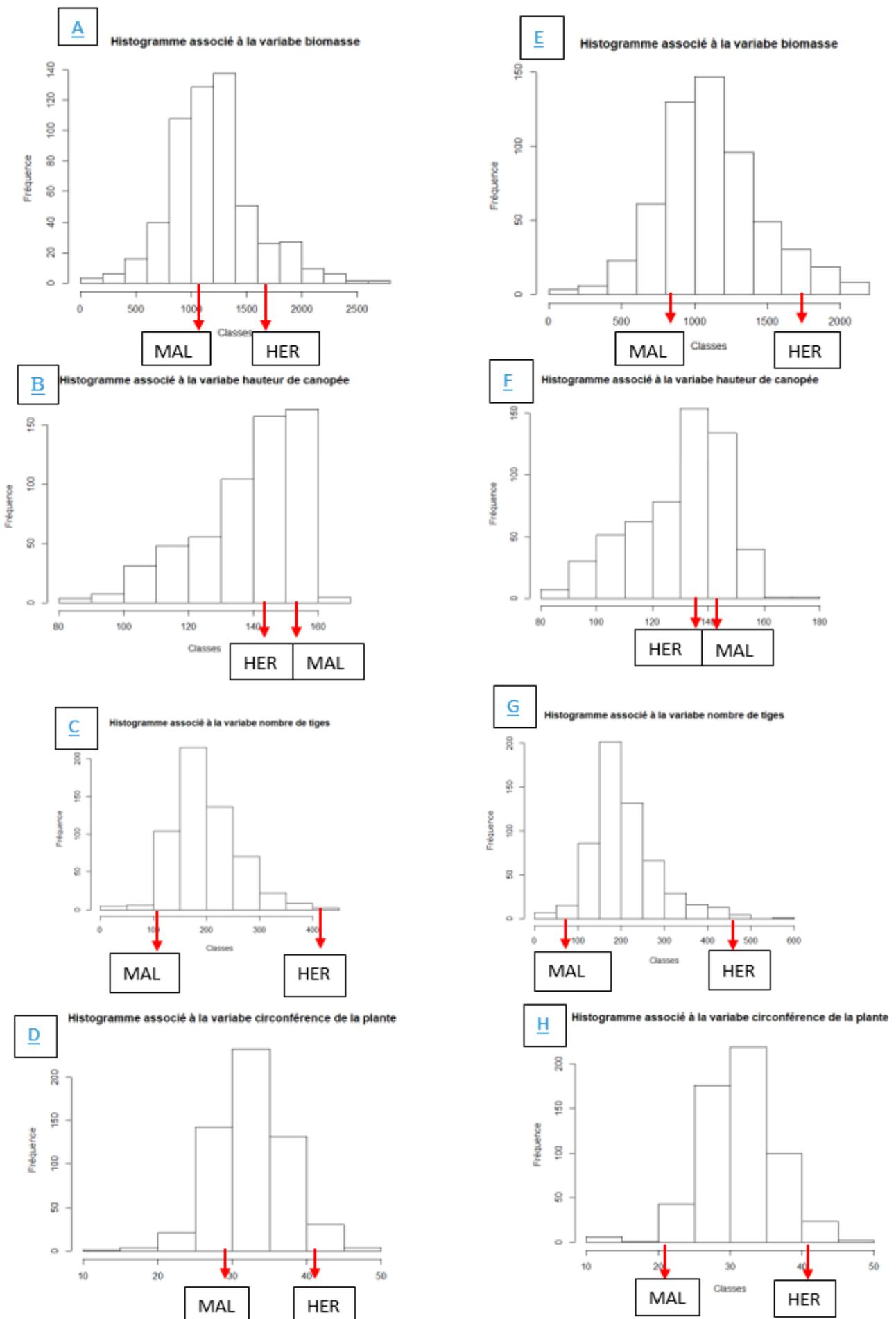


Figure 24 : Histogramme représentant la dispersion des génotypes et leurs parents sur la production de biomasse aérienne et de ses composants pour l'année 2021 (à gauche) et l'année 2022 (à droite).

2. Détermination des paramètres génétiques de la population B (SiB)

2.1 Histogramme des valeurs prédites

Dans cette partie, tous les génotypes sont exploités, y compris ceux qui ne sont pas répétés sur tous les blocs. Il est à noter que nous avons choisi dans un premier temps de ne pas corriger les génotypes par l'effet bloc pour être au plus près des valeurs brutes dans cette étape de travail.

Les histogrammes nous permettent d'observer la gamme de variabilité au sein de la population pour chaque variable d'intérêt. Sur chaque histogramme, nous avons positionné les valeurs des deux parents des populations, ce qui permet de voir rapidement la variabilité au sein de la descendance et voir si certains descendants s'illustrent par un gain de performance.

Les histogrammes associés au nombre de tiges (figure 24 (c, g)), confirment le nombre de tiges très contrasté des deux parents, Hermann Müssel (HER) étant nettement supérieur à Malepartus (MAL). Pour les caractères de la production de biomasse et de la circonférence, c'est Hermann Müssel qui présente un avantage par rapport à Malepartus et ceci pour les deux années. En revanche, Malepartus présente une hauteur de canopée supérieure à celle d'Hermann Müssel

Les histogrammes ont permis de constater que certains descendants sont plus performants que les parents. Par exemple, pour l'année 2022, certains génotypes avaient produit plus de 2000 g alors que HER produit en moyenne 1750 g et MAL 809 g (Figure 24 (e)). De plus, on constate pour la hauteur de canopée que les descendants ont des valeurs très étalées par rapport aux parents et que certains présentent des hauteurs plus élevées que celles des parents, bien que pour cette hauteur, les parents ne se distinguent pas beaucoup de la valeur moyenne de la population (figure 24, (b, f)). Enfin, pour les quatre caractères étudiés, on remarque une grande variabilité génotypique de la descendance par rapport aux caractéristiques initiales des deux parents.

2.2 Evaluation des héritabilités et composantes de la variance pour la production de biomasse et ses traits agronomiques associés

