



HAL
open science

Architecture génétique des traits de croissance et de ramification du chêne

Jialin Song

► **To cite this version:**

Jialin Song. Architecture génétique des traits de croissance et de ramification du chêne. Biologie végétale. AgroParisTech, 2017. Français. NNT : 2017AGPT0010 . tel-02900570

HAL Id: tel-02900570

<https://pastel.hal.science/tel-02900570v1>

Submitted on 16 Jul 2020

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

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

N°: 2017 AGPT 0010

Doctorat AgroParisTech

THÈSE

pour obtenir le grade de docteur délivré par

L'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (AgroParisTech)

Spécialité : **Biologie Végétale et Forestière**

présentée et soutenue publiquement par

Jialin SONG

le 9 juin 2017

Architecture génétique

des traits de croissance et de ramification du chêne

Directeur de thèse : **Francis COLIN**
Co-directeur de thèse : **Oliver BRENDEL**

Jury

Mme Florence FONTAINE, Professeur, Université Reims-Champagne-Ardenne
Mme Valérie LEGUÉ, Professeur, Université Clermont-Auvergne
Mme Catherine RAMEAU, Directeur de Recherche INRA, UMR IJPB, Versailles
M. Jean-Marc GION, Chargé de Recherche CIRAD, UMR BIOGECO, Bordeaux
M. Patrick HEURET, Chargé de Recherche INRA, UMR ECOFOG, Guyane
M. Francis COLIN, Chargé de Recherche INRA, HDR, UMR LERFoB, Nancy
M. Oliver BRENDEL, Chargé de Recherche INRA, HDR, UMR EEF, Nancy

Président du jury
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Directeur, invité
Co-directeur, examinateur

Remerciements

Tout d'abord je tiens à remercier le laboratoire **LERFoB** qui m'a accueilli depuis 6 ans. Ces huit ans en France ont été une aventure inoubliable.

Plus spécialement, mes remerciements s'adressent à mes encadrants. Un grand merci à **Francis Colin**, en tant que directeur de stage et de thèse, pour m'avoir choisi pour travailler avec notre fameux scanner. Merci pour vos conseils, vos suggestions, vos disponibilités et vos corrections scientifiques et de vocabulaire, et ce, toujours avec une patience infinie tout au long de ma thèse. Votre optimisme m'a toujours donné la confiance face aux moments de panique et de stress. Un grand merci également à **Oliver Brendel** pour m'avoir introduit dans le monde de QTL. Merci pour les discussions scientifiques très enrichissantes et la patience sur toutes les questions d'un débutant sur la génétique quantitative. Ça m'a fait plaisir de partager des bons thés noirs avec un vrai amateur comme vous.

Je remercie également **Christophe Plomion**, pour son idée originale de cette thèse et ses suggestions durant ces années.

Merci aux membres du jury de thèse, Mme. **Valérie Legué** et Mme. **Catherine Rameau**, rapporteuses de ma thèse, Mme. **Florence Fontaine**, M. **Jean-Marc Gion** et M. **Patrick Heuret**, examinateurs, qui ont accepté d'évaluer ce travail. Merci aussi à **Evelyne Costes**, d'avoir donné des très bons conseils pendant le comité de thèse.

Cette thèse n'aurait pu s'accomplir sans la contribution des équipes des deux labos LERFoB et BioGeCo. Vos disponibilités et gentillesse me touchent beaucoup.

Tout d'abord, merci aux équipes techniques du LERFoB, qui m'ont aidé d'organiser les manipes. **Charline Freyburger** et **Frédéric Mothe**, un grand merci pour votre soutien autour du scanner (les scans des billons et tous les outils du traitement d'image), sans vous j'aurais eu du mal à faire les premiers pas de ma thèse. Merci à **Bruno Garnier**, **Alain Mercanti** et **Emmanuel Cornu** pour avoir transporté et pris soin de mes billons. Je remercie aussi à **Guy Maréchal** pour les coupes des rondelles. **Daniel Rittié** pour avoir passé des heures avec une loupe binoculaire, une craie et un scalpel. **Etienne Farré** pour son soutien bureautique et informatique. Merci à **Loïc Dailly** et **Frédéric Bordat**, ça m'a fait vraiment plaisir de travailler avec vous sur le terrain, et aussi de me déplacer une semaine et demie avec vous

dans le sud de la France. Je garderai un précieux souvenir de ce séjour avec moi ! Merci aussi à mes stagiaires **Pierre-Alexandre Dherouville** et **Nesrine Ayari**.

Je tiens à remercier **Meriem Fournier** et **Thierry Constant**, les chefs du labo qui m'ont facilité le déroulement de la thèse tout au long de ces années.

Merci également à mes collègues qui s'occupent du soutien administratif. **Nathalie Morel**, merci pour ta gentillesse, ton efficacité et ton radiateur pendant ma rédaction. Merci aussi d'être là pour tous mes problèmes administratifs. **Elodie Taillefumier**, merci pour ta rapidité et disponibilité sur mes questions de sous, merci aussi pour ta patience pour me convaincre qu'il y a de la fraise sauvage grosse comme une vraie fraise, et ton écoute pendant ma thèse. **Corinne Martin**, merci pour ta bonne humeur et ton organisation impeccable. Merci aussi à **Hélène Hurpeau** et **Patrick Rodrigues**, anciens membres de cette équipe, pour votre convivialité et votre disponibilité.

Mes remerciements s'adressent également aux membres du labo **BioGeCo** à l'INRA Pierroton. **Catherine Bodénès**, **Benjamin Dencausse** et **François Ehrenmann**, cette thèse est le fruit de notre collaboration étroite, merci pour tous vos soutiens et encouragements. Merci également à **Antoine Kremer** et **Frédéric Danjon**, pour votre accueil chaleureux lors de mon passage à Bordeaux et à Bourran.

En parlant le site expérimental de Bourran, il faut que je mentionne absolument l'**Unité Expérimentale Arboricole** au Domaine de la Tour de Rance. **Marie-Laure Greil**, **Marine Blouin** et tous les autres membres de l'unité, un grand merci de prendre soin des chênes sur lesquels je travaille et de fournir des données précieuses avec Benjamin. Merci aussi de nous avoir accueillis chaleureusement lors des mesures sur le terrain et de nous avoir abrités dans votre beau château.

La thèse présente non seulement un mémoire scientifique, mais aussi une harmonie entre les humains. Pour cela, un merci ne suffit pas pour présenter mes sentiments. **Estelle Noyer** et **Zineb Kebbi-Benkeder**, mes sœurs du bureau, ça fait vraiment plaisir de partager la vie de doctorant avec vous pendant quatre ans. Sans vous, ces années seront comme un plat de viande sans sel. Les moments de psychologie, les moments où l'on raconte la vie et les encouragements, vos soutiens m'ont accompagné tout au long de la thèse. **Aurélié Imbert**,

ancienne FAGE qui nous a rejoints en fin de thèse, un grand merci pour m'avoir écouté lors des moments de panique et m'avoir remonté le moral chaque fois au cours de la rédaction.

Je tiens à remercier également à tous les collègues du couloir Croissance et QB, pour les cafés, les discussions et votre bonne humeur qui ont coloré ma vie doctorante. Je remercie aussi les doctorants et post-docs du labo (coté Champenoux et coté APT, anciens et nouveaux), pour les conseils bien utiles sur la thèse, les moments conviviaux et les potées sympathiques.

La thèse ne pourrait pas être accomplie sans les financements. Ici je tiens à remercier le projet **LabEx ARBRE**, qui a financé un volet important de ma thèse. Un énorme merci à **Hongmei Zhang (张红梅)** et son entreprise **Jinan Bayle Wine Import Co.** qui a financé cette thèse, merci pour tous tes conseils et vos préoccupations pendant mes études en France.

Il y avait des moments bien difficiles surtout en fin de thèse, je dois remercier à ma copine **Yayun Xu (胥娅芸)** qui m'a supporté, pour sa compréhension et son soutien. Merci également à tous mes amis FAGE, non seulement pour les soirées et les sorties qui m'ont permis de découvrir la culture et le paysage français, mais aussi pour vos amitiés profondes.

En fin merci à mes parents, pour tout ce que vous faites...

Voici tous mes remerciements, je présente mes excuses à toute personne que j'ai peut-être ratée, merci à vous qui avait contribué de près ou de loin pour que ce travail se fasse dans de bonne condition !

Table des matières

1	Introduction générale et objectif	13
1.1	Introduction générale sur les chênes sessile et pédonculé	13
1.1.1	Généralités	13
1.2	Qualités du chêne.....	16
1.3	Croissance primaire et ramification.....	18
1.3.1	Croissance primaire	18
1.3.2	Ramification.....	20
1.3.3	Allocations : relations statistiques entre croissance primaire et ramification	29
1.4	Architecture génétique et analyse QTL	31
1.4.1	Architecture génétique.....	31
1.4.2	Généralités sur l'analyse QTL	31
1.4.3	Analyse QTL de la croissance	33
1.4.4	Analyse QTL de la ramification	34
1.4.5	Stabilité des QTL	34
1.4.6	Des QTLs aux gènes	36
1.5	Mécanismes génétiques influençant la ramification.....	37
1.6	Questions soulevées et objectifs	38
2	Analyse QTL de la ramification du chêne pédonculé en utilisant la tomographie à rayon X	41
2.1	Résumé	41
2.1.1	Contexte et objectifs	41
2.1.2	Méthodologie	42
2.1.3	Résultats principaux.....	42
2.1.4	Conclusions.....	43
2.2	Conclusions sur l'analyse QTL de la ramification du chêne observée par tomographie à rayon X.....	59
3	Stabilité de QTL dans deux environnements et selon deux méthodes d'observation	61
3.1	Introduction	61
3.2	Matériels et méthodes	62
3.2.1	Population et échantillonnage.....	62
3.2.2	Mesure	65
3.2.3	Analyse statistique	67
3.2.4	Détection et cartographie des QTLs	67
3.3	Résultats.....	69
3.3.1	Variation phénotypique.....	69
3.3.2	Interaction génotype × site.....	71
3.3.3	Détection des QTLs	72
3.3.4	Hotspots de QTLs	77
3.3.5	Interaction QTL × Environnement	78
3.4	Discussion.....	79
3.4.1	Variation phénotypique.....	79
3.4.2	Plasticité phénotypique	80

3.4.3	Détection des QTLs	82
3.4.4	Comparaison entre les deux analyses de QTL.....	83
3.4.5	QTL x Environnement	84
4	Analyse QTL de l'ontogénèse de la ramification et de la croissance	87
4.1	Introduction	87
4.2	Matériels et méthodes	90
4.2.1	Estimation des pousses annuelles	90
4.2.2	Mesure de la croissance	92
4.2.3	Détection et cartographie des QTLs	93
4.3	Résultats.....	94
4.3.1	Variation phénotypique.....	94
4.3.2	Détection des QTLs pour les traits de ramification standardisés par PA .	95
4.3.3	Détection des QTLs de la croissance	100
4.3.4	<i>Hotspots</i> de QTLs	100
4.3.5	Interaction QTL×E.....	101
4.4	Discussions	102
4.4.1	Standardisation par pousse annuelle	102
4.4.2	Différents mécanismes génétiques liés aux méristèmes primaire et secondaire	104
4.4.3	La détection des QTLs de la croissance.....	105
4.4.4	Interaction QTL × Environnement	107
5	Discussion générale	109
5.1	Méthodes d'observation de la ramification	110
5.1.1	Avantages et inconvénients de la tomographie à rayon X.....	110
5.1.2	Avantages et inconvénients de l'observation à l'extérieur	112
5.1.3	Des observations aux traits de ramification	112
5.2	Etat récapitulatif des QTLs détectés selon les trois études.....	113
5.3	Effet de QTL et taille de la population	114
6	Conclusions et perspectives	117
7	References bibliographiques	119
8	Annexes.....	133

Index des illustrations

Figure 1.1 Volume et nombre de tiges de chêne pédonculé et de chêne sessile et leur répartition en France.....	14
Figure 1.2 Image transversale d'un billon de chêne sessile montrant la trace (a) d'une branche séquentielle, (b) d'un bourgeon primaire, (c) d'un bourgeon divisé en deux bourgeons secondaires, (d) d'un gourmand. Extrait de (Morisset, 2012).....	22
Figure 1.3 Interprétation des images par le plugin « Gourmands ».	23
Figure 1.4 Reconstruction en 3D de la ramification à partir des traces observées par tomographie à rayon X, et rameaux observées à l'œil nu sur l'écorce.	26
Figure 1.5 Exemple de deux billons scannés par tomographie à rayon X avec les traces raméales comptabilisées.....	27
Figure 1.6 Quatre scénarios possibles d'interaction QxE qui peuvent être observés concernant l'effet des QTLs.	35
Figure 1.7 Signalisation hormonale et le contrôle du méristème axillaire et de l'initiation florale, avec BRC1 comme un intégrateur.	37
Figure 3.1 Comparaison des conditions climatiques mensuelles entre deux sites des années 2000 à 2014.	65
Figure 3.2 Réseau de corrélation pour les traits de ramification étudiés.....	71
Figure 3.3 Observation phénotypique des 126 géotypes communs aux deux sites....	72
Figure 3.4 Les cartes génétiques mâle et femelle avec les QTLs détectés.	77
Figure 3.5 Comparaison de l'effet de QTL significatifs entre deux sites.	79
Figure 3.6 Illustration graphique du bourgeon secondaire et des rayons ligneux.....	81
Figure 4.1 Schéma de l'estimation du nombre de pousses annuelles en fonction de la coupe des rondelles et de la distance entre la moelle et le premier cerne.	91
Figure 4.2 Les QTLs de la ramification standardisée par pousse annuelle et de la croissance, détectés sur la carte mâle et la carte femelle.....	100
Figure 4.3 Comparaison de l'effet de QTL significatif entre deux sites.	101
Figure 4.4 Comparaison de la localisation des QTLs de la croissance.	106
Figure 5.1 Images scannées de chênes de différent âge et de différentes espèces.	111
Figure 5.2 Histogramme du pourcentage de la variance expliqué par QTL. Extrait de (Hall et al., 2016).....	115

Index des tableaux

Tableau 1.1 Prix moyens par qualité relevés en forêt.	16
Tableau 1.2 Défauts caractérisant les différentes qualités du bois de chêne sur pied. .	17
Tableau 3.1 Comparaison des échantillons des deux études.	64
Tableau 3.2 Liste de traits et leur description.....	66
Tableau 3.3 Statistiques descriptives des traits de ramification basés sur les données non transformés.	70
Tableau 3.4 QTLs de ramifications détectées avec le modèle multi-environnement...	74
Tableau 4.1 Liste de traits et leur description.....	93
Tableau 4.2 Statistique descriptives des traits de la ramification standardisée par pousse annuelle et de la pousse annuelle basée sur les données non transformés du site BR.	94
Tableau 4.3 Statistiques descriptives des traits de la croissance sur les données non transformés du site CH et BR.....	95
Tableau 4.4 QTLs détectés pour les nombres de rameaux par pousse annuelle sur le site BR.	96
Tableau 4.5 QTLs détectés pour la croissance avec le modèle multi-environnements.	97
Tableau 4.6 Comparaison des groupes de liaison où les QTLs sont détectés pour chaque trait et selon les deux standardisations.....	103
Tableau 5.1 Nombre et PEV total de QTLs significatifs détectés pour les traits de la ramification dans les trois analyses QTL.	113

Index des annexes

Annexe 1 Exemples de gène candidat recensés par l'analyse bibliographique.....	135
Annexe 2 QTLs détectés respectivement sur le site CH et sur le site BR par le modèle un-environnement.....	137
Annexe 3 QTLs détectés par observation extérieur en utilisant le modèle multi-environnements et par tomographie à rayon X en utilisant le modèle un-environnement.....	139
Annexe 4 Comparaison de l'effet de QTLs significatifs sur les deux sites.....	140

Liste des variables

nPriBD : nombre de bourgeons primaires

nPriLBD : nombre de bourgeons primaires latents

nSeqBC : nombre de branches séquentielles

vSeqBC : volume total de nœuds de la branche séquentielle (cm³)

aSeqBC : angle d'inclinaison moyen des branches séquentielles par billon (degré)

nFork : nombre de branches séquentielles avec un angle d'inclinaison >45°

nEpiBC : nombre de branches épicorniques

vEpiBC : volume total de nœuds de la branche épicornique (cm³)

nSecBD : nombre de bourgeons secondaires

nSecLBD : nombre de bourgeons secondaires latents

nP : nombre de bourgeons primaires et de branches séquentielles

nLBD : nombre de bourgeons latents

nEpiS : nombre de ramifications épicorniques (les bourgeons latents et les branches épicorniques)

rEpiBC : rapport entre le nombre de branches épicorniques et le nombre de ramifications épicorniques, multiplier par 100 (%)

dLC : la différence entre la longueur exacte de la moelle de tronc et la distance directe la plus courte du début à la fin de la moelle (cm)

nPA : nombre de la pousse annuelle par billon d'environ un mètre entre la hauteur de 40cm à 140cm

IPA : longueur moyenne de pousses annuelles estimées (cm)

H : hauteur de l'arbre (cm)

D : diamètre de l'arbre à 130cm du sol (cm)

V : volume de tronc de l'arbre estimé (cm³)

1 Introduction générale et objectif

1.1 Introduction générale sur les chênes sessile et pédonculé

Préambule. Bien que mon travail ait porté uniquement sur le chêne pédonculé, je considèrerai également le chêne sessile dans cette introduction. En effet, ces deux espèces ont fait l'objet de nombreuses études à la fois botaniques et génétiques que j'aurai l'occasion de comparer aux miennes.

1.1.1 Généralités

Les chênes sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) et pédonculé (*Quercus robur* L.) sont deux essences arborescentes à feuilles caduques, qui appartiennent à l'ordre des *Fagales*, à la famille des *Fagacées* (*Fagaceae*), au sous-genre *Quercus* et à la section *Quercus* (= *Lepidobalanus*). Celle-ci comprend les Chênes blancs, les Chênes d'Europe, d'Asie et d'Amérique et d'Afrique du Nord. Les chênes sessile et pédonculé sont deux espèces diploïdes ($2n = 2x = 24$), 12 chromosomes venant de la mère et 12 du père.

Ces deux essences sont emblématiques des forêts européennes occupant les régions tempérées de l'hémisphère nord. Ce sont des essences qui ont fourni de multiples services et à ce titre ont particulièrement aidé au développement des sociétés humaines en Europe.

1.1.1.1 Aires de répartition

Le chêne pédonculé est une espèce européenne à tendance sub-océanique, répartie dans les climats océanique, sub-océanique et les climats continentaux assez modérés et humides. Le chêne pédonculé est très commun dans les plaines de toute la France (Figure 1.1), de Suisse et de Belgique, sauf dans la région méditerranéenne où il est très rare. C'est essentiellement un arbre de l'étage collinéen (plaines et collines) et de la base de l'étage montagnard ; il ne monte pas au-delà de 1300 m d'altitude.

Le chêne sessile est une espèce européenne avec une tendance plutôt subatlantique, très commune en Europe occidentale, qui se retrouve partout dans les plaines et collines de France sauf dans la région méditerranéenne (Figure 1.1) ; elle est assez rare dans le bassin aquitain. Le chêne sessile est commun dans presque toute l'Europe occidentale, mais il s'étend moins loin vers le nord-est que le chêne pédonculé. Il ne dépasse pas les 60° Nord en Norvège et atteint sa limite sud au centre de l'Espagne et au sud de l'Albanie. C'est une espèce de l'étage collinéen et à la base de l'étage montagnard, elle peut monter jusqu'à 1600 mètres d'altitude.

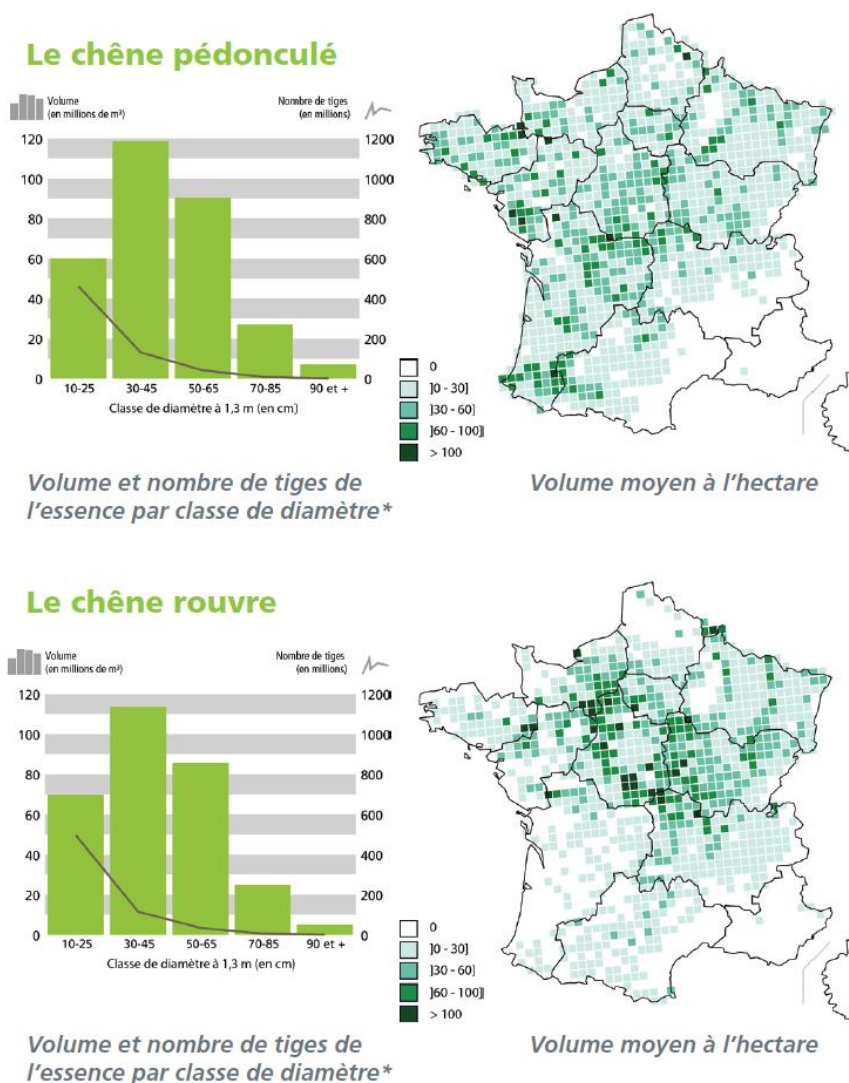


Figure 1.1 Volume et nombre de tiges de chêne pédonculé et de chêne sessile et leur répartition en France. Extrait de (IGN 2016).

1.1.1.2 Exigences écologiques

Les exigences climatiques et édaphiques des deux espèces sont différentes (Bacilieri et al. 1996; Belgrand 1983; Levy et al. 1986). Ces exigences sont très probablement liées, chez le chêne sessile, à des vaisseaux plus petits (Cochard 1992), et un système racinaire plus profond et plus développé par rapport à celui du chêne pédonculé (Bréda et al. 1993). Le chêne sessile est considéré comme plus résistant à la sécheresse et au fort ombrage du couvert que le chêne pédonculé (Becker and Lévy 1982). Leurs différentes préférences écologiques sont résumées dans le tableau suivant (C.D.A.F Chimay 2000) :

Besoins en	Chêne pédonculé	Chêne sessile
Lumière	Héliophile strict	Héliophile
Semis	<ul style="list-style-type: none"> coupe rase des taillis le premier hiver plein éclairage obligatoire dès la troisième année 	<ul style="list-style-type: none"> ombrage du couvert du taillis toléré durant 2 ans délivrance définitive des semenciers vers 5 à 8 ans
Adulte	<ul style="list-style-type: none"> préfère une croissance libre sans concurrence aérienne 	<ul style="list-style-type: none"> admet des densités plus élevées : caractère plus social
Richesse minérale	Exigeant <ul style="list-style-type: none"> préfère des sols fertiles, meubles et profonds 	Exigence limitée <ul style="list-style-type: none"> supporte des sols plus pauvres (acide ou calcaire) et plus superficiels
Alimentation en eau	Mésophile à hygrophile	Mésophile à tendance xérocline
Gland	<ul style="list-style-type: none"> Souffre moins d'un excès ou d'une remontée d'eau 	<ul style="list-style-type: none"> Tolère mieux les régimes hydriques alternatifs
Semis	<ul style="list-style-type: none"> Ne supporte pas une sécheresse momentanée 	<ul style="list-style-type: none"> Résiste beaucoup mieux à la sécheresse et accepte assez bien l'hydromorphie
Adulte	<ul style="list-style-type: none"> Résiste mal à la sécheresse estivale Tolère bien l'hydromorphie 	<ul style="list-style-type: none"> Supporte mieux un stress hydrique estival Supporte une hydromorphie temporaire

1.1.1.3 Importance en France

En France, les chênes pédonculé et sessile (ou rouvre), sont les deux espèces de chêne les plus répandues. Elles représentent 22% du volume de bois vivant sur pied dans la forêt française (IGN 2016). La France, avec ses 4,5 millions d'hectares du chêne, possède 30 à 40 % de la superficie couverte par ces deux essences en Europe. L'importance de cette surface permet à la France d'être le premier pays producteur de bois de chêne en Europe avec 591 millions de m³ de bois fort tige (IGN 2014) et le deuxième dans le monde, après les États-Unis. L'intérêt écologique, patrimonial et culturel est également très important.

1.2 Qualités du chêne

De façon générale, la qualité du bois de chêne est assez moyenne. Le classement qualitatif du chêne sur pied comporte 4 classes de qualité. La classe A est une classe de qualité exceptionnelle ; les bois sont dédiés à la production de merrains, de placages, pour la décoration intérieure, le mobilier, l'ébénisterie, les escaliers. Cette qualité est en proportion faible (5% environ des volumes, 2% étant de qualité merrain) mais assure les plus forts revenus forestiers. A titre d'exemple, l'ONF estime avoir réalisé en 2015, 100 millions d'euros de chiffre d'affaires sur le bois de chêne, dont 60 % à destination de la tonnellerie (Cahuzac 2016a).

Les bois de la classe B sont de 1^{ère} et 2^{ème} qualités et peuvent être utilisés en ébénisterie et menuiserie (cuisines) et pour la fabrication des merrains. La classe C fournit les avivés, des bois de charpente. La classe D est une classe de qualité industrielle : traverses, palettes, bois de chauffage. Le bois de chêne constitue un très bon bois de feu. Cette propriété a permis d'accompagner le développement industriel avant l'utilisation massive du charbon puis du pétrole et a entraîné la généralisation du régime du taillis. Cette utilisation reste largement mise à profit pour le chauffage domestique ou collectif, sous forme de bûches, de granulés ou pellets. La gamme des prix entre la qualité la plus faible (le bois de chauffage) et le bois de qualité A est de 1 à 100 en ordre de grandeur ; cet écart de prix s'agrandit au cours des années (Tableau 1.1).

PRIX MOYENS PAR QUALITÉ RELEVÉS EN FORÊTS (EN EUROS/M ³ /SUR PIED) - février 2017					
Qualité L ¹	Diamètre ²	Défauts ³	Utilisation	Prix ⁴	Évolution ⁵
Chêne					
A	3 m	○	Tranchage 1 ^{er} choix	560 et +	↗
A	3 m	○	Tranchage 2 ^d choix	425 et +	↗
B	3 m	●	Plot ébénisterie	345 et +	↗
B	1,20 m	●	Merrain	175 à 345	↗
B	3 m	● courbures, nœuds	Plot menuiserie	345	↗
C	3 m	●●	Plot dépareillé	180	⇒
C	2 m	●●	Avivés	70 à 95	⇒
C	3 m	●●	Charpente	76 à 95	⇒
C	3 m	●●	Châssis	43	⇒
D	2 m	●●●	Traverse	24	⇒
D	1,50 m	●●●	Palette	9	⇒

Tableau 1.1 Prix moyens par qualité relevés en forêt.

1. L : longueur minimum. 2. Diamètre en centimètre. 3. Un rond blanc : défauts exclus. Un rond bleu : légers défauts tolérés. Deux ronds bleus : quelques défauts acceptés. Trois ronds bleus : nombreux défauts acceptés. 4. Prix sur pied en euros/m³ 5. Evolution par rapport à novembre 2016. Extrait de (Rérat 2017).

Bien qu'une des plus valorisantes au sein de la filière forêt-bois, l'activité économique liée au bois de chêne reste fragile. La diminution des volumes de grumes de Chêne récoltées d'environ 23 % entre 2006 et 2012 (Wernsdörfer et al. 2013), l'export de grumes et la tendance à l'augmentation des prix du bois ces dernières années entraînent une pression forte sur la ressource et des difficultés d'approvisionnement, notamment pour les scieries et les merranderies (Cahuzac 2016b). Le bois de Chêne étant traditionnellement vendu sur pied lors d'enchères en forêt publique, des contrats d'approvisionnement en bois façonnés ont été récemment introduits « en phase d'essai ». Ces derniers concernent pour le moment des petits volumes pour la production de sciages. Quant aux divers usages du bois de Chêne, seul le marché du merrain a connu une augmentation dans le passé, alors que celui du tranchage a fortement diminué. Parmi les sciages, qui représentent la plus grande proportion du bois d'œuvre en termes de volume, le marché du plot (débit en plateaux) se porte encore le mieux par rapport aux autres sciages moins valorisants et en régression. En parallèle, le nombre de scieries de Chêne a été divisé par deux sur 25 ans (Robert and Généré 2010). Ces évolutions s'inscrivent dans un contexte mondial où la faible compétitivité française, notamment de la seconde transformation, entraîne une exportation de produits semi-finis, voire de la matière première (grumes) (Wernsdörfer et al. 2016).

Caractéristiques	Classement			
	A*	B	C	D
Dimensions minimales : Longueur Diamètre (médian sur écorce)	2,5 m 45 cm	3 m (merrain: 1,2 m) 40 cm	2 m 30 cm	Sans restriction Sans restriction
Branches vivantes ou gourmands Branches mortes Singularités sur écorce : Picots (Ø de 5 mm) Roses (nœuds recouverts) Broussins (ensemble de brindilles)	max. 1 par 2,5 m diam. ≤ 20 mm (1) Exclus 1 par 2,5 m (1) 1 par 2,5 m (1) 1 par 2,5 m (1)	Total max 120 mm (2)	Acceptées Diam. ≤ 50 mm par 2 m	Acceptées
Largeur de cerne (épaisseur de l'écorce)	fine écorce	Indifférent	indifférent	indifférent
Fil tors (cm/m)	≤ 5 cm/m	≤ 9 cm/m	Accepté	Accepté
Courbure (cm/m)	≤ 2 cm/m	≤ 4 cm/m	≤ 10 cm/m	Acceptée
Méplat (%)	≤ 10 %	Accepté	Accepté	Accepté
Gélivure	Exclue	Exclue	Exclue	Acceptée
Trous de vers pourritures Blessures	Exclus Exclus Exclus	Exclus Exclus Exclus	Accepté Exclus Accepté	Accepté Accepté Accepté
Valeur (par rapport à la classe C)	4,5 à 6,5	2 à 4,5	1 (0,5 à 1,5)	0,1 à 0,2

(1) OK s'il y a absence de toute autre singularité de branche.

(2) La somme du diamètre de ces singularités (branches vivantes, branches mortes, picots) est de 120 mm au maximum, étant entendu que le diamètre d'une branche vivante ne peut être supérieur à 60 mm et que le diamètre d'une branche morte ne peut être supérieur à 20 mm. Un picot est comptabilisé pour une valeur de 5 mm en diamètre.

* Sur pied, l'estimation de la qualité de bois classé en A n'est pas garantie; le risque de défaut au cœur de l'arbre est trop important et la largeur des cerne est en général inconnue. Seule l'expérience des coupes précédentes peut donner une information plus précise.

Tableau 1.2 Défauts caractérisant les différentes qualités du bois de chêne sur pied.
Extrait de (REF Jourez 2010).

Dans ce contexte, produire les quantités les plus grandes de bois de qualité supérieure est un objectif majeur de la production forestière, qui permet une valorisation optimale. Pour obtenir cette qualité supérieure, le sylviculteur doit limiter au maximum la présence des défauts tels que la mauvaise rectitude, les fentes, les blessures d'exploitation et les défauts liés à la ramification dont les branches basses, les nœuds recouverts proches de la surface (roses) et les gourmands ou autres épïcormiques (picots, broussins) (Tableau 1.2). Meadows and Burkhardt (2001) ont montré que les défauts liés aux branches épïcormiques pouvaient faire chuter d'une classe de qualité et de 13% le prix des grumes de *Quercus Phellos* aux Etats-Unis.