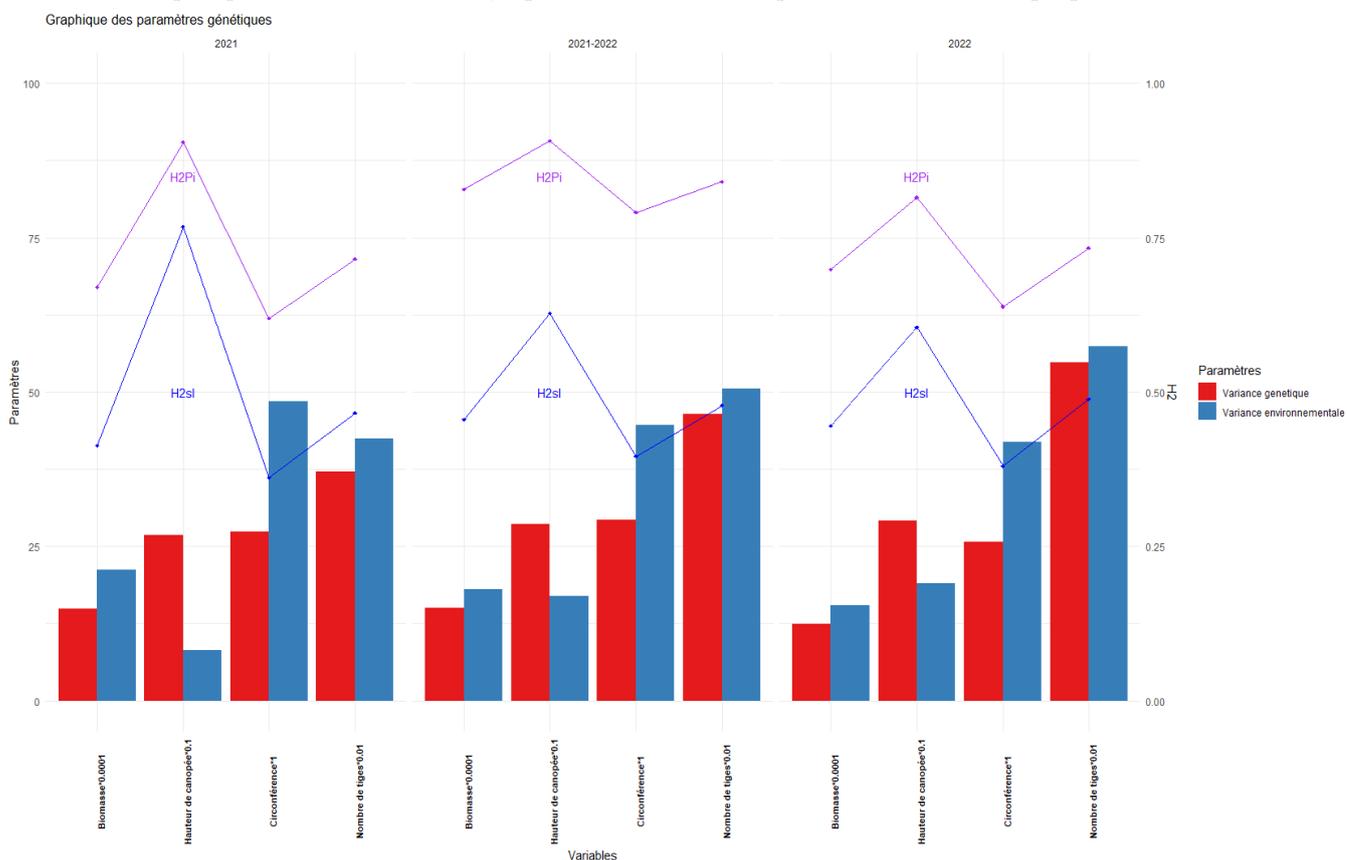
2.2.1 Héritabilités

Le calcul des variances par modèles linéaires mixtes a été réalisé en utilisant la fonction REML du package LME4 de R puis la détermination des composantes de la variance par la fonction VarCorr de ce même package.

Tableau 17 : Tableau d'héritabilités au sens large (H2sl) et d'héritabilités définies au niveau d'un essai H2pi, ainsi que les composantes de la variance génétique (Vg) et environnementale (Ve) pour la production de biomasse aérienne, la hauteur de canopée, la circonférence et le nombre de tiges pour les deux années.

Héritabilités		Composantes de la variance : génétiques (Vg) et environnementales (Ve)		
2021				
	H2sl	H2Pi	Vg	Ve
biomasse	0.41	0.67	148674.8	211213.9
hauteur	0.77	0.91	268.5	81.2
circonférence	0.36	0.62	27.4	48.4
nombre de tiges	0.47	0.72	3707	4250.4
2022				
biomasse	0.45	0.70	124374.3	154893.3
hauteur	0.61	0.82	291.4	190.3
circonférence	0.38	0.64	25.6	41.9
nombre de tiges	0.49	0.73	5476.6	5736.2
2021-2022				
biomasse	0.46	0.83	150501	179774.6
hauteur	0.63	0.91	286.6	169.9
circonférence	0.40	0.79	29.3	44.6
nombre de tiges	0.48	0.84	4636.7	5055.5

Figure 25 : Graphiques représentant les variances génétiques et environnementales ainsi que les héritabilités pour l'année 2021 et 2022. La variance génétique est représentée par les barres rouges et la variance environnementale par les barres bleues. H2Pi correspond à l'héritabilité définie au niveau d'un essai et H2sl correspond à l'héritabilité au sens large. Un changement d'échelle des variables est réalisé pour les ramener dans une gamme de valeurs comprise entre 0 et 100. La biomasse est multipliée par 0.0001, le nombre de tiges par 0.01, la circonférence par 1 et la hauteur de canopée par 0.1.



Les héritabilités au sens large de la production de biomasse et de ses composants ont été calculées pour les deux années culturales étudiées (2021 et 2022). L'héritabilité représente la part de la variabilité génétique dans la variabilité totale. Théoriquement, cette l'héritabilité peut varier de 0 à 1. Si cette valeur est 0, la variabilité observée au sein d'une population n'est due qu'aux effets environnementaux, si au contraire, l'héritabilité vaut 1, cela signifie que la variabilité observée n'est due qu'au polymorphisme génétique. L'héritabilité des caractères étudiés s'étale de 0.36 à 0.77 pour l'année culturale 2021 et de 0.38 à 0.61 pour l'année culturale 2022 (tableau 17). Le caractère le plus héritable est la hauteur de canopée, et le moins héritable est la circonférence de la plante. Pour l'héritabilité de la « biomasse », elle est au-dessus du seuil de 0.4, quelle que soit l'année considérée. Dans cette étude, les héritabilités augmentent pour toutes les variables sauf la hauteur entre 2021 et 2022. Les héritabilités calculées sur les données cumulées des deux années se trouvent dans les mêmes gammes que celles observées année par année.

2.2.2. Les variances génétiques et environnementales

La variance environnementale est plus élevée que la variance génétique pour la biomasse, le nombre de tiges et la circonférence mais pas pour la hauteur de canopée (figure 25). Le milieu influence donc les caractères dont la variance environnementale est plus élevée que la variance génétique. Lorsque la variance environnementale est faible, l'héritabilité est élevée. Par exemple, la variance génétique de la hauteur de canopée et de la circonférence sont similaires pour l'année 2021, mais l'héritabilité est nettement plus importante pour la hauteur de canopée que pour la circonférence.

On remarque alors que la variance environnementale est plus faible que la variance génétique pour la hauteur de canopée avec une héritabilité très élevée, ce qui est l'inverse pour la circonférence et donc avec une héritabilité moins importante. Donc plus la variance environnementale est faible par rapport à la variance génétique, plus l'héritabilité sera élevée. Ceci est confirmé lorsque l'on regarde les deux années ensemble, la variance environnementale est plus élevée par rapport à celle de l'année 2021 pour la hauteur de canopée, et donc l'héritabilité est plus faible.