Il apparaît donc que la ramification est une source importante de défauts qui doit être contrôlée par la sylviculture et par la sélection d'un matériel génétique porteur de peu de défauts.

Nous abordons maintenant la ramification du chêne et la croissance primaire qui lui est structurellement liée.

1.3 Croissance primaire et ramification

1.3.1 Croissance primaire

Le chêne est monopodial : en l'absence d'accident, la croissance de la pousse ligneuse est exclusivement assurée par un même bourgeon terminal qui engendre une tige monopodiale (Barthélémy and Caraglio 2007). L'élongation annuelle aboutit à la formation d'une pousse annuelle (PA). Durant une année, le chêne peut présenter une croissance rythmique qui s'exprime par plusieurs périodes d'élongation, chaque période aboutissant à la mise en place d'une unité de croissance (UC). Les limites entre les périodes de croissance peuvent être détectées par des zones de ralentissement de croissance où les métamères sont très courts et par une couronne de cicatrices laissées par les écailles protectrices du bourgeon apical.

1.3.1.1 Effet génétique sur la croissance

Chez le chêne pédonculé, plusieurs études ont abordé l'effet génétique sur la croissance en hauteur et en diamètre au moyen du calcul de l'héritabilité. Une forte

héritabilité au sens large sur la hauteur (0, 87) et le diamètre (0,6) a été rapportée par Jensen (1993). Deux autres études plus récentes ont indiqué des faibles héritabilités individuelles de la hauteur (0,00-0,29) selon Banach (2011) et (0,00-0,39) selon Bogdan et al. (2017). Alors que les études génétiques sur la croissance ont déjà progressé dans les domaines de la transcriptomique et de l'expression transgénique chez certaines espèces forestières comme l'eucalyptus, le peuplier et le pin (Grattapaglia et al. 2009), chez le chêne, il y a encore très peu d'études. On peut toutefois citer deux études d'analyse QTL (quantitative trait loci) de Gailing et al. (2008) et Scotti-Saintagne et al. (2004) sur lesquelles je reviendrai. En ce qui concerne la famille étudiée dans cette thèse, des héritabilités au sens strict relativement faibles (0,04-0,23) ont été trouvées sur la croissance en hauteur, la longueur des UCs et le nombre d'UCs (Saintagne et al. 2004).

1.3.1.2 Effet des conditions de croissance

La croissance polycyclique dépend considérablement de l'environnement. Chez le chêne pédonculé, l'arbre pourrait développer jusqu'à 16 UCs dans l'année sous les conditions contrôlées (Lavarenne-Allary 1965). Dans les conditions naturelles, il pourrait produire 4-5 UCs pendant une saison de croissance si les conditions sont favorables. Par contre seulement une ou deux UCs se développent dans des conditions de croissance limitantes (Lavarenne-Allary 1965; Longman and Coutts 1974). A côté du nombre d'UCs, la deuxième composante importante pour la croissance annuelle en hauteur est la longueur des UCs. Plus particulièrement, c'est l'UC de la fin de la saison de croissance qui est plus la plus longue, plus longue que celle du début de la saison de croissance (Collet et al. 1997).

Comme le nombre d'UCs, la longueur des UCs est également contrainte par de nombreux facteurs environnementaux. Selon l'étude de Chaar and Colin (1999) sur des jeunes chênes qui développent trois UCs, les gelées tardives n'endommageant que la première UC (UC1), la plante va compenser sa croissance par le développement d'un bourgeon sub-terminal. L'enlèvement des feuilles, la limitation de ressources souterraines comme l'eau et les éléments minéraux vont réduire l'élongation annuelle en limitant la longueur de la deuxième UC (UC2) ou de la troisième UC (UC3). En revanche, la décapitation n'a pas d'effet sur la longueur des UC et des PA. Pour les ressources lumineuses, la réduction partielle de l'intensité lumineuse peut stimuler l'élongation des UC2 et UC3, alors que l'allongement des UC2 et UC3 diminue très fortement en dessous de 4% de lumière.

Par rapport au chêne sessile, le chêne pédonculé est connu pour sa demande en eau relativement plus forte et sa faible efficacité d'utilisation de l'eau (Ponton et al. 2002). La croissance radiale est plus sensible aux précipitations du printemps et de l'automne qu'à la température (Lebourgeois et al. 2004). Des résultats similaires ont été rapportés chez le chêne pédonculé (Arend et al. 2011) ; ce dernier a évoqué en plus une sensibilité de la croissance en diamètre au réchauffement de l'air.

1.3.2 Ramification

1.3.2.1 Définition de la ramification, des bourgeons axillaires, des branches ou rameaux

La ramification est le phénomène par lequel un axe « porteur » met en place latéralement des axes-fils. La ramification débute par la mise en place dans le bourgeon terminal, d'un primordium foliaire et d'un méristème axillaire à sa base. Un bourgeon, axe feuillé miniaturisé, protégé par des écailles, est considéré comme un axe à part entière (Romberger 1963). Les bourgeons axillaires se forment à partir des méristèmes axillaires. Les branches et rameaux sont des pousses feuillées développées à partir de ces bourgeons.

1.3.2.2 Ramification sylleptique

Le méristème axillaire déposé en même temps que la feuille axillante, peut donner directement une branche durant la période d'allongement de l'axe porteur sans passer par la formation d'un bourgeon. Ce type de branche est défini comme branche sylleptique (Hallé et al. 1978). La branche sylleptique est très fréquente chez certaines espèces comme le peuplier et le pommier. Elle est peu fréquente chez le chêne.

1.3.2.3 Ramification proleptique et ramification épécormique

Un bourgeon axillaire se forme à partir du méristème axillaire présent à l'aisselle de toute feuille ou écaille notamment écaille protectrice du bourgeon apical chez les dicotylédones (Fink 1999). Ce bourgeon peut expérimenter une période de repos entre deux périodes d'allongement à l'intérieur d'une saison de végétation ou une période de repos pendant l'hiver. Au moment de la mise en place de la deuxième UC dans le premier cas et de la reprise de croissance au printemps dans le deuxième cas, le bourgeon axillaire se transforme en pousse feuillée.

Ces deux derniers types de pousses feuillées ainsi que les rameaux sylleptiques constituent les branches primaires ou **branches séquentielles (SeqBC)** (Figure 1.4 e, f).

Une fois l'hiver passé, le bourgeon peut ne pas se développer en pousse et rester dormant ou plutôt latent durant un ou plusieurs autres hivers.

Ces bourgeons latents peuvent mourir et disparaître. Ils peuvent également se développer à un moment ou l'autre en pousse feuillée qui sera une pousse proleptique d'un type particulier qu'on appellera la **branche épicornique (EpiBC)** (Figure 1.4 g). On l'appellera également branche secondaire (Spiecker 1991).

1.3.2.4 Ramification épicornique et épicorniques

L'adjectif épicornique a été étendu au **bourgeon latent (LBD)** qui est également nommé bourgeon épicornique. L'adjectif épicornique a donné le substantif épicornique. Les épicorniques regroupent les bourgeons épicorniques et les rameaux épicorniques.

Les forestiers distinguent différentes pousses épicorniques selon leur dimension : les poils de longueur 5cm environ, non ramifié, comportant quelques UC ou PA ; le gourmand éventuellement ramifié, d'une longueur toutefois inférieure à 75 cm ; la branche gourmande d'une longueur de plus de 75 cm. Ces branches gourmandes quand elles sont nombreuses peuvent former un véritable manchon de branches en dessous du houppier normal ou houppier séquentiel ; ce manchon inférieur est parfois appelé houppier secondaire. Le picot est un axe court vivant (Figure 1.4 h), ayant perdu son extrémité apicale, et formé d'une superposition de bourgeons vivants. Cet axe peut s'épaissir fortement.

Les bourgeons épicorniques peuvent être isolés ou regroupés par moins de 5 ; on parle alors d'amas de bourgeons.

Un broussin est une catégorie « fourre-tout » qui inclut des amas de bourgeons de plus de 5 bourgeons latents, des gourmands ou branches gourmandes avec des bourgeons à la base, des accumulations de bourgeons, de poils, picots ou rameaux épicorniques.

Les bourgeons latents sont de deux types :

Bourgeon primaire latent (PriLBD) (Figure 1.4 a-d) : c'est un bourgeon qui est directement inséré sur son axe porteur en l'occurrence le tronc ; la trace dans le bois d'un

bourgeon latent primaire présente une trace vasculaire qui le connecte directement la moelle du tronc.

Bourgeon secondaire latent (SecLBD) (Figure 1.4 i-l): il est porté par un axe latéral qui est soit un bourgeon latent primaire, soit une branche séquentielle ou encore une branche épïcormique.

1.3.2.5 Observer la ramification

Pour étudier la ramification épïcormique, différentes méthodes ont été développées. Une première méthode est de comptabiliser les effectifs des différents types d'épïcormiques sur un tronc, une portion de tronc, par mètre de tronc... (Colin et al. 2008, 2012; Colin et al. 2010). Une autre méthode est la dissection. Ainsi dans l'étude de Fontaine et al. (2004), les traces épïcormiques ont été observées par dissection au moyen de machines à bois, dans le plan transversal et par tranche de 1 à 2 mm d'épaisseur, du billon de bois à la hauteur du défaut. Cette méthode est longue à réaliser et ne permet d'observer que des ramifications épïcormiques présentes à l'extérieur de tronc. Une nouvelle méthode a été développée avec la tomographie à rayon-X (Colin et al. 2010; Freyburger et al. 2007, 2009; Morisset 2012). Cette méthodologie donne une vision de l'intérieur du bois avec une quantification très précise des traces d'épïcormiques (Figure 1.2 et Figure 1.3).

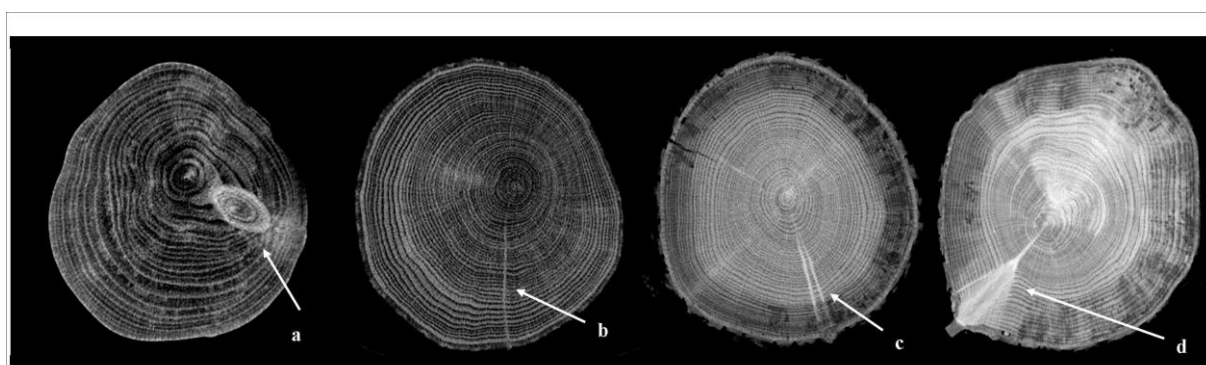


Figure 1.2 Image transversale d'un billon de chêne sessile montrant la trace (a) d'une branche séquentielle, (b) d'un bourgeon primaire, (c) d'un bourgeon divisé en deux bourgeons secondaires, (d) d'un gourmand. Extrait de (Morisset 2012).

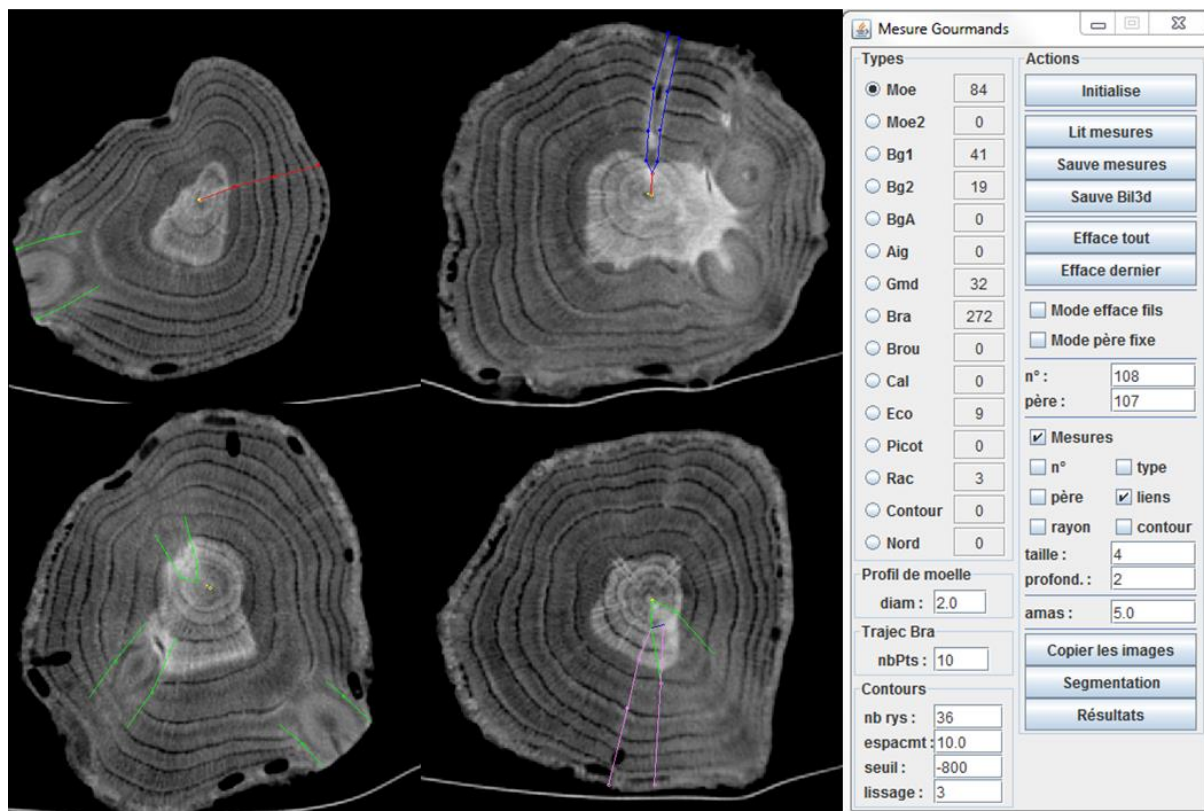


Figure 1.3 Interprétation des images par le plugin « Gourmands ». La trace du bourgeon primaire est marquée en rouge (en haut à gauche), le nœud du gourmand est marqué en bleu (en haut à droite), le nœud de la branche séquentielle est marqué en vert (en bas à gauche), la trace du bourgeon secondaire est marquée en rose (en bas à droite).

1.3.2.6 Les traces raméales

Les traces vasculaires de bourgeon épïcormique ont été étudiées chez le chêne sessile par Fontaine et al. (1999). Sous le microscope, la coupe transversale de la trace vasculaire de bourgeon sur l'écorce montre qu'une trace vasculaire de bourgeon est composée de quelques cellules de liber, d'un cambium, du xylème secondaire et de cellule parenchymateuses. A travers des coupes transversales sur le tronc au niveau du bourgeon épïcormique, Fontaine observe qu'un petit bourgeon épïcormique est connecté à la moelle du tronc par une trace vasculaire. Pour un grand bourgeon épïcormique, il peut y avoir une ou plusieurs traces vasculaires connectées. Ces traces se développent simultanément avec la croissance radiale pour assurer que le bourgeon ne soit pas englobé par l'écorce et reste au surface du tronc (Fontaine et al. 1999).