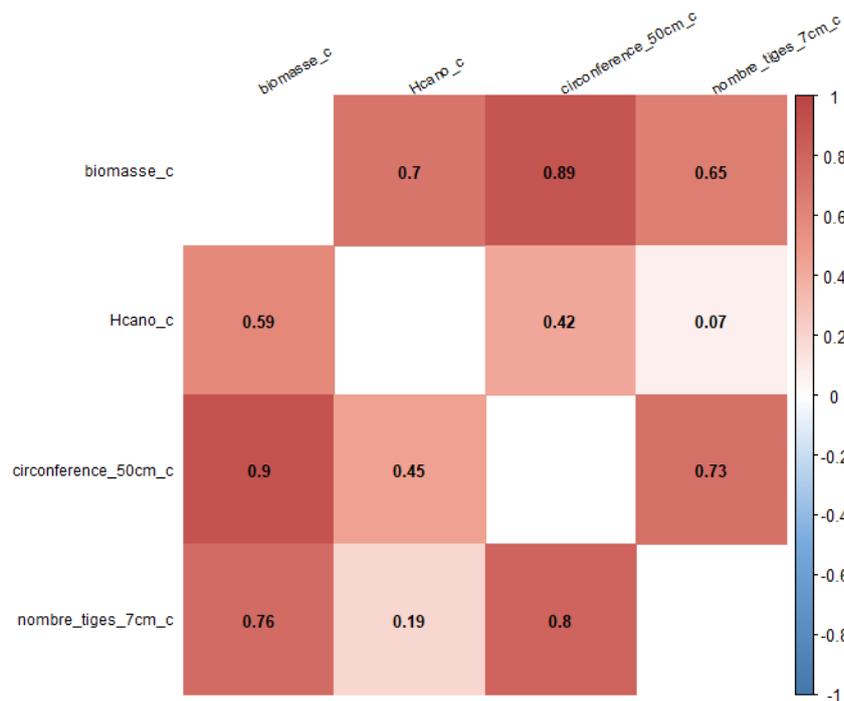


Figure 26 : Représentations

des corrélations phénotypiques (en-dessous de la diagonales) et des corrélations génétiques (au-dessus de la diagonales) pour l'année 2021. Les valeurs entre 0 et 1 représentent les corrélations positives et les valeurs comprises entre 0 et -1 représentent les corrélations négatives. Plus les couleurs sont foncées et plus les corrélations sont importantes et proches de 1 (rouge) ou de -1 (bleu). Seules les corrélations significatives à un seuil de 5% sont représentées.

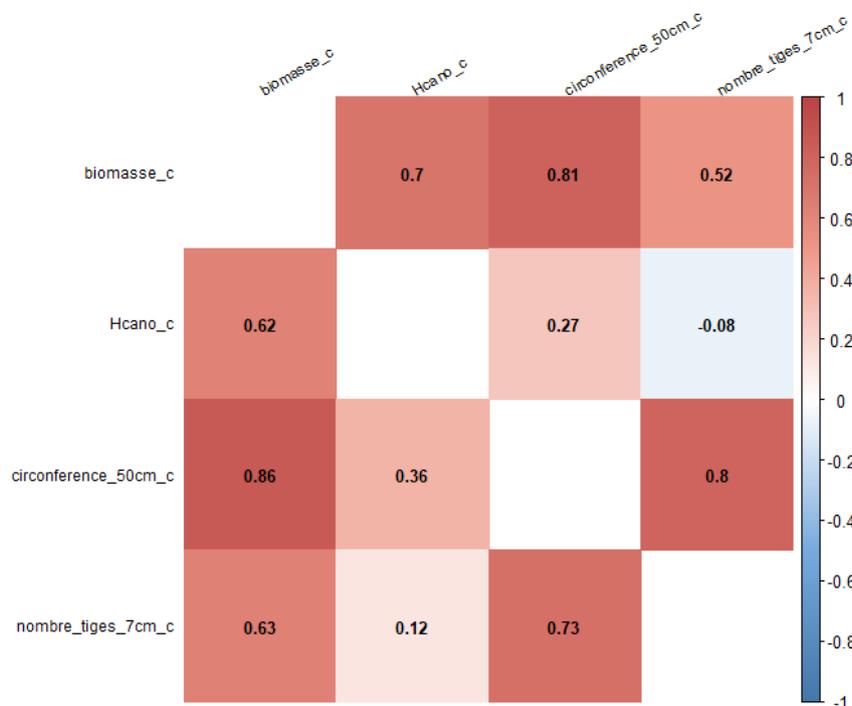


Figure 27 : Représentations des corrélations phénotypiques (en-dessous de la diagonales) et des corrélations génétiques (au-dessus de la diagonales) pour l'année 2022. Les valeurs entre 0 et 1 représentent les corrélations positives et les valeurs comprises entre 0 et -1 représentent les corrélations négatives. Plus les couleurs sont foncées et plus les corrélations sont importantes et proches de 1 (rouge) ou de -1 (bleue). Seules les corrélations significatives à un seuil de 5% sont représentées.

2.3. Corrélations phénotypiques et génétiques entre caractères pour chaque année

- Corrélations phénotypiques

Sur les matrices de corrélations de Pearson (figure 26, 27, parties sous la diagonale), les corrélations présentées sont significatives au seuil α de 5%. Ces matrices ont été effectuées à partir des données phénotypiques de plantes pour l'année 2021 et 2022. Les plus fortes corrélations positives concernent le rendement en biomasse aérienne avec la circonférence des plantes, puis avec le nombre tiges et avec la hauteur de canopée (0.9, 0.76 et 0.59, respectivement) pour l'année 2021. Le même classement est observé en 2022 (0.86, 0.63 et 0.62). Etant donné que ces trois caractères servent à calculer le stand volume d'une plante, cela appuie la forte corrélation avec la production de biomasse observée auparavant.

- Corrélations génétiques

La partie au-dessus de la diagonale des matrices de corrélation entre les caractères (figure 33, 34) illustre les corrélations génétiques entre les caractères étudiés. Comme pour les corrélations phénotypiques, la plus forte corrélation génétique se trouve entre la production de biomasse et la circonférence de la plante.

Les corrélations génétiques sont intéressantes car elles permettent de donner de l'information sur la possibilité d'améliorer un caractère donné en même temps qu'un autre caractère, si tant est que la corrélation entre les deux caractères est positive. Pour le sélectionneur, elles sont plus intéressantes à interpréter que les corrélations phénotypiques car l'effet de l'environnement n'est pas considéré dans ces corrélations.

Tous les caractères sont corrélés positivement à la production de biomasse d'un point de vue phénotypique comme génétique, pour les deux années, et globalement, les fortes corrélations que l'on retrouve au niveau génétique se retrouvent également d'un point de vue phénotypique. Les corrélations observées sont fortes, comprises entre 0.52 et 0.89 pour les corrélations génétiques et 0.59 et 0.9 pour les corrélations phénotypiques. La plus forte corrélation génétique est observée entre la biomasse et la circonférence de la plante, pour les deux années et les deux types de corrélations. On note également une forte corrélation génétique entre la circonférence de la plante et le nombre de tiges. Ainsi, en améliorant le nombre de tiges, nous améliorons également la circonférence de la plante.

Discussion

1. Héritabilités et variances

L'héritabilité permet de quantifier la part respective des gènes et de l'environnement dans l'élaboration d'un caractère. Dans cette étude et de manière générale, les caractères sont fortement héritables car elles sont supérieures à 0,4. En considérant l'ensemble des données, le caractère le plus héritable est la hauteur de canopée (0.77 – 0.61), suivi par le nombre de tiges (0.47 – 0.49), la biomasse (0.41 – 0.45) et la circonférence (0.36 – 0.38) pour les années de culture 2021 et 2022 respectivement, et ceci est également le cas avec les deux années associées. A noter que cette étude ne considère qu'un seul lieu et de ce fait, l'estimation de la variance environnementale, qui entre dans le calcul des héritabilités, n'est pas caractérisée de manière optimale.