L'observation par tomographie à rayon X a été particulièrement mise en œuvre dans la thèse de Morisset (2012). La Figure 1.4 fournit un nombre limité de types de rameau

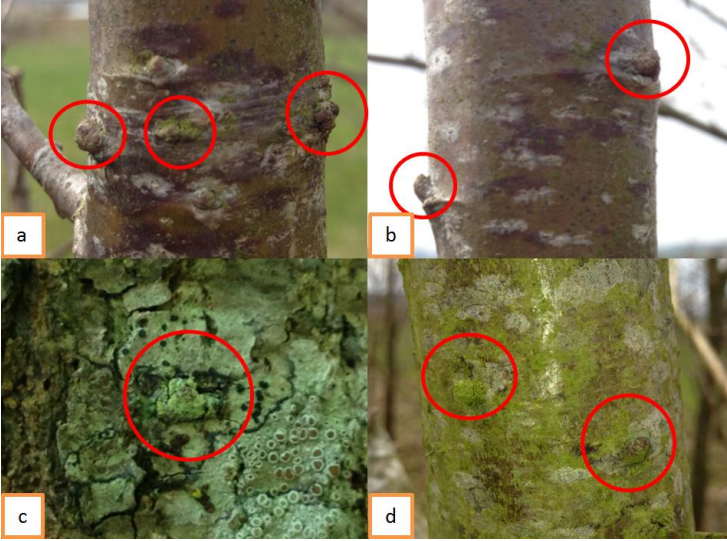


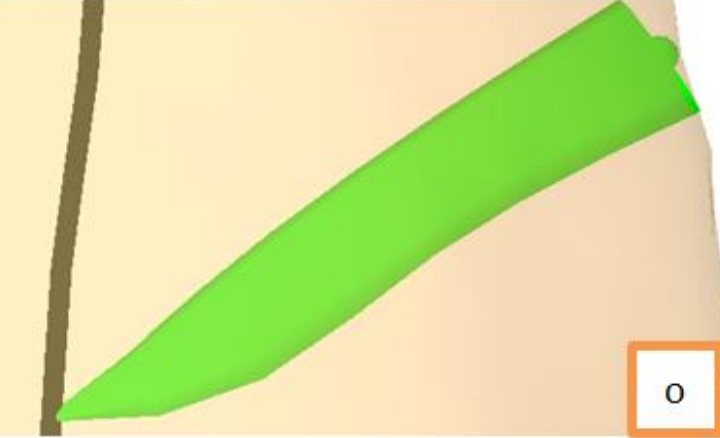
observables à l'extérieur et les vues 3D obtenues après interprétation des images scannées. Morisset (2012) distingue :

-la trace du bourgeon primaire latent : c'est une trace vasculaire qui connecte directement le bourgeon à la moelle du tronc (Figure 1.4 n). Elle peut s'arrêter au milieu du bois quand le bourgeon meurt et disparaît (Figure 1.4 m).

-la trace de la branche séquentielle est un nœud qui a une forme conique la pointe positionnée à l'insertion sur la moelle du tronc (Figure 1.4 o) ; dans le plan longitudinal radial, les nœuds ont un angle élevé par rapport à l'horizontale ; de rares nœuds sont horizontaux ;

-la trace de la branche épicornique : c'est un nœud horizontal, qui est connecté à la moelle du tronc par la trace vasculaire du bourgeon primaire latent (Figure 1.4 p) ou du bourgeon secondaire latent (Figure 1.4 q) qui a donné naissance à la branche épicornique ;

-la trace du bourgeon secondaire latent est également une trace vasculaire ; contrairement au bourgeon latent primaire, la connexion avec la moelle du tronc n'est jamais directe car les bourgeons secondaires se développent à la base d'un bourgeon primaire (Figure 1.4 r), d'une branche séquentielle (Figure 1.4 s) ou d'une branche épicornique (Figure 1.4 t).

Type de rameau	A l'œil nu	Par tomographie à rayon X
Bourgeon primaire latent		
Branche séquentielle		

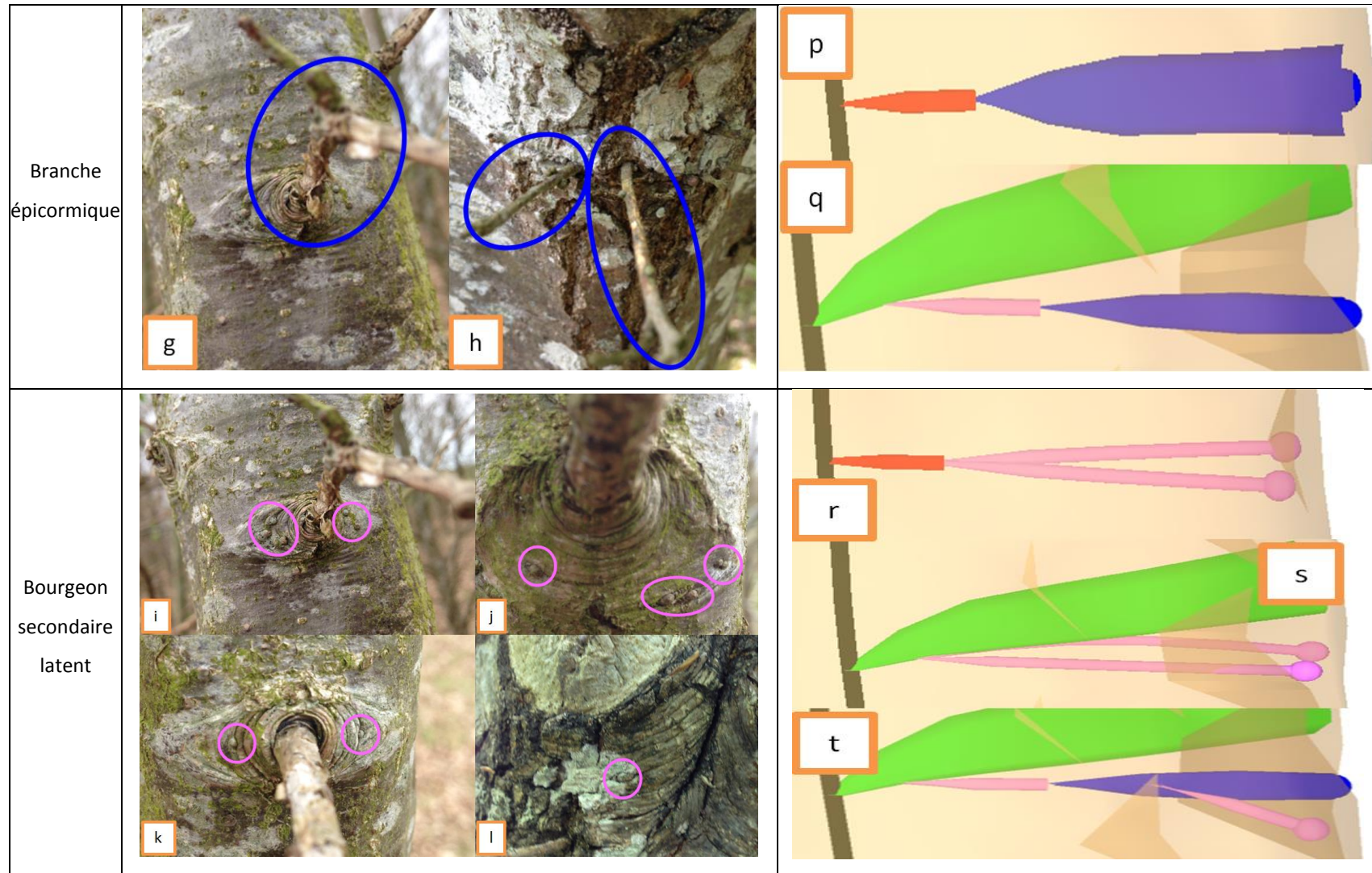


Figure 1.4 Reconstruction en 3D de la ramification à partir des traces observées par tomographie à rayon X, et rameaux observées à l'œil nu sur l'écorce.

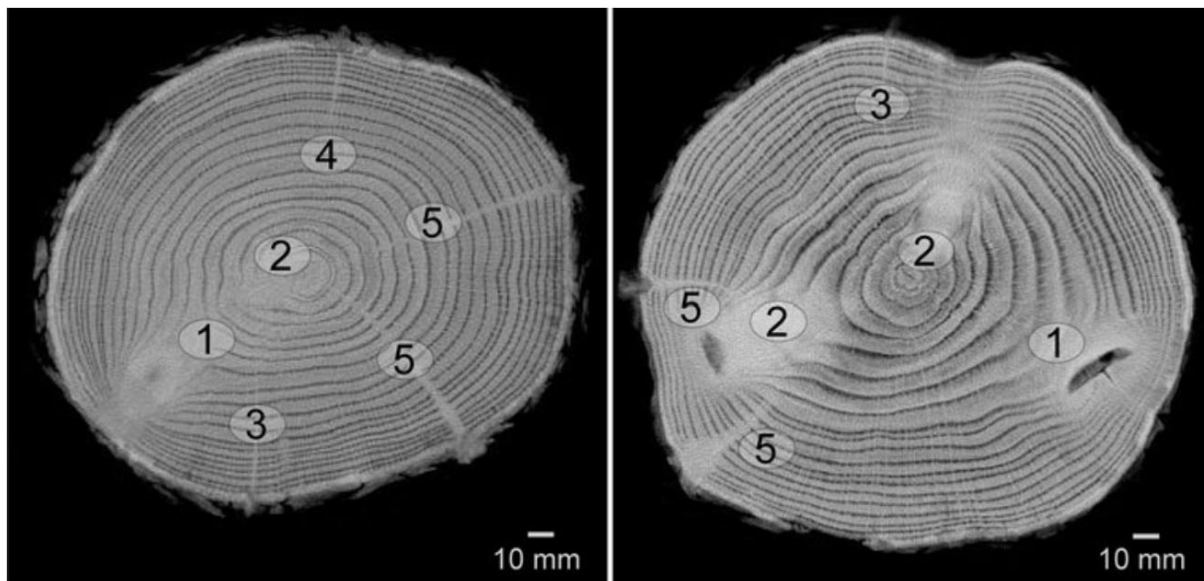


Figure 1.5 Exemple de deux billons scannés par tomographie à rayon X avec les traces raméales comptabilisées.

Type 1 : nœud de branche séquentielle sans épïcormique ; Type 2 : nœud de branche séquentielle avec épïcormiques ; Type 3 : trace de bourgeon épïcormique; Type 4 : petite trace de rameau épïcormique développé (le diamètre de trace <6,4 mm) ; Type 5 : trace de rameau épïcormique développé (le diamètre de la trace >6,4 mm). Extrait de (A. Meier and Saunders 2013).

Meier and Saunders (2013) ont également utilisé la tomographie à rayon X pour observer les traces raméales du chêne blanc (*Quercus alba* L.). Dans leur étude, les traces raméales observées ont été classées en trois grands types : les nœuds de branche séquentielle avec ou sans épïcormiques (Figure 1.5, Type 1 et 2) ; les traces de bourgeons non développés en rameaux (Figure 1.5, Type 3) ; les traces de bourgeons développées au picot ou en branche épïcormique (Figure 1.5, Type 4 et 5).

1.3.2.7 Ramification du chêne : effet des conditions de croissance

Comme l'environnement influence la croissance rythmique du chêne, la ramification est également sous l'influence des facteurs de l'environnement comme la lumière, l'eau et les éléments minéraux. Harmer (1989) chez le chêne sessile de 1 an a trouvé que la nutrition minérale influence le nombre de bourgeons axillaires qui se développent en branche séquentielle; un milieu riche en azote stimule la production de branches. Mais en général, le nombre de branches séquentielles est plus ou moins stable contrairement à la ramification épïcormique. Chez le chêne sessile, Fontaine et al. (2001) ont montré que parmi les 75

bourgeons axillaires par mètre que l'on trouve en moyenne, un tiers se développe en branche séquentielle, un tiers se maintient sur l'écorce comme bourgeon latent et un tiers meurt. Morisset et al. (2012) ont signalé que environ 50% des bourgeons axillaires se développent en branche séquentielle ; une moyenne relativement stable de 20 branches séquentielles par mètre a été observée sur des chênes âgés de 28 à 52 ans dans 5 sites expérimentaux testant différentes interventions sylvicoles. Un résultat similaire a également été obtenu chez le chêne blanc de 25 ans avec environ 20 branches séquentielles par mètre (Meier and Saunders 2013).

En ce qui concerne la ramification épïcormique, une forte densité du peuplement augmente significativement l'apparition des ramifications épïcormiques chez le chêne sessile (Colin et al. 2008) et le chêne pédonculé (Attocchi 2013). L'élagage pourrait diminuer temporairement le nombre total de branches épïcormiques sur l'arbre, mais cette intervention sylvicole peut également induire la production des nouvelles branches épïcormiques chez le chêne pédonculé (Attocchi 2013; Kerr and Harmer 2001) et chez le pècher (Gordon et al. 2006). D'ailleurs, un effet de la date et de la fréquence des élagages sur la ramification épïcormique semble n'exister que chez le pècher (Gordon et al. 2006). Dans une intervention d'élagage, l'exposition à la lumière est probablement un facteur important pour l'émergence de branches épïcormiques (Nicolini et al. 2000; O'Hara et al. 2008; Wignall et al. 1988). Le déficit en eau du sol et en glucides a été signalé comme ayant un effet négatif sur la branchaison épïcormique (Morisset et al. 2011; Negrón et al. 2014).

1.3.2.8 Effet génétique sur la ramification

L'environnement seul ne suffit pas à expliquer la variabilité de la ramification épïcormique. Les différents résultats obtenus sur la ramification épïcormique en réponse à l'éclaircie (Attocchi 2013) et la différence du nombre d'axes latéraux produits en fonction des cultivars (Costes and Guédon 2002) suggèrent une influence des caractéristiques génétiques de l'arbre individuel et des mécanismes physiologiques.

La variabilité génétique de la ramification épïcormique a été peu étudiée chez le chêne. Un faible effet provenance a été signalé sur la branchaison épïcormique (Jensen 2000) et les effectifs de bourgeons épïcormiques (Colin et al. 2010). Une forte héritabilité au sens large de 0,80 a été signalée chez des chênes pédonculés de 25 ans dans l'étude de Jensen (1993) qui propose un contrôle génétique fort sur la branchaison épïcormique. Une héritabilité au sens strict de 0,38 a été signalée la même année sur des descendance de demi-frères du chêne

pédonculé et du chêne sessile (Savill and Kanowski 1993). Quelques années plus tard, une héritabilité au sens strict ($h^2=0,57$) a été calculée par Jensen et al. (1997) sur le même trait et sur le même type de descendance chez des chênes sessiles de 19 ans. Récemment, Meier and Saunders (2013) ont montré que certaines familles de demi-frères de chêne blanc de 25 ans développent plus de bourgeons épïcormiques et moins de branches épïcormiques que d'autres familles. Toutes ces études suggèrent un contrôle génétique modéré sur l'effectif de branches épïcormiques du chêne. A titre de comparaison, on trouve une héritabilité très faible (0,03 au sens strict et 0,12 au sens large) sur la branchaison épïcormique chez le Teck (Callister and Collins 2008). A notre connaissance, la seule étude d'héritabilité du nombre de bourgeons épïcormiques a été menée chez le pommier par Segura et al. (2007), une héritabilité au sens large de 0,58 a été signalée sur le nombre de bourgeons latents.

En ce qui concerne la branchaison séquentielle, dans la même étude sur le pommier, Segura et al. (2007) ont rapporté un contrôle génétique fort sur le nombre de branches sylleptiques avec une héritabilité au sens large (H^2) de 0.71. Toujours chez le pommier, des résultats similaires ($H^2=0,57$ et 0,81) ont été signalés sur le même trait lors de deux années successives par Vanderzande et al. (2016). Chez le peuplier, une héritabilité au sens large de 0,65 du nombre de branches sylleptiques a également été signalée par Rae et al. (2004). Cette héritabilité de la branchaison sylleptique, de modérée à élevée, a aussi été confirmée dans l'étude de Marron et al. (2006).

1.3.3 Allocations : relations statistiques entre croissance primaire et ramification

Chez le chêne pédonculé, (Herrmann et al. 2015) ont rapporté que la croissance des racines et la croissance de la partie aérienne sont négativement corrélées. Brendel O. a également observé que la hauteur totale des plants est négativement corrélée avec le nombre total de branches sur les semis de 1 an élevés en serre, les plantes qui poussent plus vite développent souvent moins de branches (communication personnelle à propos d'une étude non encore publiée). La croissance de l'arbre suit clairement une stratégie précise d'allocations du carbone entre la partie aérienne et la partie souterrain, et également entre la croissance en hauteur et la ramification.