Pour comparer ces résultats à d'autres références de la littérature, une synthèse bibliographique présentée en tableau 2 a été effectuée à partir des résultats expérimentaux obtenus par Gifford *et al.*, (2014), Clark *et al.* (2016), Nie *et al.* (2016), Davey *et al.* (2017), Dong *et al.* (2018), Slavov *et al.* (2019) et Raverdy *et al.*, (2022). Gifford *et al.*, (2014) ont comparé une population de *Miscanthus sinensis* âgée de 1 et 2 ans, et ont observé le même ordre de classement d'héritabilité que celles mises en évidence dans notre étude. Il en est de même avec l'étude d'une autre population de *Miscanthus sinensis* de 2 à 4 ans, (Slavov *et al.*, 2019) dont les résultats et observations concordent avec nos résultats pour certains caractères, avec une héritabilité de 0.77 pour la hauteur de canopée, 0.51 pour le nombre de tiges pour les plante de 4 ans. Clark *et al.*, 2016, ont également mis en évidence la forte héritabilité de la hauteur (0.81). En revanche, les autres études montrent des niveaux d'héritabilités plus faibles pour la hauteur (Dong *et al.*, 2018, Nie *et al.*, 2016, Davey *et al.*, 2017, Raverdy *et al.*, 2022). Cette différence peut être due aux génotypes étudiés dans leurs études qui sont différents des nôtres, mais aussi de l'âge de la plante et les lieux d'implantation. Raverdy *et al.*, (2022) ont trouvé un ordre de classement différent des caractères comparé à notre étude, mais le caractère le plus héritable reste la hauteur maximale suivie de la hauteur de canopée. Cette étude compare une population de *Miscanthus sinensis* âgée de 3 ans sur deux lieux différents (Estrées-Mons et Orléans). Cette différence de classement peut s'expliquer par le fait que les plantes sont âgées de 1 à 3 ans et que les génotypes de *Miscanthus sinensis* étudiés ne sont pas les mêmes que dans notre étude et un lieu qui n'est pas le même que dans notre étude (Orléans). Les résultats de plusieurs travaux permettent d'avancer que le paramètre de la hauteur et de la hauteur de canopée sont fortement héritables chez le *Miscanthus sinensis*.

L'héritabilité de la biomasse et ses composants augmentent entre les deux années étudiées à l'exception de la hauteur de canopée dans cette étude. En général, plus les plantes sont âgées et plus l'héritabilité augmente (Gifford *et al.*, 2014 ; Raverdy *et al.*, 2022). Cela peut s'expliquer par rapport aux caractéristiques physiologiques des plantes. Une plante jeune est souvent plus impactée par les différents stress liés à l'environnement qu'une plante adulte, expliquant que la part environnementale soit plus grande dans ce cas, et de ce fait des héritabilités moins importantes (Raverdy, 2021).

Gifford *et al.*, 2014, ont mis en évidence une augmentation des héritabilités de la biomasse et de ses composants entre deux années chez des plantes de *Miscanthus sinensis* âgés d'un et deux ans avec une héritabilité qui passe de 0.34 à 0.40 pour la biomasse. Raverdy *et al.*, (2022), ont montré une augmentation de l'héritabilité de la biomasse avec l'effet de l'âge pour chaque année, avec une héritabilité de 0.40 pour l'année 2016, 0.48 pour 2018 et 0.51 pour 2018 sur une descendance diploïde de *M. sinensis* âgés de 1 à 3 ans.

Ainsi, ces résultats permettent d'envisager une amélioration génétique de la hauteur, soulignant que c'est la variable qui s'y prête le mieux sur la population étudiée de par sa forte héritabilité.

Dans la section suivante, nous allons nous intéresser à l'ampleur des variances génétiques, des variances d'interactions génotype x environnement et des variances environnementales pour comprendre davantage les variations d'héritabilités observées entre années culturales et entre lieux.

2. Effet de l'environnement

Pour évaluer l'effet de l'environnement sur la production de biomasse ainsi que sur ses composants, une analyse spatiale a été réalisée. Nous avons trouvé dans cette étude des coefficients de variation élevés lors de l'application du modèle 1 (qui prend en compte les effets génotype et bloc et ne prend pas en compte l'effet spatial). Cette grande variation peut être due en grande partie à la compétition entre les plantes au sein de l'essai. La répartition des ressources ne reste pas égale entre les plantes, ce qui provoque une compétition plus importante.

Dans notre étude, les effets de compétition entre les plantes voisines sont analysés selon plusieurs modèles afin de déterminer celui qui engendre le plus de précision. Nous avons donc intégré l'effet de compétition des plantes voisines, soient 8 (1^{ère} couronne) et 16 (2^{ème} couronne) plantes voisines dans les modèles 3 et 4 respectivement, *via* l'introduction de covariables de voisinage dans le modèle 1. Une diminution systématique du coefficient de variation est observée.

Nos résultats ont montré que le modèle 3 avec la covariable de la moyenne de la biomasse des 8 plantes voisines est meilleur, malgré un coefficient de variation plus faible avec le modèle 4.

Zub *et al.* (2012), ont également un coefficient de variation qui diminue quand la prise en compte des voisines est introduite dans le modèle. Il a été montré que la covariable de la biomasse (c'est-à-dire la moyenne la biomasse des plantes voisines) est plus performante que la covariable de la hauteur de canopée (c'est-à-dire la hauteur moyenne des 8 plantes voisines). Cela suggère que la compétition entre plantes n'est pas seulement liée à la lumière mais aussi à ce qui se passe au niveau du souterrain, comme la compétition pour les nutriments et l'eau. L'intégration de l'effet de compétition *via* l'ajout des covariables a permis de diminuer le bruit dans les prédictions, en réduisant la valeur de la résiduelle (entre modèle 1 et modèle 3). L'estimation des caractères *via* l'utilisation du modèle devrait permettre d'augmenter l'efficacité de la sélection de nouvelles variétés de miscanthus.

Une analyse plus exhaustive pourrait être réalisée en utilisant les modèles autorégressifs avec le package BreedR qui a la capacité de calculer les composantes de la variance et les meilleures prédictions linéaires sans biais, en tenant compte de l'ensemble de données provenant d'un essai et d'effet spatiaux basés sur les coordonnées X et Y de chaque plante dans le champ. Ce modèle permet d'être appliqué à chacun des génotypes en prenant en compte les effets bloc et les effets spatiaux (Raverdy *et al.*, 2022).

3. Comment améliorer la biomasse alors que c'est un des caractères le moins héritable ?

Afin de mettre en évidence des effets antagonismes ou synergiques, des corrélations phénotypiques et génétiques sont réalisées sur les quatre caractères phénotypiques étudiés (biomasse, nombre de tiges, hauteur de canopée et circonférence). Tous les caractères morphologiques sont corrélés positivement entre eux et avec la production de biomasse d'un point de vue phénotypique, avec des coefficients plus ou moins importants selon la variable considérée. Les corrélations observées entre la biomasse et les autres variables au niveau phénotypique se retrouvent également au niveau génétique.

Nous avons observé des corrélations phénotypiques et génétiques positives entre la hauteur de canopée et la circonférence de la plante aux alentours de 0.40 pour l'année 2021 et 0.30 pour l'année 2022. Ces résultats sont en adéquation avec les résultats de Giffort *et al.* (2014) ou encore Nie *et al.* (2016) qui ont obtenu des corrélations positives et importantes entre les caractères morphologiques et la production de biomasse, ce qui concorde avec nos résultats.

De fortes corrélations génétiques et phénotypiques positives entre le nombre de tiges et la circonférence de la plante ont été mises en évidence pour les deux années de culture, ce qui correspond également aux résultats de Gifford et al. (2014). De plus, nous avons observé que la plus forte corrélation, que soit phénotypique ou génétique est entre la biomasse et la circonférence, à l'instar des résultats de Raverdy *et al.*, (2022).

Ces résultats portent à penser que la production de biomasse pourra être améliorée en augmentant la performance de ces caractères (nombre de tiges, circonférence et hauteur de canopée). Cette hypothèse est confirmée par le fait que le stand volume (calculé à partir de ces trois caractères) est très fortement corrélé à la production de biomasse. Néanmoins, comme vu précédemment, la hauteur de canopée est le caractère le plus héritable et c'est le seul caractère qui possède une variance génétique supérieure à la variance environnementale. Cela laisse supposer que c'est le meilleur caractère à améliorer d'un point de vue génétique dans l'optique d'accroître la production de biomasse.

Conclusion et perspectives

Dans cette étude, différentes variables d'interaction (génotype x année et génotype x covariable) ont été introduites dans les modèles afin de déterminer quel pourrait être le meilleur modèle pour estimer nos caractères d'intérêt. Nous avons montré que la prise en compte des effets de compétition peuvent améliorer l'efficacité de la sélection du miscanthus. Le meilleur modèle dans ce travail était celui introduisant une covariable qui correspond à la moyenne de la biomasse des huit plantes voisines (modèle 3). Les héritabilités de caractères liés à la production de biomasse d'une population de *Miscanthus sinensis* sont désormais connues sur le dispositif étudié pour deux années culturales. La biomasse, le nombre de tiges et la hauteur de canopée peuvent être considérés comme fortement héritables ($H^2 > 0,4$), voire moyennement héritables ($0,2 < H^2 < 0,4$) pour la circonférence de la plante.

Elles ont tendance à être plus importantes lorsque l'âge des plantes augmente, comme décrit dans la littérature.

Les variances génétiques ont également été déterminées, ce qui permet de se rendre compte de l'importance de la part des gènes et de l'environnement dans le déterminisme de chaque caractère étudié. De plus, des corrélations phénotypiques et génétiques positives ont été mises en évidence entre les caractères morphologiques de la plante et son rendement en biomasse. Par ailleurs, il a été confirmé que le stand volume est un excellent prédicteur du rendement en biomasse, puisque ces deux caractères sont très fortement corrélés jusqu'à 0.92.

C'est ainsi que cet ensemble d'éléments permet d'avancer que l'amélioration génétique de la production de biomasse est possible grâce à l'amélioration des caractères morphologiques. La population étudiée dans ce travail présente une grande variabilité pour la plupart des caractères étudiés, ce qui permet de renforcer cette affirmation.

Afin de confirmer ce travail, une comparaison de ces résultats avec ceux de la prochaine année de culture (2023-2024) devrait être réalisée. De plus, les héritabilités élevées pour la majorité des caractères des composants de la biomasse montrent que la détection de QTLs sera possible sur cette population. Une analyse pourrait également être réalisée en corrigeant tous les génotypes par les effets spatiaux, même ceux qui ne sont pas répétés dans tous les blocs.

La méthodologie employée dans ce mémoire sera utilisée pour les variables concernant le recyclage de l'azote afin de caractériser les héritabilités sur ces nouvelles variables, et de pouvoir les intégrer dans les stratégies de sélection variétale.

Références bibliographiques

- Allison, G.G., Morris C., Clifton-Brown, J., *et al* (2011). Genotypic variation in cell wall composition in a diverse set of 244 accessions of *Miscanthus*. *Biomass and Bioenergy*, 35(11),4740-4747.
- Ameline, A. (2013-2016). Projet MISC PIC (*Miscanthus* Picardie) : Ecophysiologie comparée de deux espèces de *Miscanthus* en vue d'innovation variétale et risques prospectifs d'invasibilité et d'attaque par les phytophages. Financement région Picardie.
- Anzoua, KG., Suzuki, K., Fujita, S., Toma, Y., & Yamada, T. (2015). Evaluation des traits morphologiques, de la survie hivernale et du potentiel de biomasse chez le *Miscanthus sinensis* sauvage du Japon Anderss. Population du nord du Japon. *Science des prairies*, 61(2), 83-91.
- Arnoult, S., & Brancourt-Hulmel, M. (2015). Examen Sur La Production De Biomasse De *Miscanthus* Et La Composition Pour L'utilisation De La Bioénergie : Variabilité Génotypique Et Environnementale Et Implications. *Breeding*. 502-526. *Bioenergy Research*, 8(2).
- Arnoult, S. (2014). Contribution à la définition d'idéotypes de *Miscanthus* valorisables pour la production de bioéthanol de 2ème génération et perspectives en sélection : thèse de doctorat. Université Sciences et Technologies de Lille 1. 280p.
- Barosi, R., Spinellid, D., Fierro, A., & Jez, S. (2014). Mineral nitrogen fertilizers: environmental impact of production and use. In : *Fertil.Compon. Uses Agric. Environ. Impacts*, Nova science publishers. Lopez-Valdez, F and Fernandez-Luquenos, F, New York, pp 3-44.
- Brancourt-Hulmel, M. (2022). *M. Miscanthus* : l'essor d'une nouvelle culture en France.
- Brancourt-Hulmel, M., Demay, C., Rosiau, E., Ferchault, F., Bethencourt, L., Arnoult, S., Dauchy, C., Beaudoin, N., & Boizard, H. (2014). *Miscanthus* Genetics and Agronomy for Bioenergy Feedstock. In « *Cellulosic Energy Cropping Systems* ». Editor Doug Karlen, USDA Agricultural Research Service USA. Publisher Johnson Wiley & Sons, Ltd. pp. 43-73.
- Cappelletto, P., Mongardini, F., Barberi, B., Sannibale, M., Brizzi, M., & Pignatelli, V. (2000). Pâtes) papier issues de la fraction fibreuse de *Miscanthus x Giganteus*. *Cultures et produits industriels*, 11 (2-3), 205-210.
- Christian, D. G., Poulton, P. R., Riche, A. B. et Yates, N. E. (1997). La récupération de l'engrais marqué au 15N a été appliquée au *Miscanthus x giganteus*. *Biomasse et bioénergie*, 12(1), 21-24.
- Christian, DG., Riche, AB. (1998). Pertes de nitrate par lessivage sous herbe *Miscanthus* plantée sur loam limono-argileux. *Utilisation et gestion des sols* ; 14 : 131-5.
- Christian, DG., Riche, AB., Yates, NE. (2008). Croissance, rendement et teneur en minéraux de *Miscanthus x giganteus* cultivé comme biocarburant pour 14 récoltes successives, *Ind. Crop. Prod.* 28, 320-327.
- Clark, L. V., Dzyubenko, E., Dzyubenko, N., Bagmet, L., Sabitov, A., Chebukin, P., ... et Sacks, E. J. (2016). Caractéristiques écologiques et associations génétiques in situ pour les caractères composant le rendement du *Miscanthus* sauvage de l'est de la Russie. *Annales de botanique*, 118(5), 941-955.
- Clark, LV., Jin, X., Petersen, KK., Anzoua, KG., Bagmet, L., Chebukin, P., Deuter, M., Dzyubenko, E., Dzyubenko, N., Heo, K., Johnson, DA., Jørgensen, U., Kjeldsen, JB., Nagano, H., Peng, J., Sabitov, A., Yamada, T., Yoo, JH., Yu, CY, ... Sacks, EJ. (2018). Structure démographique de *Miscanthus sacchariflorus* révèle deux événements majeurs de polyploïdisation, l'introgression unidirectionnelle à médiation tétraploïde à partir de diploïdes *M. sinensis*, et la diversité centrée autour de la mer Jaune. *Annales de botanique*, 124, 731-748.
- Clifton-Brown, John, JC., Chiang, Y., & Hodkinson, TR (2008). Ressources génétiques et potentiel de sélection du *Miscanthus*. Dans W. Vermerris (Ed.), *Amélioration génétique des cultures bioénergétiques* (pp.273-29. Springer Science.
- Clifton-Brown, JC & Lewandowski I. (2002). Criblage des types de génotypes de *Miscanthus* dans des essais sur le terrain pour optimiser le rendement et la qualité de la biomasse dans le sud de l'Allemagne, *Eur. J.Agron.* 16, 97-100
- Clifton-Brown, John, JC., Lewandowski, I., Andersson, B., Basch, G., Christian, DG, Kjeldsen, JB, Jørgensen, U., Mortensen, J.V, Riche, AB, Schwarz, K.-U., Tayebi, K., & Teixeira, F. (2001). Performance de 15 génotypes de *Miscanthus* sur cinq sites en Europe. *Journal d'agronomie*, 93(5), 1013-1019.
- Clifton-Brown, JC., Long, SP., Jørgensen, U. (2001b). *Miscanthus* productivity, in : Jones, M., Walsh, M. (Eds), *Miscanthus for energy and fibre*, James and James, London, UK, pp. 46-67.
- Clifton-Brown, JC., Neilson, B., Lewandowski, I., Jones, MB. (2000). La productivité modélisée de *Miscanthus x giganteus* (GREEF et DEU) en Irlande, *Ind. Crop. Prod.* 12, 191-200.
- Clifton-Brown, JC., Schwarz & Hastings. (2015). Histoire du développement du *Miscanthus* en tant que culture bioénergétiques : des débuts modestes à la réalisation potentielle. *Biol Environ Proc R Irish Acad* 115B :45
- Clifton-Brown, J. C., & Jones, M. B. (1997). The thermal response of leaf extension rate in genotypes of the C4-grass *Miscanthus*: an important factor in determining the potential productivity of different genotypes. *Journal of Experimental Botany*, 48(8), 1573-1581.
- Clifton-Brown, JC., Stampfl, PF., Jones, MB. (2004). Production de biomasse de *Miscanthus* pour l'énergie en Europe et sa contribution potentielle à la diminution des émissions de carbones des combustibles fossiles, *Global Change Biol.* 10, 509-518.
- Committee on climate change. (2018). Reducing UK emissions ; 2018 Progress Report to Parliament.
- Cosentino, S.L., Patane, C., Sanzone, E., Copani, V., and Foti, S. (2007). Effects of soil water content and nitrogen supply on the productivity of *Miscanthus x giganteus* Greef et Deu. In a Mediterranean environment. *Industrial Crops and Products* 25 : 75-88.
- Davey, C. L., Jones, L. E., Squance, M., Purdy, S. J., Maddison, A. L., Cunniff, J., ... et Clifton-Brown, J. (2017). Efficacité de capture et de conversion des rayonnements de *Miscanthus sacchariflorus*, *M. sinensis* et de leur hybride naturel *M. x giganteus*. *Gcb Bioenergy*, 9(2), 385-399.