En revanche, le nombre de branches séquentielles devrait être positivement corrélé avec le nombre d'UCs car la plupart des branches séquentielles apparaissent en-dessous de la limite entre deux UCs (Colin et al. 2010). Le nombre de branches séquentielles par UC est positivement corrélé avec la longueur des UCs dans l'étude de Heuret et al. (2003) sur le chêne rouge de 5 ans. Colin et al. (2012) ont également signalé que le nombre de bourgeons axillaires et le nombre de bourgeons épïcormiques sont aussi positivement corrélés avec la longueur des PA chez le hêtre. Dans leur étude, une corrélation négative entre le nombre de branches épïcormiques et la croissance en diamètre a également été mise en évidence.

Les différentes méthodes d'observation et de mesure produisent des résultats différents qu'il faut soigneusement interpréter. Selon les études précédentes, le nombre d'UCs est positivement corrélé avec le nombre de branches séquentielles parce qu'il définit le nombre de limites d'UCs en dessous desquelles se développent plusieurs branches séquentielles. La longueur des UC et des PA est également corrélée avec le nombre de branches séquentielles parce que plus l'UC ou la PA est longue, plus il y a d'entre-nœuds, de bourgeons axillant ces feuilles et donc potentiellement de sites d'où peuvent émerger des branches. Si le nombre de branches séquentielles a été compté sur 1 mètre de tronc, le nombre de branches séquentielles doit être discuté avec la croissance rythmique en utilisant le nombre d'UC ou le nombre de PAs sur 1 mètre. Par exemple, un arbre qui pousse beaucoup donnera un faible nombre de PA avec ploycyclisme sur 1 mètre, et un arbre qui ne pousse pas beaucoup pendant plusieurs années donnera un grand nombre de PAs sur 1 mètre. Par conséquent, si le nombre de branches séquentielles est stable pour chaque UC entre les individus, l'arbre qui aura mal poussé possèdera bien sûr plus de branches séquentielles par mètre que l'arbre qui a bien poussé. En revanche, si le nombre de branches séquentielles par UC et par PA n'est pas stable entre les individus, au final on pourra avoir un nombre de branches séquentielles équivalent sur 1 mètre de tronc.

Vu que de nombreuses études montrent que la ramification se met en place en relation forte avec la croissance primaire, nous avons évoqué principalement la croissance primaire et la ramification dans ce chapitre. On discutera de la relation entre ramification et croissance secondaire dans le chapitre 4.

1.4 Architecture génétique et analyse QTL

1.4.1 Architecture génétique

L'expression d'un caractère phénotypique est sous la dépendance de facteurs génétiques et 'non génétiques', tels que les effets environnementaux (micro- et macro-environnementaux), épigénétiques ou encore stochastiques.

Comprendre comment les gènes influencent cette expression est l'objectif de l'analyse de l'architecture génétique. Celle-ci se caractérise par le nombre et la position des gènes qui contribuent au caractère phénotypique et à ses variations, les allèles existants, leur organisation notamment les patrons d'homozygotie, d'hétérozygotie, de pléiotropie, de dominance et d'épistasie, et ceci dans une large gamme d'environnements. L'architecture génétique est également caractérisée par la quantification des effets génétiques et de leurs variabilités. La fourniture de toutes ces informations est une tâche complexe qui nécessite des ressources génétiques et génomiques remarquables (Hansen 2006; Mackay 2001, 2004).

1.4.2 Généralités sur l'analyse QTL

Dans la nature, la plupart des traits sont des caractères quantitatifs à variation continue. Dans le cadre des études menées au début du 20^{ème} siècle (East 1916; Johannsen 1909), Paterson et al. (1988) a réglé le conflit entre les caractères quantitatifs et la théorie mendélienne par l'introduction du concept selon lequel les traits quantitatifs peuvent être le résultat de la ségrégation de facteurs génétiques multiples en interaction avec des effets environnementaux. Depuis la localisation de QTL chez la tomate en utilisant les marqueurs moléculaires publiée en 1988 par Paterson, l'analyse QTL est devenue un outil classique durant ces deux dernières décennies pour localiser sur le génome et quantifier le contrôle génétique des traits quantitatifs d'intérêt.

Un QTL est une région génomique identifiée statistiquement qui contient généralement un groupe de gènes qui affecte des caractères quantitatifs. Pour réaliser une analyse QTL, une carte génétique de l'espèce étudiée est indispensable. La construction d'une carte génétique nécessite : i) la création d'une descendance en ségrégation, ii) la

caractérisation moléculaire de la descendance et des parents, iii) l'utilisation d'outils d'analyse statistique pour estimer les distances génétiques entre les marqueurs moléculaires (Saintagne 2003). Selon les modalités de recombinaison génétique, plus la distance physique entre deux gènes est grande, plus les chances d'avoir une recombinaison sont grandes. Cette fréquence de recombinaison est présentée en centimorgan (cM), 1% de recombinaison représente 1 cM de distance génétique. Nous avons également besoin des valeurs phénotypiques du trait et de l'état allélique de chaque marqueur moléculaire de chaque génotype. Une analyse statistique nous permet de voir si la différence significative des valeurs phénotypiques d'un trait est liée à l'absence ou à la présence du marqueur sur l'ensemble du génotype. On parle donc d'un QTL du trait si les marqueurs d'une région génomique sont liés à ce trait. La détection de QTL nous permet d'évaluer l'architecture génétique en répondant aux questions :

- Combien de QTLs/gènes sont impliqués dans les traits étudiés ?
- Où sont ces QTLs/gènes sur le génome et quelles sont leurs fonctions ?
- Quelles sont leurs contributions dans la variation phénotypique du trait ?
- Quelles sont leurs effets quantitatifs sur le trait en question ?
- Le contrôle génétique du trait est-il régi par un seul QTL à effet majeur ou par plusieurs QTLs à effet mineur ? (Ici les effets majeurs ou mineurs se rapportent à la contribution de la variation phénotypique du QTL).

L'analyse QTL est donc une étape incontournable pour connaître théoriquement la liaison entre le trait quantitatif et son mécanisme génétique. Pour le côté pratique, l'analyse QTL est aussi un grand pas vers la sélection génétique comme la sélection assistée par marqueur (SAM). Avec les marqueurs moléculaires identifiées qui sont liés aux traits quantitatifs, la SAM est une sélection génétique relativement plus efficace et plus économe pour les essences forestières (Bundock et al. 2008; Neale et al. 1992). Les marqueurs seront particulièrement intéressants pour diriger les croisements entre individus, afin de contrôler les recombinaisons entre les différents génomes parentaux et d'aider à la sélection d'individus qui cumulent les allèles favorables provenant des différents parents de départ (Blanc 2006).

La gamme de méthodes pour identifier et utiliser les marqueurs moléculaires augmente continuellement. Cela a facilité le développement de la construction de cartes génétiques plus denses. Différents types de marqueurs moléculaires ont été utilisés comme les RFLPs (*Restriction Fragment Length Polymorphisms*) depuis 1980 (Botstein et al. 1980), les

AFLPs (Amplified Fragment Length Polymorphisms) (Vos et al. 1995), les RAPDs (Random Amplified Polymorphics) (Williams et al. 1990). Aujourd'hui plusieurs marqueurs beaucoup plus puissants sont utilisés, par exemple les Microsatellites et les SNPs (*Single Nucleotide Polymorphisms*) (Bodénès et al. 2016). Plusieurs méthodes statistiques ont également été développées pour détecter les QTL comme l'*Interval Mapping* (REF Lander Botstein 1989), le *Composite Interval Mapping* (Zeng 1994) et le *Multiple Interval Mapping* (Kao et al. 1999). Avec les marqueurs moléculaires évolués et les méthodes statistiques récentes, la détection des QTLs deviennent de plus en plus précise.

1.4.3 Analyse QTL de la croissance

L'analyse QTL avait déjà été abordée chez plusieurs espèces forestières comme l'eucalyptus (Freeman et al. 2013; Kirst et al. 2004), le peuplier (Du et al. 2016; Rae et al. 2008) et le pin (Kaya et al. 1999; Markussen et al. 2003). Dans la revue de Grattapaglia et al. (2009) sur la génomique des traits de la croissance chez les arbres forestiers, il a été rapporté que les QTLs liés à la croissance ont un effet relativement important et expliquent de 10% à 30% de la variation phénotypique. Un résultat similaire (chaque QTL explique de 15% à 23,5% de la variation phénotypique) a également été trouvé sur le diamètre du tronc chez le cerisier avec une population de 860 individus (Wang et al. 2015).

Chez le chêne, seulement deux études ont été réalisées sur l'architecture du contrôle génétique sur la croissance de l'arbre chez le chêne pédonculé. Gailing et al. (2008) ont détecté de nombreux QTLs sur les nombreux groupes de liaison pour la hauteur, le diamètre et la croissance annuelle en hauteur et en diamètre. Contrairement aux études chez les autres espèces d'arbre, la part de la variabilité phénotypique expliquée par ces QTLs reste petite à modérée (chaque QTL explique de 1,7% à 15,6%) sur une population de 192 individus. Sur les descendances que nous avons étudiées dans cette thèse, Scotti-Saintagne et al. (2004) a détecté les QTLs sur la hauteur, la longueur d'UCs et le nombre d'UCs avec environ 180 individus. Ces QTLs expliquent une part légèrement plus grande de la variabilité phénotypique (4,1%-18,7%) que ceux détectés dans l'étude de Gailing et al. (2008).

1.4.4 Analyse QTL de la ramification

Chez les arbres forestiers, nous trouvons une grande diversité de traits étudiés dans les analyses QTL. Dans la méta-analyse de Hall et al. (2016), les traits de 30 études de QTL ont été catégorisés en huit domaines : la chimie du bois, les propriétés physiques du bois, l'efficacité d'utilisation de l'eau, la phénologie, la tolérance au froid, les métabolismes secondaires, la résistance aux maladies et enfin la croissance. Par contre en termes de la ramification, le nombre d'articles est encore limité. Chez le peuplier, Bradshaw and Stettler (1995) et Wu and Stettler (1998) ont détecté des QTLs qui présentent des contrôles génétiques considérables sur le nombre et la longueur de branches sylleptiques et proleptiques. Les QTLs liés au nombre de branches par UC ont également été étudiés chez le pin (Shepherd et al. 2002). Chez le pommier, des QTLs liés au nombre de branches ont été détectés et expliquent de 16% à 26% de la variation phénotypique (Conner et al. 1998; Segura et al. 2009). Pour l'abricotier, un seul QTL a été détecté pour le nombre de branches ; ce QTL explique 14% de la variation phénotypique (Socquet-Juglard et al. 2013).

L'analyse QTL de la ramification épécormique n'a été abordée que dans l'étude de Segura chez le pommier (Segura et al. 2009). En fait, des QTL du nombre de bourgeons latents sur l'écorce ont été détectés avec plus de 20% de la variabilité phénotypique expliquée. L'architecture génétique de la ramification épécormique n'a jamais été étudiée chez les espèces d'arbre et donc jamais sur le chêne.

1.4.5 Stabilité des QTL

Avant d'appliquer la SAM, non seulement le nombre et l'effet des QTLs, mais également la stabilité des QTLs dans différentes familles, dans le temps et divers environnements doit être évaluée (Bradshaw and Grattapaglia 1994). Aucun QTL significatif de la croissance en hauteur commun n'a été détecté entre deux différentes périodes de mesure chez le peuplier (Bradshaw and Stettler 1995). Chez l'eucalyptus, la stabilité de QTLs à travers le temps et dans plusieurs sites a été abordée en ce qui concerne la croissance en hauteur et en diamètre. Seulement un QTL a été trouvé comme étant relativement stable à travers le temps ; en outre, ce QTL n'est pas très significatif (Bundock et al. 2008). Des expressions de QTLs de la croissance en hauteur et en diamètre totalement différentes selon les périodes ont été signalées chez le pin (Kaya et al. 1999; Plomion et al. 1996). Ces résultats suggèrent que les QTLs de la croissance ne sont pas stables dans le temps. Ceci est

probablement dû aux différents contrôles génétiques du même locus ou de différents locus impliqués dans le contrôle de la croissance en hauteur et en diamètre au cours du temps (Plomion et al. 1996). La stabilité des QTL dans différents environnements a également été étudiée sur la croissance du peuplier (Wu and Stettler 1998) puis chez le sapin de Douglas (Jermstad et al. 2001). Cependant, la stabilité des QTLs de la croissance et de la ramification dans différents environnements n'a jamais été étudiée chez le chêne.

Le point commun à toutes ces études est que l'analyse QTL a été réalisée séparément dans chaque environnement (ou traitement), et la stabilité de QTL a été discutée ensuite sur l'ensemble des QTLs détectés dans chaque environnement. Pour estimer l'interaction entre QTL et environnement (QTL×E ou Q×E), une nouvelle méthode qui détecte le QTL simultanément sur plusieurs environnements a été développée par Korol et al (1998). Cette analyse QTL multi-environnement permet non seulement d'augmenter la puissance de détection des QTL et la précision de la position des QTL, mais aussi de quantifier les effets des QTL dans différents environnements. Il y a encore très peu d'études qui ont utilisé cette méthode chez les arbres. Seul Rae et al. (2008) ont utilisé cette méthode pour quantifier et comparer l'effet de QTL de la hauteur, de la circonférence au collet et de la branchaison sylleptique sur trois différents sites à travers. Ensuite, des chercheurs ont qualifié l'interaction QTL×E par la comparaison des effets de QTL dans différents environnements. Plusieurs scénarios ont été définis (Figure 1.6) (Des Marais et al. 2013):

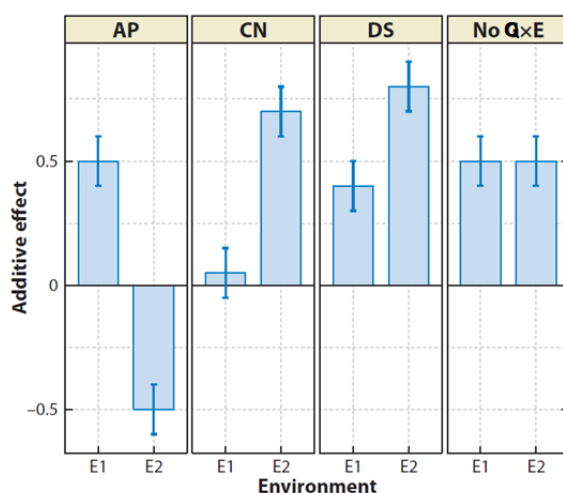


Figure 1.6 Quatre scénarios possibles d'interaction Q×E qui peuvent être observés concernant l'effet des QTLs.

AP, pléiotropie antagoniste. CN, neutralité conditionnelle. DS, sensibilité différenciée, No Q×E, pas d'interaction QTL×E. Modifié d'après (Des Marais et al. 2013).

1) L'effet d'un QTL est opposé dans un environnement par rapport à l'autre. On suggère que ce QTL est sous l'influence d'une pléiotropie antagoniste (AP : *antagonistic pleiotropy*).

2) L'effet d'un QTL est avéré dans un environnement et est nul dans l'autre environnement. Ce QTL est donc conditionnellement neutre (CN : *conditional neutrality*).

3) L'effet d'un QTL est significativement plus fort dans un environnement que dans l'autre. Ce QTL est considéré comme ayant une sensibilité différenciée (DS : *differential sensitivity*) dans des environnements différents. L'interaction QTL×E est donc claire.

4) Il n'y a pas de différence significative entre les effets du QTL dans un environnement et dans l'autre. Ce QTL est considéré comme un QTL constitutif, il s'agit d'un QTL stable par rapport à l'environnement.

1.4.6 Des QTLs aux gènes

Une fois que des QTLs ont été identifiés, on peut se focaliser sur des zones génomiques particulières où il existe une colocalisation de plusieurs QTLs. Dans ces zones particulières on cherche ensuite des fonctions et des régulations des gènes responsables du développement de la ramification. Deux stratégies différentes pourront être appliquées. La première stratégie est de lister les gènes candidats qui sont impliqués dans la régulation des traits d'intérêt et qui ont déjà été annotés chez d'autres espèces et de vérifier si ces gènes candidats sont colocalisés avec les QTLs que nous avons détectés (Rohde et al. 2011). La deuxième stratégie est d'analyser tous les gènes dans la zone de colocalisation de QTLs, en cherchant les fonctions de ces gènes avec des outils bio-informatiques (Monclus et al. 2012).