- Dierking, RM., Allen, DJ., Cunningham, SM et al.** (2017). Nitrogen Reserve Pools in Two *Miscanthus* × *giganteus* Genotypes under Contrasting N Managements. *Front Plant Sci* 8.
- Dong, H., Liu, S., Clark, L. V., Sharma, S., Gifford, J. M., Juvik, J. A., ... & Sacks, E. J.** (2018). Cartographie génétique du rendement en biomasse dans trois populations de *Miscanthus* interconnectées. *GCB Bioenergy*, 10(3), 165-185.
- Farrell, A.D., Clifton-Brown J.C., Lewandowski, I., Jones, M.B.** (2006). Genotypic variation in cold tolerance influences the yield of *Miscanthus*, *Ann. Appl. Biol.* 149, 337-345.
- Felten, D., Fröba, N., Fries, J. & Emmerling, C.** (2013). Bilans énergétiques et potentiels d'atténuation des gaz à effet de serre des systèmes de culture bioénergétiques (*Miscanthus*, colza et maïs) basés sur les conditions agricoles en Allemagne de l'Ouest. *Renewable Energy*, 55, 160-174.
- Ferchaud, F., Boissy, J., Mouny, J.C., Duparque, A., Marsac, S., Chenu, C.** (2022). Projet CE-CARB : cultures énergétiques et stockage de carbone dans les sols. Synthèse du rapport final, 17 pages.
- Ferchaud, F., & Mary, B.** (2016). Drainage and nitrate leaching assessed during 7 years under perennial and annual bioenergy crops. *BioEnergy Research*, 9(2), 656-670.
- France-Miscanthus.** (2020). France-Miscanthus, développement et promotion du miscanthus [WWW Document]. France Miscanthus.
- Gauthier, G., Somer, L.** (2013). Guide pratique de la culture de miscanthus.
- Gifford, J., Chae, W.B., Swaminathan, K., Moose, S., & Juvik, J.** (2014). Mapping the genome of *Miscanthus sinensis* for QTL associated with biomass productivity. *GCB Bioenergy*, 7, 797-810.
- Glowacka, Katarzyna.** (2011). Revue de l'étude génétique de la plante énergétique *Miscanthus*. *Biomasse et bioénergie*, 35(7), 2445-2454.
- Glowacka, Katarzyna, Clark, L.V., Adhikari, S., Peng, J., Stewart, J.R., Nishiwaki, A., Yamada, T., Jorgensen, U., Hodkinson, TR, Gifford, J., Juvik, J.A., & Sacks, EJ** (2015). Variation génétique chez *Miscanthus* × *giganteus* et importance de l'estimation des seuils de distance génétique pour la différenciation des clones. *GCB Bioénergie*, 7(2), 386-404.
- Greif, JM., Deuter, M.** (1993). Syntaxonomie de *Miscanthus*-X-*Giganteus*. *Greif-Et-Deu, Angew. Bot.* 67, 87-90.
- Hastings, A., Clifton-Brown, J., Wattenbach, M., Stampfl, P., Mitchell, C. P., & Smith, P.** (2008). Potentiel des graminées *Miscanthus* à fournir de l'énergie et donc à réduire les émissions de gaz à effet de serre. *Agronomie pour le développement durable*, 28, 465-472.
- Hodkinson, TR, Gifford, J., Juvik, J.A., & Sacks, EJ.** (2015). Variation génétique chez *Miscanthus* × *giganteus* et importance de l'estimation des seuils de distance génétique pour la différenciation des clones. *GCB Bioénergie*, 7(2), 386-404.
- Hodkinson, TR., Klaas, M., Jones, MB, Prickett, R. et Barth, S.** (2015a). *Miscanthus* : une étude de cas pour l'utilisation de la variation génétique naturelle. *Ressources pjtogénétique : utilisation de la caractérisation*, 13 (3), 219-237.
- Hodkinson, TR., Renvoize, S., & Chase, M.** (1997). *Systématique au Miscanthus*. *Appl. Biol.*, 49, 189-198.
- Hou, W., Raverdy, R., Lourgant, K., Mignot, E., Arnoult, S., Giauffret, C., & Brancourt-Hulmel, M.** (2022). QTL Detection for Flowering-Time Related Traits in *Miscanthus sinensis* Using a Staggered-Start Design. *BioEnergy Research*, 15(2), 718-733.
- Hou, W., Raverdy, R., Mignot, E., Arnoult, S., Giauffret, C., & Brancourt-Hulmel, M.** (2022). Estimating the genetic parameters of flowering time-related traits in a *Miscanthus sinensis* population tested with a staggered-start design. *BioEnergy Research*, 15(2), 703-717.
- IHAKA R. & GENTLEMAN R.** (1996). *R : A Language for Data Analysis and Graphics*.
- Ings, J., Mur, L. A. J., Robson, P. R. H., & Bosch, M.** (2013). Physiological and growth responses to water deficit in the bioenergy crop *Miscanthus* × *giganteus*. *Frontiers in Plant Science*, 4, 468.
- Jezowski, S.** (2008). Caractéristiques de rendement de six clones de *Miscanthus* au cours des 3 premières années suivant la plantation en Pologne, *Ind. Crop. Prod.* 27, 65-68.
- Jones, M., & Walsh, M.** (2001). *Miscanthus* pour l'Energie et la Fibre. James & James (Sciences Editeurs) Ltd.
- Jung, C., et Müller, A.E.** (2009). Contrôle du temps de floraison et applications dans la sélection végétale. *Trends in plant science*, 14(10), 563-573.
- Jury, C., Girones, J., Vo, L.T.T.** (2022). One-step preparation procedure, mechanical properties and environmental performances of miscanthus-based concrete blocks. *Mater. Today Commun.*, 31, (sous presse).
- Karlen, D.** (2014). *Cellulosic Energy Cropping Systems*. USDA Agricultural Research Service USA. Publisher Johnson Wiley & Sons, Ltd.
- Karp, A., and Shield, I.** (2008). Bioenergy from plants and the sustainable yield challenge. *New Phytologist* 179 : 15-32.
- Kibblewhite, M. G., Ritz, K. & Swift, M. J.** (2008). La santé des sols dans les systèmes agricoles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 363(1492), 685-701.
- Lecompte, T.** (2022). Matériaux biosourcés pour le bâtiment : notions d'équilibres et indicateurs de réchauffement climatique. *Academic Journal of Civil Engineering*. 40, 2 (Mar. 2022). P.1,
- Leroy, J.** (2021). Caractérisation des stratégies de fonctionnement carboné et azoté de deux espèces de *miscanthus*.
- Leroy, J., Ferchaud, F., Giauffret, C., Mary, B., Fingar, L., Mignot, E., Arnoult, S., Lenoir, S., Marin, D., Brancourt-Hulmel, M., & Zapater, M.** (2022). *Miscanthus sinensis* is as efficient as *Miscanthus* × *giganteus* for nitrogen recycling in spite of smaller nitrogen fluxes. *Bioenergy Research*, 15(2), 686-702.

- Lesur, C., Bazot, M., Bio-Beri, F., Mary, B., Jeuffroy, M. H., & Loyce, C.** (2014). Assessing nitrate leaching during the three-first years of *Miscanthus* × *giganteus* from on-farm measurements and modeling. *Gcb Bioenergy*, 6(4), 439-449
- Lewandowski, I., Clifton-Brown, J.C., Trindade, L.M. et al.** (2016). Progress on Optimizing *Miscanthus* Biomass Production for the European Bioeconomy : Results of the UE FP7 Project OPTI MISC. *Front Plant Sci*.
- Lewandowski, I. & Heinz, A.** (2003). Récolte retardée du miscanthus – influences sur la quantité et la qualité de la biomasse et impacts environnementaux de la production d'énergie. *European Journal of Agronomy*, 19(1), 45-63.
- Lewandowski, I., & Kicherer, A.** (1997). Combustion quality of biomasse : Practical relevance and experiments to modify the biomass quality of *Miscanthus* × *giganteus*. *European Journal of Agronomy* 6 :163-177.
- Léonard, J., Peyraud, C., Ferchaud, F., Gréhan, E., Justes, E., Mary, B., ... & Véricel, G.** (2016). Émissions de N₂O de systèmes de culture alternatifs valorisant les légumineuses ou dédiés à la production de biomasse.p.1
- Littlejohn, C. P., Hofmann, R. W. et Wratten, S. D.** (2019). Prestation de multiples services écosystémiques dans les pâturages par un abri créé à partir de l'herbe bioénergétique stérile hybride *Miscanthus* × *giganteus*. *Scientific reports*, 9(1), 5575.
- Mace, E.S., Hunt, C.H. & Jordan, D.R.** (2013). Supermodèles : le sorgho et le maïs fournissent compréhension mutuelle de la génétique de la période de floraison. *Génétique théorique et appliquée*, 126(5), 1377-1395.
- McCalmont, J. P., Hastings, A., McNamara, N. P., Richter, G. M., Robson, P., Donnison, I. S., et Clifton-Brown, J.** (2017). Coûts environnementaux et avantages de la culture du *Miscanthus* pour la bioénergie au Royaume-Uni. *Gcb Bioenergy*, 9(3), 489-507.
- Mitros, T., Session, A.M., James, B.T., Wu, G.A., Belaffif, M.B., Clark, L.V., Shu, S., Dong, H., Barling, A., Holmes, J.R., Mattick, J.E., Bredeson, J.V., Liu, S., Farrar, K., Glowacka, K., Jezowski, S., Barry, K., Chae, W.B., Juvik, J.A., ... Rokhsar, D.S.** (2020). Biologie du génome de la culture de biomasse pérenne paléotétraploïde *Miscanthus*. *Nature Communications*, 11(1), 5442.
- Mourjane, I., & Fosse, J.** (2021). La biomasse agricole : quelles ressources pour quel potentiel énergétique ? *France Stratégie*. P.23.
- Nakajima, T., Yamada, T., Anzoua, K. G., Kokubo, R., & Noborio, K.** (2018). Séquestration du carbone et rendements de *Miscanthus* × *giganteus* et *Miscanthus sinensis*. *Carbon Management*, 9(4), 415-423.
- Nie, G., Huang, L., Zhang, X., Taylor, M., Jiang, Y., Yu, X., ... & Zhang, Y.** (2016). Marker-trait association for biomass yield of potential bio-fuel feedstock *Miscanthus sinensis* from Southwest China. *Frontiers in Plant Science*, 7, 802.
- Nsanganwimana, F., Pourrut, B., Mench, M., Douay, F.** (2014). Suitability of *Miscanthus* species for managing inorganic and organic contaminated land and restoring ecosystem services. A review. *J. Env. Manage.* 143, 123–134.
- Ollivier, L.** (1971). L'héritabilité et sa mesure. *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, 7(2), 159-167.
- Pancaldi, F., & Trindade, L. M.** (2020). Marginal lands to grow novel bio-based crops: A plant breeding perspective. *Frontiers in Plant Science*, 11, 227
- Raverdy, R., Mignot, E., Arnoult, S., Fingar, L., Bodineau, G., Griveau, Y., ... & Brancourt-Hulmel, M.** (2022). Estimation des paramètres génétiques de la production de biomasse et des caractères de composition chez *Miscanthus sinensis* à l'aide d'un plan à démarrage échelonné. *BioEnergy Research*, 15(2), 735-754.
- Raverdy Raphaël.** (2021). Etude du déterminisme génétique des caractères liés à la production et la composition de biomasse chez *Miscanthus sinensis*.
- Reid, W., & Raudsepp-Hearne, C.** (2005). Millenium Ecosystem Assessment.
- Recous, S., Ferchaud, F., Houot, S.** (2016). La valorisation énergétique des biomasses peut-elle changer l'équilibre des cycles biogéochimiques dans les sols cultivés ? *Innovations Agronomiques*, 54, pp.41-58.
- Scally, L., Hodkinson, T., Jones, M.** (2001). Origins and Taxonomy of *Miscanthus*. In: M.B. Jones, M. Walsh, eds., *Miscanthus for Energy and Fibre*. James & James, London: 1–9.
- Sene, D.** (1968). Héritéité du poids de cent graines chez *Vigna unguiculata* (L.) Walp (niébé).
- Slavov, G., Robson, P., Jensen, E., Hodgson, E., Farrar, K., Allison, G., ... & Donnison, I.** (2013). Profils géographiques contrastés de variation génétique pour les marqueurs moléculaires par rapport aux traits phénotypiques dans l'herbe énergétique *Miscanthus sinensis*. *GCB Bioenergy*, 5(5), 562-571.
- Slavov, G. T., Davey, C. L., Bosch, M., Robson, P. R., Donnison, I. S., & Mackay, I. J.** (2019). La sélection de l'indice génomique fournit un cadre pragmatique pour la définition et le perfectionnement de cibles de sélection multi-objectifs dans le *Miscanthus*. *Annales de botanique*, 124(4), 521-529.
- Strullu, L., Cadoux, S., Preudhomme, M., Jeuffroy, M.H., & Beaudoin, N.** (2011). Production de biomasse et accumulation et remobilisation d'azote par *Miscanthus* × *giganteus* sous l'influence des stocks d'azote dans les organes souterrains. *Recherche sur les grandes cultures*, 121 (3), 381-391.
- Sun, Q., Lin, Q. I., Yi, Z. L., Yang, Z. R. et Zhou, F. S.** (2010). Une révision taxonomique de *Miscanthus* s.l (Poaceae) de Chine. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 164(2), 178-220.
- Swaminathan, K., Alabady, M.S., Varala, K., De Paoli, E., Ho, I., Rokhsar, D.S., Arumuganathan, A.K., Ming, R., Green, P.J., Meyers, B.C., Moose, S.P., & Hudson, M.E.** (2010). Le séquençage génomique et du petit ARN de *Miscanthus* × *giganteus* montre l'utilité du sorgho comme séquence génomique de référence pour les graminées Andropogoneae. *Biologie du génome*, 11(2), R12.
- Tamura, K. I., Uwatoko, N., Yamashita, H., Fujimori, M., Akiyama, Y., Shoji, A., ... & Gau, M.** (2016). Discovery of natural interspecific hybrids between *Miscanthus sacchariflorus* and *Miscanthus sinensis* in southern Japan : morphological characterization, genetic structure, and origin. *BioEnergy Research*, 9, 315-325.