Pour mieux connaître les mécanismes d'adaptation à court et long terme aux contraintes biotiques et abiotiques lié au changement climatique global, un projet de séquençage GENOAK a été lancé sur *Quercus robur* en 2011 (Plomion et al. 2016). Ce projet a permis d'établir une séquence génomique de grande qualité pour le chêne pédonculé et d'identifier les gènes qui sont impliqués dans son développement et son adaptation aux différents environnements. Ceci permettra également d'appliquer les différentes stratégies mentionnées plus haut pour trouver les gènes qui coïncident avec les QTLs détectés de la ramification.

1.5 Mécanismes génétiques influençant la ramification

Les études sur les mécanismes génétiques intervenant sur le développement du bourgeon axillaire et de la branche séquentielle ont mis en évidence un grand nombre de gènes en évidence dans plusieurs espèces comme l'*Arabidopsis*, le noyer le pois etc.

Ces gènes sont associés à la régulation et à la signalisation des phytohormones et de leurs interactions (Figure 1.7) (Costes and Gion 2015; Leyser 2009; McSteen and Leyser 2005; Shimizu-Sato et al. 2009; Teichmann and Muhr 2015). En revanche, très peu d'étude ont été menées sur les mécanismes génétiques liés à la ramification épïcormique. On trouve seulement quelques références sur l'effet des hormones sur le développement de la ramification épïcormique. Par exemple l'auxine endogène peut empêcher le développement de bourgeons épïcormiques et un inhibiteur de transport de l'auxine (l'acide 2, 3, 5-triiodobenzoïque, TIBA) peut stimuler la production et l'élongation de branche épïcormique chez le chêne pédonculé (Wignall et al. 1987, 1988). Le benzyladénine (BA, cytokinine) et l'acide gibbéréllique (GA) n'ont pas d'effet sur le débourrement des bourgeons, mais ont stimulé la croissance de branches épïcormiques chez l'érable (Wilson 1979).

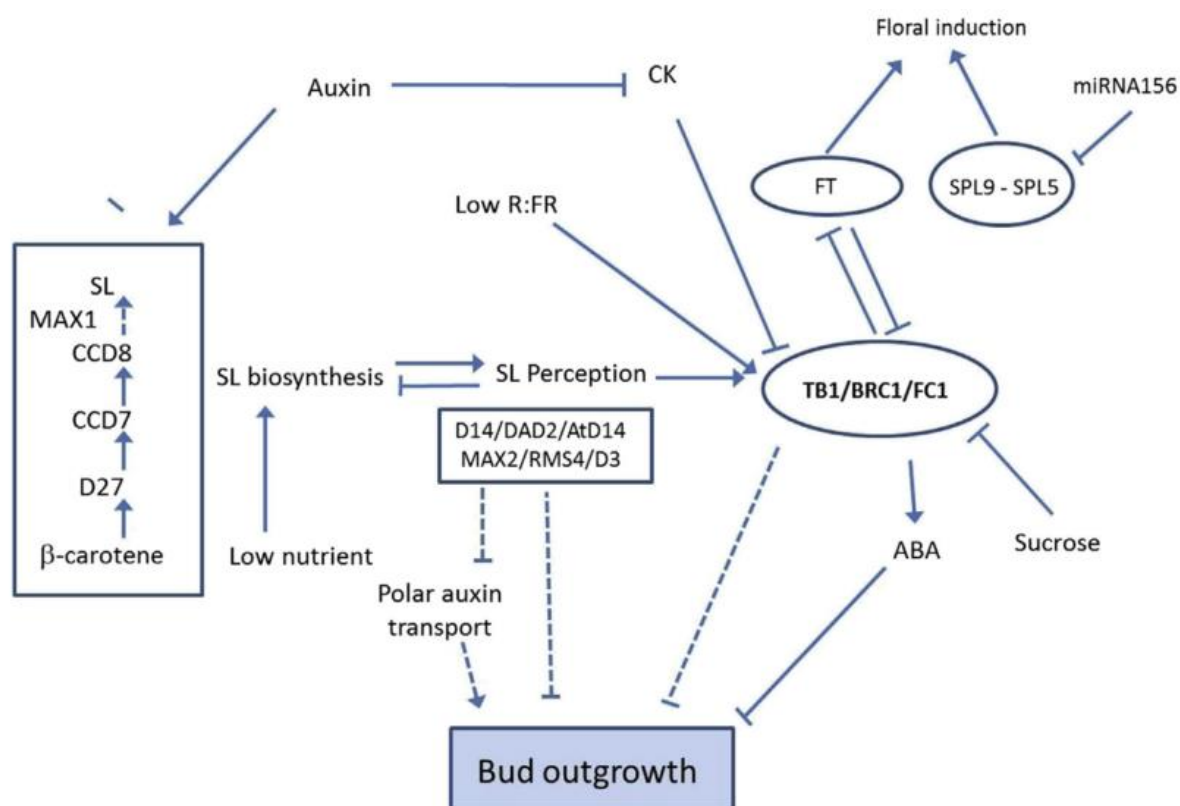


Figure 1.7 Signalisation hormonale et contrôle du méristème axillaire et de l'initiation florale, avec gène **BRANCHED1 (BRC1)** comme un intégrateur.

SL : strigolactone ; CK : cytokinine ; ABA : acide abscissique ; Low R:FR : faible ratio lumineux rouge clair / rouge sombre. Les lignes pointillées et les flèches indiquent la relation avec des résultats contrastés selon étude. Extrait de (Costes and Gion 2015), adapté de (Janssen et al. 2014; Rameau et al. 2015).

A côté des gènes de la signalisation et de la régulation hormonale, nous trouvons également des gènes comme HT1/2 (HEXOSE TRANSPORTER1/2) et SUT1 (SUCROSE TRANSPORTER1/SUC2) qui sont associés au sucre (Decourteix et al. 2008; Girault et al. 2010; Rabot et al. 2012), des gènes comme PHYB (Phytochrome B), CRY1 (Cryptochromes 1) et SPA1 (Suppressor of Phytochrome A1) qui sont associés à la lumière (Kebrom et al. 2006; Leduc et al. 2014; Weller et al. 2001) et des gènes qui sont directement impliqués dans l'initiation méristème axillaire comme LAS (LATERAL SUPPRESSOR), REV (REVOLUTA) et RAX1 (REGULATOR OF AXILLARY MERISTEMS1) (Greb et al. 2003; Müller et al. 2006; Otsuga et al. 2001). Au total, plus de 100 gènes issus de plusieurs espèces pourraient être sélectionnés comme les gènes candidats qui pourraient être impliqués dans la ramification du chêne (Annexe 1).

1.6 Questions soulevées et objectifs

L'état de l'art précédent nous a permis de soulever plusieurs questions non seulement sur la ramification qui influence fortement la qualité des chênes, mais aussi sur la relation entre la croissance et la ramification. Toutes les études d'héritabilité suggèrent un contrôle génétique modéré sur la ramification épïcormique. L'héritabilité, notion fort utile pour l'amélioration génétique, n'est qu'une des nombreuses caractérisations de l'architecture génétique. Cette dernière a été très peu abordée à propos de la ramification des arbres, jamais abordée à propos de la ramification épïcormique, et jamais à propos de la ramification séquentielle et épïcormique, chez les espèces présentant ces deux types, comme particulièrement le chêne.

L'objectif de cette thèse est de contribuer à la caractérisation de l'architecture génétique de la ramification séquentielle et de la ramification épïcormique chez le chêne, en relation avec la croissance primaire et secondaire.

Le contexte est extrêmement favorable dans la mesure où d'un point de vue méthodologique, la tomographie à rayon X nous permet d'observer des traces de bourgeon et

les nœuds à l'intérieur des troncs, que les branches ou bourgeons soient encore présents ou non à l'extérieur. D'un point de vue du matériel biologique la construction par l'UMR BIOGECO d'une famille de pleins-frères et de sa carte génétique nous permet de quantifier et cartographier le contrôle génétique de la ramification épicornique. Par ailleurs l'installation des clones de cette famille dans deux sites très différents en termes de géolocalisation, climat, densité et aménagement de la plantation permet d'analyser la stabilité des QTL. Avec la séquence génomique du chêne pédonculé décryptée, nous pouvons enfin examiner le mécanisme génétique de la ramification jusqu'aux gènes. Les avantages et les inconvénients de différentes méthodes d'observation sur la ramification peuvent être également évalués.

Nous avons donc séparé mes travaux en trois grandes parties.

D'abord dans le chapitre 2, nous avons étudié l'architecture génétique sur la ramification en utilisant la méthode d'observation par tomographie à rayon X.

Ensuite dans le chapitre 3, nous avons étudié la stabilité de ces QTLs de la ramification dans deux environnements différents et selon deux méthodes d'observation.

Dans le chapitre 4, nous avons étudié le contrôle génétique de la croissance en hauteur et en diamètre et la stabilité de leur contrôle génétique dans les 2 sites. La relation entre la croissance rythmique en hauteur et les QTLs de la ramification détectés a également été analysée.

Les chapitres sont relativement indépendants ; des points d'introductions et méthodologiques peuvent être requis dans chacun.

Enfin, un chapitre discussion et perspectives identifie les questions non encore résolues et formule de nouvelles pistes de recherche tandis qu'une conclusion clôt le rapport.

2 Analyse QTL de la ramification du chêne pédonculé en utilisant la tomographie à rayon X

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans le journal « Tree Genetics & Genomes ». Je propose ici une synthèse de l'article, en français et je l'enrichi par l'analyse d'un trait lié à la flexuosité du tronc, non présenté dans l'article.

2.1 Résumé

2.1.1 Contexte et objectifs

Une nouvelle méthode d'observation à l'intérieur du bois a été développée grâce à la tomographie à rayon X. Cette technologie permet de quantifier les traces de bourgeon et les nœuds de branche dans le tronc et de créer des traits des ramifications plus précis par rapport à ceux observés à l'extérieur des troncs. Des études génétiques de la ramification épïcormique chez le chêne montrent que le contrôle génétique est modéré (Jensen et al. 1997; Savill and Kanowski 1993). En fait, le déterminisme génétique sur la branche séquentielle a déjà été étudié chez le peuplier (Bradshaw and Stettler 1995; Wu and Stettler 1998) et le pin (Shepherd et al. 2002), mais il y a très peu de littérature qui met en évidence le contrôle génétique sur la ramification épïcormique chez les arbres forestiers. Le contrôle génétique du bourgeon latent a été seulement étudié chez le pommier (Segura et al. 2009). C'est ainsi la première fois qu'un déterminisme génétique a été mis en évidence pour la ramification épïcormique chez les arbres et aussi pour la branchaison séquentielle chez le chêne.

Dans ce contexte, l'objectif de cette étude est de quantifier le contrôle génétique sur la ramification du chêne et caractériser l'architecture de ce déterminisme génétique sur les chromosomes du chêne pédonculé. Pour cela, nous avons (1) estimé la variation phénotypique de la ramification du chêne pédonculé, (2) analysé des QTL pour chaque trait phénotypé et (3) analysé les colocalisations des QTLs liés aux différentes traits de ramifications en terme de dénominateur physiologique commun.

2.1.2 Méthodologie

Cet article est basé sur les résultats apportés par un dispositif expérimental d'une famille de pleins frères, obtenu par un croisement interspécifique de chêne pédonculé. Les observations internes des troncs des arbres échantillonnés ont été réalisées grâce à la tomographie à rayon X sur 332 billons (2 copies de 166 génotypes) récupérés après une éclaircie dans ce site expérimental. Les traits liés aux différents types de ramification (bourgeon primaire, bourgeon secondaire, branche séquentielle, branche épicornique) ont été mesurés en interprétant les images scannées. Pour chaque trait, une analyse QTL a permis d'évaluer si la variation du trait est liée à la présence d'un ou plusieurs marqueurs moléculaires et ainsi déterminer des endroits (loci) sur la carte génétique associés à la variabilité du trait observé.

En plus des traits liés aux ramifications présentés dans l'article précité, nous avons aussi mesuré le trait lié à la flexuosité du tronc, quantifiée par la différence entre la longueur exacte de la moelle de tronc et la distance directe la plus courte du début à la fin de la moelle (dLC) de la portion de tronc.

2.1.3 Résultats principaux

Les traits de ramification variaient considérablement. Des QTLs fortement significatifs ont été détectés pour les traits liés aux bourgeons latents et aux branches épicorniques. Six QTLs ont été détectés pour le nombre de bourgeons latents, et ces QTLs expliquent entre 5,2% et 6,6% de la variation phénotypique. Cela montre que le contrôle génétique du bourgeon latent s'exprime par des petits effets sur plusieurs chromosomes. L'ensemble de ces QTLs explique au total environ 30% de la variation phénotypique, mais ce chiffre risque d'être surestimé à cause de seulement deux répétitions de chaque génotype et du nombre faible de génotypes. Les QTLs qui expliquent plus de 10% de la variation phénotypique sont principalement détectés pour le trait lié aux bourgeons primaires. Pour les autres types de rameaux latéraux, très peu de QTLs ont été détectés. Seulement un QTL a été repéré pour le nombre de branches séquentielles avec 8,3% de PEV. D'ailleurs, aucun QTL significatif pour les branches épicorniques et le bourgeon secondaire n'a été détecté. Pour le trait « pourcentage de branches épicorniques développées », 4 QTLs expliquent au total 27,5% de la variance phénotypique. En revanche, nous n'avons pas détecté de QTL lié à la flexuosité du tronc.

Cela confirme que l'effet génétique sur les bourgeons latents et le développement des branches éplicormiques est relativement modéré. Le nombre de branches séquentielles n'est pas corrélé avec le volume total des branches séquentielles ni avec les autres types de ramification. Sur les chromosomes du chêne pédonculé, nous avons observé trois hot-spots qui regroupent les QTLs liés aux différents types de ramification.

2.1.4 Conclusions

Ces résultats montrent la possibilité de quantifier l'effet génétique et examiner l'architecture génétique liée à la ramification du chêne grâce à l'observation à l'intérieur du bois par tomographie à rayon X. Ces QTLs détectés montrent que le contrôle génétique des bourgeons latents et des branches éplicormiques reste modéré. Le contrôle génétique de la branchaison séquentielle est indépendant de celui d'autres types de ramification, car aucune colocalisation de QTLs n'a été trouvée pour à la fois le nombre de branches séquentielles et les autres types de rameaux latéraux. Ces QTLs qui ont un petit effet allélique se répartissent sur la plupart des chromosomes du chêne. Par conséquent la sélection génétique en vue d'améliorer la qualité du bois en réduisant l'effectif de la ramification éplicormique semble difficile à réaliser.

En revanche, sur certaines régions génomiques ont été mises en évidence des colocalisations des QTLs des bourgeons latents et des branches éplicormiques. Le contrôle génétique de la ramification éplicormique dans ces régions génomiques est probablement lié aux mécanismes de l'initiation du méristème axillaire et de la dormance du bourgeon.



X-ray computed tomography to decipher the genetic architecture of tree branching traits: oak as a case study

Jialin Song¹ · Oliver Brendel² · Catherine Bodénès³ · Christophe Plomion³ · Antoine Kremer³ · Francis Colin¹

Received: 30 June 2016 / Revised: 14 November 2016 / Accepted: 29 November 2016
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2016

Abstract A new method for obtaining internal views of tree trunks was recently developed using X-ray computed tomography (CT). This technology makes it possible to observe and measure rameal traces that are left by latent buds, sequential branches, and epicormic branches in the wood. Epicormic branches are undesirable for producing high-value solid wood, especially in *Quercus robur*, an important hardwood forest tree species in Europe, which is prone to epicormic branches that develop from abundant latent buds. For the very first time, branching-related traits deduced from X-ray CT observation make it possible to analyze the genetic architecture of oak branching through a quantitative trait locus (QTL) analysis. Highly significant QTLs were detected for traits related to latent buds and epicormic branches. The number and effect of these QTLs suggest a moderate genetic determinism for the formation of latent buds and the development of epicormic branches. Three hotspots were found, grouping QTLs for different branching traits. An analysis of the common physiological denominators of these coincident traits suggests that their genetic controls are related to either the regulation of the axillary meristem initiation or to bud dormancy. Conversely, the position of only the separate QTL

related to the number of sequential branches suggests an independent genetic control.

Keywords Pedunculate oak · Computed tomography · Epicormic · Latent bud · QTL

Introduction

Pedunculate oak (*Quercus robur* L.) is one of the most important hardwood tree species in Europe where it ranges from the north of Spain to Russia. In France, it is considered a dominant species, with over two million hectares of forest producing 7 million m³ of timber/year (IGN 2013). Oak timber is graded according to four quality classes (A, B, C, and D), which are strongly correlated with timber values, with the price varying 100-fold from class D to A (Forêts de France 2015). Sprouts and related defects (Colin et al. 2010a) are important factors affecting wood quality in oak species, causing up to a 13% reduction in timber value, with an average downgrading of one class (Meadows and Burkhardt 2001). In addition, epicormic branches (that develop from the latent buds) are a particular concern in terms of obtaining higher timber values. With this in mind, several forest management practices were proposed by Colin et al. (2012).

Besides the external observation of latent bud structures, several methods have been developed to observe lateral traces inside the trunk of a tree. In a study by Fontaine et al. (2004), 1- to 2-mm-thick serial transverse sections were made on wood samples containing epicormic traces. However, this method was only efficient when epicormic structures could be externally observed. The development of non-invasive methods, including optical scanning and X-ray computer tomography (CT), make the 3D visualization and quantification of wood structure accessible (Colin et al. 2010a). In particular,

Communicated by D. Grattapaglia

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s11295-016-1083-y) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Francis Colin
francis.colin@inra.fr

¹ LERFoB, INRA, AgroParisTech, 54000 Nancy, France

² EEf, INRA, Université de Lorraine, 54280 Champenoux, France

³ BIOGECO, INRA, University of Bordeaux, 33610 Cestas, France

a new method was developed using X-ray computed tomography (Fig. 1), allowing accurate observations of all rameal traces, both knots and bud traces, inside wood samples, even when these knots and traces are no longer visible on the stem surface. This methodology highlighted a strong correlation between the number of epicormics at the bark surface and the number of bud traces and rameal sequences near the pith of young sessile oak trees (*Quercus petraea*) (Morisset et al. 2012a). This correlation suggested that epicormics are not only dependent on environmental factors such as soil fertility (Harmer 1989) and light exposure (Chaar and Colin 1999) but also on the ontogenesis, mainly influenced by the primary growth.

The height growth of the main stem of an oak tree is monopodial. It is also polycyclic, meaning that more than one growth unit (GU) can develop within an annual shoot (AS), depending on age and environment (Heuret et al. 2000; Nicolini et al. 2000). Within each GU, axillary bud meristems frequently initiate a few unexpanded leaves and then stop their growth, forming small axillary buds in the leaf axil (Leyser 2009). This axillary bud, referred to as the primary bud (PriBD; Table 1), may have one of the following fates (Fig. 2): (i) it may persist as a latent bud that may remain inactive for several years and present a horizontal bud trace in the wood (primary latent bud (PriLBD)); (ii) it may develop into a sequential branch (SeqBC) the following spring, producing a sequential knot in the stem; or (iii) it may develop into an epicormic branch (EpiBC) from the latent bud several springs later, producing an epicormic knot in the stem. Within the stem wood, an epicormic branch is easily recognizable by its epicormic knot pith that is not directly connected to the pith of the main stem but, instead, indirectly connected through the horizontal trace of a latent bud (Morisset 2012). In addition to axillary buds, (iv) a secondary bud (SecBD) can develop at the base of any of the previous buds or branches and produce a bud trace (Fontaine et al. 1999; Colin et al. 2008). Secondary buds can only develop into epicormic branches or persist as secondary latent buds (SecLBD). Here, we use the general term “lateral” to designate the four types of traces (A, B, C, and D, illustrated in Fig. 2) and “epicormics (Epi)” to designate latent buds (PriLBD and SecLBD) and EpiBC. Using X-ray computed tomography, rameal traces within the trunk wood can be observed, making it possible to estimate the volumes of sequential and epicormic knots and to derive traits related to both sequential and epicormic branching.

Only a few studies have reported genetic variations of epicormics. A narrow-sense heritability of 0.38 was calculated for the number of epicormic branches in a young, open-pollinated progeny trial of *Q. robur* and *Q. petraea* (Savill and Kanowski 1993). A higher narrow-sense

heritability ($h^2 = 0.57$) was found for the same trait in a 19-year-old open-pollinated progeny trial of sessile oak (*Q. petraea*) (Jensen et al. 1997). Recently, the comparison between several half-sibs of 25-year-old *Quercus alba* showed that the families with fewer epicormic branches also had a lower number of epicormic traces and a higher number of latent bud traces, thereby suggesting genetic correlations among these traits (Meier and Saunders 2013). All together, these results strongly suggest that traits related to epicormic branches are under genetic control.

Furthermore, the analysis of the genetic architecture of branching-related traits, in terms of quantitative trait loci (QTL) would yield valuable knowledge to better understand their genetic determinism. Over the past 25 years, QTLs in forest trees were mainly focused on growth (poplar: Bradshaw and Stettled 1995; beech: Scalfi et al. 2004; eucalyptus: Freeman et al. 2013), bud phenology (poplar: Frewen et al. 2000; Fabbri et al. 2012; oak: Scotti-Saintagne et al. 2004), and other adaptive traits (e.g., in oak, water use efficiency (Brendel et al. 2008); tolerance of waterlogging (Parelle et al. 2007); rooting ability (Scotti-Saintagne et al. 2005); and stomatal density (Gailing et al. 2008)). For sequential branching traits derived from external observations, QTLs underlying sylleptic and proleptic branching were detected in poplar (Bradshaw and Stettled 1995; Wu 1998). Branch number per whorl was studied in pine (Shepherd et al. 2002). In fruit trees, a small number of large-effect QTLs related to the total branch number was also detected in apple (Conner et al. 1998; Segura et al. 2008) and in apricot (Socquet-Juglard et al. 2012).

In the QTL study of apple tree architecture, Segura et al. (2008) reported that the QTLs of latent buds on the trunk were detected in the same chromosome. In fact, two QTLs were detected in a very close region and explained 22% and 23% of the phenotypic variance, respectively. To the best of our knowledge, this is the only study that has been carried out to elucidate the genetic architecture of epicormic branching traits. The CT methodology allows not only the derivation of branching-related traits inside the trunk, but the screening of a sufficiently high number of individuals required for a QTL analysis as well.

In this context, the objective of this study was 2-fold: (1) to estimate the phenotypic variation of branching traits in a full-sib family of pedunculated oak, using X-ray tomography as a new method for observing rameal traces within the trunk and (2) to analyze coincidences of QTLs for the different measured branching traits in terms of their underlying physiological determinants. For this purpose, we took advantage of a thinning made in a full-sib cross of pedunculate oak from which parental genetic linkage maps were recently established using SNP markers (Bodénès et al. 2016).

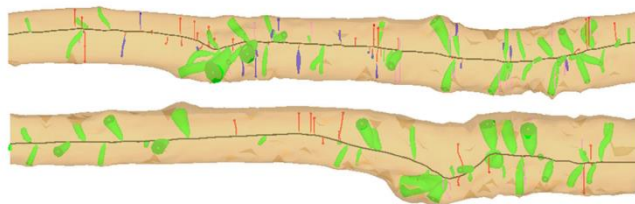


Fig. 1 3D reconstruction of two logs by Bil3D software. This 3D virtual image displays the pith of the log (in *black*) and the four lateral types (primary bud traces in *red*, sequential knots in *green*, epicormic knots in *blue*, and secondary bud traces in *pink*) inside the wood

Material and methods

Genetic material

We used a full-sib family of 166 offspring, which was obtained from an intraspecific cross of *Q. robur*. The male parent (accession A4) is located in a wooded parkland near Arcachon, France (44°40'N, 1°11'W); the female parent (accession 3P) is located at INRA's Pierroton Forest Research Station (44°44'N, 0°46'W). Rooted cuttings were produced from a clonal bank of 278F1s from which 207 genotypes (with approximately ten copies per genotype) were planted in 2000 in an INRA experimental site in southwestern France (Bourran: 44°20'N, 0°24'W). The clonal replicates of the mapped pedigree were planted according to a randomized incomplete block design (183 blocks with 12 cuttings each, for a total of 2196 individuals) (Saintagne et al. 2004). The replicates were planted

1.5 m apart in rows, and the rows were separated from each other by 4 m. During a systematic thinning in spring 2012, 1-m-long logs were recovered between 40 and 140 cm in height from two replicates of each of the 166F1s.

Genetic linkage map construction

High-density genetic linkage maps were established for both the 3P (female) and A4 (male) parents by Bodénès et al. (2016) using gene-based markers (SNP). A subset of SNP markers evenly distributed along the 12 linkage groups (LG) was selected in this study to reconstruct two new parental linkage maps for QTL analysis following the JoinMap procedure described in Bodénès et al. (2016). The male linkage map contains 341 markers and the female linkage map contains 345 markers (Table 2).

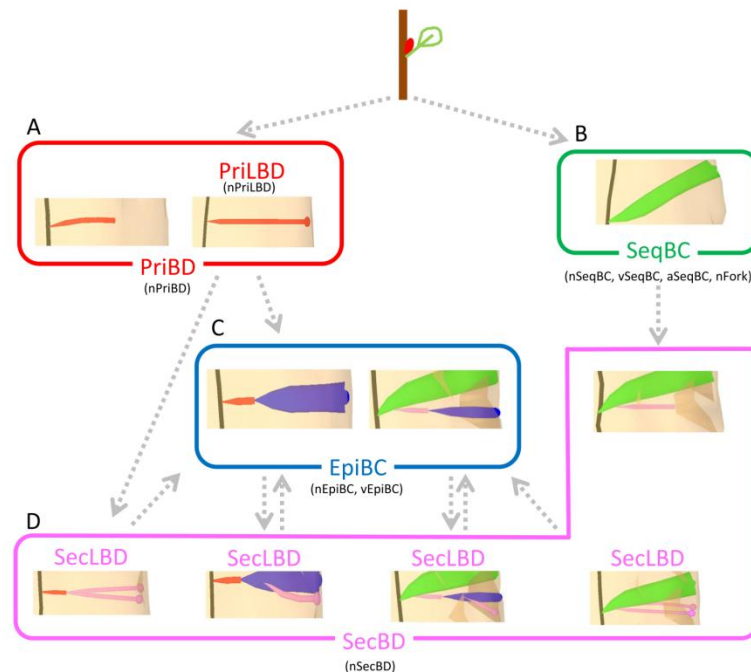
Table 1 List of the traits and their description

Lateral type	Trait	Description
Primary buds	nPriBD ^a	Number of total primary buds
	nPriLBD ^a	Number of primary buds having reached the bark
Sequential branches	nSeqBC ^a	Number of sequential branches
	vSeqBC ^a	Sum of sequential knot volume in 1 m (cm ³)
	aSeqBC	Mean inclination angle per log of the sequential branches (deg)
	nFork	Number of sequential branches with an inclination angle more than 45°
Epicormic branches	nEpiBC ^a	Number of epicormic branches
	vEpiBC	Sum of epicormic knot volume in 1 m (cm ³)
Secondary buds	nSecBD ^a	Number of secondary buds
Primary buds and sequential branches	nP ^a	Number of PriBD and SeqBC
All latent buds	nLBD ^a	Number of all of the buds having reached the bark (PriLBD and SecLBD)
Epicormics	nEpis ^a	Total number of all of the latent buds and epicormic branches (nLBD and EpiBC)
	rEpiBC	Ratio of nEpiBC to nEpis multiplied by 100 (%)

All numbers are per meter

^a The traits were standardized per 1 m of log length

Fig. 2 Fate of an axillary bud (representation of the four lateral types developed from the axillary bud by 3D virtual imaging). The pith is in black, and the four lateral types are presented as follows: A, Primary bud (*PriBD*) traces in red. Left, a primary latent bud that has stopped developing; right, a primary latent bud that has reached the bark (*PriLBD*); B, sequential branches (*SeqBC*) in green; C, epicormic branches (*EpiBC*) in blue; and D, secondary bud (*SecBD*) traces in pink. Upper right, a secondary latent bud that has stopped developing. Bottom, secondary latent buds that have reached the bark (*SecLBD*). In each lateral type, a pinhead reflects the fact that the bud trace or the knot has reached the bark. The studied traits are indicated in brackets below each lateral type and presented in Table 1



Phenotyping by X-ray tomography

X-ray computed tomography (CT) has been recently used for internal observations of oak logs (Xylosciences Platform, INRA Nancy-Lorraine). The CT scans the logs by 2.5-cm-

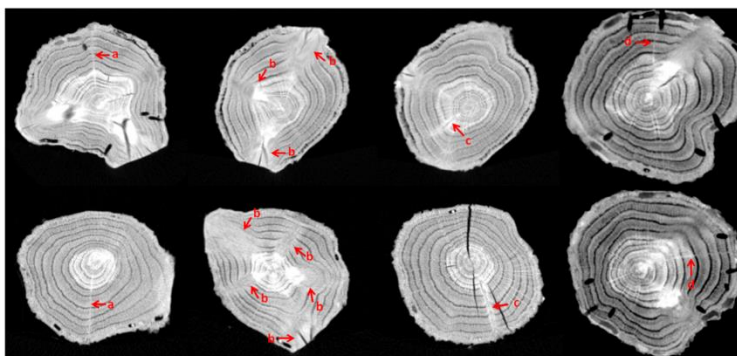
Table 2 Number of loci and size of the linkage groups

LG	3P		A4	
	Nb loci	LG size(cM)	Nb loci	LG size(cM)
LG1	31	52.5	26	54.4
LG2	46	84.2	46	102.4
LG3	22	53.4	25	61.3
LG4	26	57.8	17	63.7
LG5	35	61.6	31	70.1
LG6	27	52.1	30	62.7
LG7	27	50.9	24	57.8
LG8	30	61.8	32	66.8
LG9	26	56.8	26	56.2
LG10	21	54.7	29	58.2
LG11	24	50.4	29	59
LG12	30	50.7	26	56.1
Total	345	686.9	341	768.7

thick slices at a rate of 150 pictures/min. Woody materials are subject to X-ray attenuation due to their density and moisture. This is reflected by gray levels on the scan images: the denser and/or wetter the material, the brighter the image (Freyburger et al. 2007). Traces of four lateral types can be viewed (Fig. 3): (1) traces of primary latent buds, (2) knots of sequential branches, (3) knots of epicormic branches, and (4) traces of secondary latent buds.

All of the branching traces were manually marked by their successive positions on the scanned images using “Gourmand” (Freyburger et al. 2007), a plug-in developed under “ImageJ” open-source image-analysis software (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>). Several files of these quantitative data were then created. One of these files is used by Bil3D software (Colin et al. 2010a) to reconstruct a virtual log in a 3D image (Fig. 1). Based on the manual interpretation of the scanned images, the following branching descriptors were quantified (Table 1): (1) the number of primary buds (n*PriBD*) and the number of primary buds having reached the bark (n*PriLBD*); (2) the number of sequential branches (n*SeqBC*), the total volume of sequential knots in 1 m (v*SeqBC*), the average of the inclination angle of the sequential branches (a*SeqBC*), and the number of sequential branches with an inclination angle >45° (n*Fork*); (3) the number of epicormic branches (n*EpiBC*) and the total volume of

Fig. 3 Scanned images of a log showing the traces of the four lateral types: **a** primary latent buds, **b** sequential branches, **c** epicormic branches, and **d** secondary latent buds



epicormic knots in 1 m (vEpiBC); and (4) the number of secondary buds (nSecBD). The number of secondary buds having reached the bark (SecLBD) was not considered because most of the SecBD are maintained as secondary latent buds. Based on these descriptors, the following branching traits were calculated: the number of laterals directly related to the pith (nP), the number of latent buds on the bark (nLBD), the total number of epicormics (nEpi), and the ratio between the number of epicormic branches and the sum of epicormics (rEpiBC). All of the branching traits and the knot volume trait were standardized per 1 m of log.

Basic statistical analyses

The normality of the phenotypic values was visually inspected (Online resource 1). In the case where trait distribution strongly departed from normality, the trait value was log-transformed using a natural logarithm:

$$Z = \ln(X + 1)$$

where Z is the transformed trait value and X the original trait value. “ln” was attached to the trait name for transformed traits.