Taylor, S. H., Ripley, B. S., Martin, T., De-Wet, L. A., Woodward, F. I., et Osborne, C. P. (2014). Avantages physiologiques des graminées C4 sur le terrain : une expérience comparative démontrant l'importance de la sécheresse. *Global Change Biology*, 20(6), 1992-2003.

Volant, Solenne. (2022). Effect of polyploidy on the expression of agronomic traits in *Miscanthus sinensis*

Wertz, J. L., & Vanderghem, C. (2011). Étude comparative des applications non énergétiques du chanvre et du miscanthus. *Note de synthèse: Valbiom, Gembloux Agro-Bio Techn, Université de Liège.*

Weng, T. Y., Nakashima, T., Villanueva-Morales, A., Stewart, J. R., Sacks, E. J., & Yamada, T. (2022). Évaluation de la tolérance à la sécheresse des géotypes de miscanthus par traitement à sec et techniques de teneur fixe en humidité du sol. *Agriculture*, 12(1), 6.

Whitkus, R., Doebley, J., & Lee, M. (1992). Cartographie comparative du génome du sorgho et maïs. *Génétique*, 132(4), 1119 - 1130.

Zapater, M., Catterou, M., Mary, B., et al. (2017). A single and Robust Critical Nitrogen Dilution Curve for *Miscanthus x giganteus* and *Miscanthus sinensis*. *BioEnergy Res.* 15 : 686-702.

Zub, H.W., Arnoult, S., & Brancourt-Hulmel, M. (2011). Key traits for biomass production identified in different *Miscanthus* species at two harvest dates. *Biomass and Bioenergy.* 35, 637-651.

Zub, H.W., & Brancourt-Hulmel, M. (2010). Agronomic and physiological performances of different species of *Miscanthus*, a major energy crop. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 30, 201-214.

Zub, H.W., & Brancourt-Hulmel, M. (2011). Performances agronomiques et physiologiques de différentes espèces de *Miscanthus*, une culture énergétique majeure. *Agriculture durable Volume 2*, 2, 469.

Zub, H. W., Monod, H., Bethencourt, L., & Brancourt-Hulmel, M. (2012). An index of competition reduces statistical variability and improves comparisons between genotypes of *Miscanthus*. *BioEnergy Research*, 5, 829-840.

Sitographies :

Site internet 1 : [La bioéconomie, nouvelle vision du vivant | Ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire](#) (consulté le 07/03/2023)

Site internet 2 : [Nous connaître | INRAE \(infrawan.fr\)](#) (Consulté le 13/03/2023)

Site internet 3 : [Nos recherches en Hauts-de-France | INRAE \(infrawan.fr\)](#) (Consulté le 13/03/2023)

Site internet 4 : [UMR Transfrontalière BioEcoAgro \(www.bioecoagro.eu\) - Accueil](#) (Consulté le 28/03/2023)

Site internet 5 : [UMR Transfrontalière BioEcoAgro \(www.bioecoagro.eu\) - Pôle 1](#) (Consulté le 25/03/2023)

Site internet 6 : [UMR Transfrontalière BioEcoAgro \(www.bioecoagro.eu\) - Equipe 1](#) (Consulté le 25/03/2023)

Site internet 7 : <http://www.novabiom.com/> (Consulté le 08/03/2023)

Site internet 8 : [Météo en Picardie en 2022 : Quel temps faisait-il ? \(historique-meteo.net\)](#) (Consulté le 23/06/2023)

DAGNICOURT Mathilde (2023). Etude de la production de biomasse et de ses paramètres génétiques chez une descendance de *Miscanthus sinensis*. Mémoire de Master 2 : Sciences et Technologie de l'Agriculture, de l'Alimentation et de l'Environnement, parcours améliorations agronomique, génétique et qualitative des productions végétale, Amiens : Université de Picardie Jules Verne.

Résumé : *Miscanthus sinensis* est une espèce prometteuse en termes de production et de qualité de biomasse, en vue d'être utilisée pour différents débouchés. Elle présente également un avantage environnemental, puisqu'elle recycle l'azote efficacement. Dans ce mémoire, nous avons déterminé les paramètres génétiques de la production de biomasse et de ses composants au sein d'une population de *M. sinensis*, afin d'appréhender le potentiel d'amélioration génétique des caractères d'intérêt. Cette population est issue d'un croisement entre deux parents, contrastés par leur nombre de tiges. Le dispositif expérimental étudié comporte 124 génotypes et leurs parents répartis en blocs incomplets. Une analyse exploratoire sur les effets de compétition a été menée. L'objectif est de permettre d'éventuelles corrections ultérieurement pour gagner en précision lors des prédictions génétiques. Des calculs d'héritabilités de la biomasse et de ses composants ont été déterminés et la plupart sont fortement héréditaires. Les variances génétiques et environnementales ont été calculées : la hauteur de canopée possède une variance génétique supérieure à celle de l'environnement, ce qui représente une piste d'amélioration génétique. Enfin, des corrélations importantes entre les caractères morphologiques et la biomasse ont été observées, tant au niveau phénotypique que génétique. Ces résultats seront à valider en multipliant les années d'études mais permettent déjà d'envisager une détection de QTLs sur cette population.

Mots clés : *M. sinensis* – Biomasse – Compétition – Héritabilités – Variances – Corrélations

Abstract : *Miscanthus sinensis* is a promising species in terms of biomass production and quality, with a large variety of end-uses. It also offers environmental advantages, as it recycles nitrogen efficiently. In this report, we determined the genetic parameters of biomass production and its components in a population of *M. sinensis*, in order to assess the potential genetic improvement of traits of interest. This population is the result of a cross between two parents with contrasting numbers of stems. The experimental design studied 124 genotypes and their parents, organized into incomplete blocks. An exploratory analysis of competition effects was carried out. The aim is to propose corrections by spatial effects in order to improve the accuracy of genetic predictions. Calculations of the heritability values of biomass and its components have been determined, and most variables are highly heritable. Genetic and environmental variances have been calculated : canopy height has a higher genetic variance than the environment, representing a potential for genetic improvement. Finally, significant correlations between morphological traits and biomass were observed, at both phenotypic and genetic levels. These results need to be validated by multiplying the years of study but already allow detection of QTLs with this population.

Keywords : *M. sinensis* – Biomass – Competition – Heritability – Variances – Correlations