The correlation matrix between all the traits (Online resource 2) was obtained with R (R Core Team 2015). The correlation network of the branching traits was performed with the “qgraph” R package (Epskamp et al. 2012). The phenotypic correlation analysis was also carried out with a dataset in which the outliers were removed. A similar result was obtained, showing that outlier data did not considerably influence the correlation structure.

The complete full-sib plantation was set up as a randomized incomplete block design. However, the samples used in this study were recovered from a thinning campaign. Therefore, the samples did not sufficiently represent the original block setup. Thus, to test a block effect a posteriori, the

plantation was divided into seven blocks of similar size, with between 40 and 50 individuals in each. The main effects were estimated by two-way ANOVA, using the following linear model:

$$Y_{ij} = \mu + G_i + B_j + \epsilon_{ij}$$

where Y_{ij} is the observed phenotypic value of the trait, μ the overall mean, G_i the genetic effect of genotype i , B_j the effect of block j , and ϵ_{ij} the error term.

A significant block effect was detected for the following traits: nPriBD, nPriLBD, vEpiBC, and rEpiBC. For each of these traits, the proportion of the variation explained by the block effect was calculated by the ratio of the sum of squares of the block effect to the total sum of squares. The part of the variation explained by the block effect was very low (ranging from 3% to 5%). In addition, the QTL detection did not show any difference between these traits adjusted by block effect and the same traits without adjustment. The artificial block effect B_j was thus omitted and the mean value for each genotype was used for QTL analysis.

QTL detection

The QTL detection software MultiQTL (University of Haifa, <http://www.multiqtl.com/>) was used considering a single-trait QTL model for each trait. The multiple-interval mapping method (MIM; Kao et al. 1999) with 500 to 1000 permutations was used to detect QTLs and their respective position (L), the allelic substitution effect (effect), the significance of detection at the linkage group level (p_C), and the percentage of explained variance (PEV). The mean and the standard deviation of the QTL positions (L_{BS} and L_{BS_SD}) as well as the 95% confidence interval were calculated by bootstrap analysis with 1000 resamplings. Because the allelic phase was unknown in the mapping population, we could only compare the direction of allelic effects within chromosomes. A QTL

with a type I error at the linkage group level (p_C) below 5% and an allelic effect significantly different from zero (95% confidence interval not overlapping zero) was considered a “putative” QTL (but still statistically significant). For “highly significant” QTLs, a more stringent type I error at the genome level (p_G) below 5% was used. It was estimated as:

$$p_G = 1 - (1 - p_C)^{M/m}$$

where M is the total number of markers on the map and m is the number of markers in a given linkage group (Scotti-Saintagne et al. 2004).

Only “highly significant” QTLs are presented in the “Results”. Putative QTLs will only be presented when they are co-localized with hotspots of highly significant QTLs. A multivariate QTL analysis of highly correlated traits (Korol et al. 1998) was carried out using the multi-trait approach of the MultiQTL software.

The graphical representation of the linkage groups and QTL positions was drawn with MapChart software (Voorrips 2002), using four QTL positions: (1) the position estimated by MIM (L); (2) the position calculated by bootstrap (L_{BS}); and (3) the two positions corresponding to the limits of the confidence interval at 95% calculated by bootstrap. To compare the position of QTLs detected on the male and female map, the composite genetic linkage map constructed by Bodénès et al. (2016) was loaded into Biomecator V3.0 (Sosnowski et al. 2012). The detected QTLs were projected on this composite map.

Results

Phenotypic variability and correlation structure

We found an average of 26.8 primary latent buds, 33.9 sequential branches, 29.9 epicormic branches, and 14.1 secondary latent buds/m (Table 3). On average, around 60% of the primary branching was sequential branches. A total of 19.4% of the latent buds led to epicormic branches, and over 80% of the epicormics were latent buds. A high level of variation was observed for all of these traits among the 332 logs recovered from the 166 genotypes. For instance, the number of primary buds ranged between 2.8 and 68.1, while the number of epicormics ranged between 6.6 and 189.8. All branching traits considerably varied except those related to sequential branches: nSeqBC, aSeqBC, and nP showed the lowest coefficient of variation (<30%) compared with the other branching traits (>40%).

Strong correlations were found for traits related to primary buds (nPriBD, nPriLBD, nP, nLBD_In, and nEpi) with $R^2 > 0.5$ (Fig. 4). These five traits were combined to carry

out a multi-trait QTL analysis (MUTLI5). Furthermore, nSecBD_In, nLBD_In and nEpi, related to secondary buds, were also strongly correlated among each other ($R^2 > 0.75$), and were thus also combined for a multi-trait analysis (MULTI3).

There was no correlation between any of the traits related to sequential branches and all the other branching types (Fig. 4). There was also no correlation between the nSeqBC and the vSeqBC, whereas the nEpiBC was correlated with the vEpiBC ($R^2 = 0.38$). The only correlation within the sequential branch trait is between the nSeqBC and the mean aSeqBC. However, this correlation was quite low ($R^2 = 0.18$).

Genetic architecture of branching traits

A total of 29 highly significant QTLs were detected among 61 putative QTLs distributed on five linkage groups (LG3, LG4, LG6, LG8, and LG11) for the female and on five LGs (LG1, LG3, LG6, LG7, and LG8) for the male. We found at least one putative QTL on each linkage group (LG), either on the female or on the male map. Each highly significant QTL explained from 5.2% to 11% of the phenotypic variance (Table 4). Most QTLs were detected for nLBD (i.e., six QTLs for the number of all of the buds having reached the bark), followed by nPriLBD (i.e., four QTLs for the number of primary buds having reached the bark). Both traits also showed the highest total percentage of explained variance for the highly significant QTLs detected (>30%). Four highly significant QTLs were also found for nFork, nEpi, and rEpiBC.

Regarding PriBD, two highly significant QTLs were detected for nPriBD on LG 6F with a positive allelic effect (Table 4), and on LG 7M with a negative effect. These two QTLs explained 9.1% and 10.8% of the PEV, respectively. For nPriLBD, a trait highly correlated with nPriBD, from 5.6% to 10.3% of the PEV was explained by four highly significant QTLs. These QTLs presented a negative effect on LG 3F, 11F, and 7M, and a positive effect on LG 6F.

Regarding sequential branches (SeqBC), only one highly significant QTL was detected with a PEV of 8.3% (Table 4), and this QTL did not co-localize with any other QTLs. Only one of three QTLs of aSeqBC was highly significant, with 9.8% of the PEV. It was located on LG 6M. For the trait “nFork,” which quantifies the number of sequential branches with a small branching angle, four highly significant QTLs were detected, explaining from 5.5% to 8.1% of the PEV on LG 3F, 4F, 6F, and 8M, respectively.

Regarding EpiBC and SecBD, only one QTL for vEpiBC was highly significant, with 9.3% of the PEV on LG 11F (Table 4). No highly significant QTL was detected for nEpiBC and nSecBD.

For the trait nEpi, which was calculated by adding the epicormic branch number and the latent bud number, highly

Table 3 Descriptive statistics of tree branching traits based on untransformed assessment data

Lateral type		Mean	SD	Min	Max	CV
Primary buds	nPriBD	26.8	12.6	2.8	68.1	0.47
	nPriLBD	19.3	10.2	1.1	59.3	0.53
Sequential branches	nSeqBC	33.9	7.8	14.5	64.2	0.23
	vSeqBC	240.1	135.0	9.5	738.4	0.56
	aSeqBC	17.8	4.7	4.0	29.5	0.26
	nFork	2.1	1.6	0.0	8.0	0.75
Epicormic branches	nEpiBC	9.8	7.2	0.0	48.9	0.73
	vEpiBC	3.4	3.8	0.0	27.8	1.12
Secondary buds	nSecBD	14.1	14.4	0.0	118.2	1.02
Primary buds and sequential branches	nP	58.4	13.4	31.2	104.4	0.23
All latent buds	nLBD	29.9	19.6	1.7	148.0	0.66
Epicormics	nEpis	50.7	28.6	6.6	189.8	0.56
	rEpiBC	19.4	9.3	0	45.1	0.47

For the abbreviations and units, see Table 1

SD standard deviation, CV coefficient of variation

significant QTLs were both observed on the male and female maps of LG 6 (Table 4). On LG 7M, the QTL of nEpis had the highest contribution to the PEV in this study (11%), with a negative effect. For rEpiBC, which represents the proportion between nEpiBC and nEpis, four highly significant QTLs explained from 5.2% to 9.1% of the PEV. Two of them were observed on the male and female maps of LG 3 (Online resource 3) and had a positive effect; the other two were located on LG 1M and 8M, respectively, and presented a negative effect.

Hotspots between QTLs

QTL hotspots were mainly observed on LG 6, 7, and 8 (Fig. 5). These QTL co-localizations were expected since a significant phenotypic correlation was initially observed between these traits.

From the composite map, it can be seen that co-localized QTLs on the male and female maps on LG 7 were concentrated in a small homologous genomic region (Online resource 4), with traits related to primary buds, whereas for LG 6 and 8, the

Fig. 4 Phenotypic correlation network for tree branching traits. Node colors indicate lateral type-related traits: primary buds (red), sequential branches (green), epicormic branches (blue), secondary buds (pink), and combination traits (multicolor, each color corresponds to the combination of lateral types). Lines connecting nodes represent significant correlations between traits ($p < 0.05$). The coefficients of determination are presented with a green line. Line thickness reflects the magnitude of the coefficients of determination

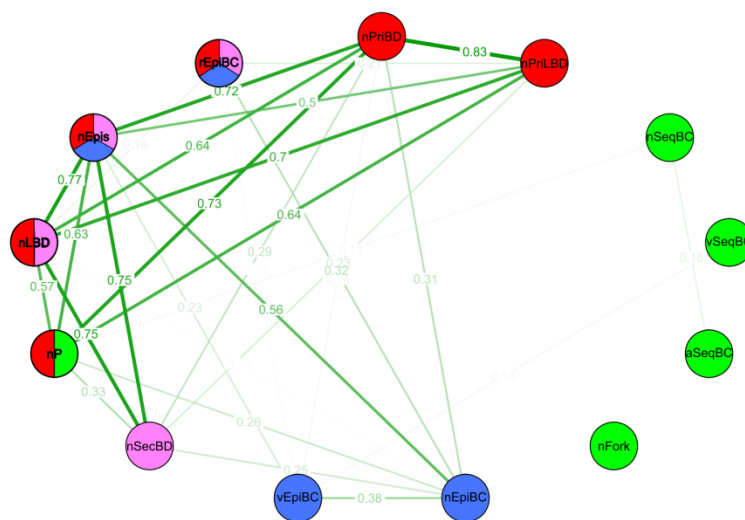


Table 4 QTLs of tree branching traits detected with single-trait analysis in the full-sib family of *Quercus robur* (3P × A4)

Lateral type	Trait	LG	MAP	LOD	PEV	Effect	L _{BS}	L _{BS} _SD	L	p _G
Primary buds	nPriBD	6	F	4.12	9.1	6.1	12.71	10.20	10.39	0.0006
	nPriBD	6	M	1.67	3.9	4.0	45.32	15.90	59.89	0.4290
	nPriBD	7	F	1.77	3.8	-3.9	10.75	10.10	9.78	0.3615
	nPriBD	7	M	4.11	10.8	-6.7	8.60	6.40	6.49	0.0007
	nPriBD	8	F	2.89	6.3	5.0	15.41	11.10	10.02	0.2073
	nPriBD	11	F	2.63	5.9	-4.9	5.81	7.70	2.60	0.1345
	nPriLBD	3	F	2.80	5.6	-3.8	30.74	7.40	35.69	0.0008
	nPriLBD	6	F	4.99	10.3	5.2	12.67	8.00	10.39	0.0006
	nPriLBD	7	F	1.76	3.4	-3.0	10.96	10.40	9.78	0.4009
	nPriLBD	7	M	3.94	10.2	-5.0	7.60	4.70	6.28	0.0007
	nPriLBD	8	F	2.58	5.1	3.6	13.73	9.20	10.03	0.1091
	nPriLBD	8	M	2.83	6.8	4.1	41.06	8.40	47.61	0.0520
	nPriLBD	11	F	3.43	6.9	-4.2	3.47	6.50	2.17	0.0007
	Sequential branches	nSeqBC	1	M	2.99	8.3	3.2	17.45	6.80	15.46
nSeqBC		12	F	1.72	4.7	-2.4	12.16	11.00	11.74	0.2955
vSeqBC		4	F	1.89	4.6	-46.4	7.37	10.60	1.24	0.3325
vSeqBC		10	F	2.86	7	-57.2	4.44	9.70	0.00	0.0790
vSeqBC		10	M	2.62	7.3	-59.2	49.07	14.90	58.22	0.1115
aSeqBC		6	F	2.27	6.3	-1.6	39.38	8.80	37.29	0.2764
aSeqBC		6	M	3.78	9.8	-2.0	33.94	6.30	36.38	0.0006
aSeqBC		8	M	2.76	6.7	1.7	42.10	14.50	38.34	0.0520
nFork_ln		3	F	2.83	6.7	0.2	34.16	5.60	34.60	0.0008
nFork_ln		4	F	3.50	8.1	-0.2	27.02	8.90	25.96	0.0006
nFork_ln		6	F	2.40	5.5	-0.2	44.94	13.70	52.14	0.0499
nFork_ln		8	M	2.67	6.8	0.2	40.08	13.30	32.47	0.0005
Epicormic branches	nEpiBC_ ln	1	F	2.36	6.3	0.3	38.98	10.70	45.99	0.1548
	nEpiBC_ ln	7	M	2.23	6.1	-0.3	13.66	11.60	8.31	0.1932
	vEpiBC_ ln	6	M	1.79	4.8	0.2	50.21	11.80	61.43	0.4061
	vEpiBC_ ln	11	F	3.51	9.3	-0.3	10.17	5.10	12.98	0.0007
	nSecBD_ ln	1	F	2.63	6.1	0.4	43.00	7.10	45.99	0.2014
Secondary buds	nSecBD_ ln	2	M	2.14	5.2	-0.4	33.61	34.30	10.13	0.1060
	nSecBD_ ln	5	F	1.54	3.5	0.3	17.57	12.10	12.71	0.3026
	nSecBD_ ln	6	F	2.24	5.3	0.4	40.11	12.20	39.14	0.1756
	nSecBD_ ln	6	M	1.70	4	0.3	39.16	11.90	42.30	0.1080
	nSecBD_ ln	7	M	2.64	6.5	-0.4	18.45	14.60	6.35	0.0687
	nSecBD_ ln	8	F	1.92	4.4	0.3	19.86	13.40	21.45	0.2526
	nP	2	M	2.17	5.2	-4.8	19.50	29.90	2.71	0.1391
Primary buds + sequential branches	nP	6	F	3.65	7.7	6.0	15.89	13.90	10.39	0.0006
	nP	7	F	2.58	5.3	-5.0	10.23	9.00	9.78	0.0620
	nP	7	M	2.67	6.7	-5.5	14.96	13.90	7.65	0.0554
	nP	8	F	2.85	6	5.3	13.52	10.10	9.42	0.0006
	nP	11	F	2.36	5	-4.8	8.48	11.30	2.67	0.1345
nP	11	M	1.89	4.5	-4.5	12.27	16.00	5.57	0.4195	

Table 4 (continued)

Lateral type	Trait	LG	MAP	LOD	PEV	Effect	L_{BS}	L_{BS_SD}	L	p_G
All latent buds	nLBD_in	1	M	2.70	6.5	0.3	41.74	14.30	52.24	0.0006
	nLBD_in	3	F	1.76	4.2	-0.2	28.91	12.30	38.36	0.4234
	nLBD_in	3	M	2.98	6.3	-0.3	2.56	9.50	0.00	0.0007
	nLBD_in	6	F	2.47	6.1	0.3	38.91	14.80	52.14	0.0006
	nLBD_in	6	M	1.95	4.1	0.2	49.98	14.10	60.37	0.1578
	nLBD_in	7	M	3.04	6.6	-0.3	9.39	7.40	8.68	0.0007
	nLBD_in	8	F	2.60	6.5	0.3	13.60	11.90	8.11	0.0006
	nLBD_in	8	M	2.50	5.2	0.3	45.89	9.60	47.61	0.0005
Epicormics	nEpiS	6	F	2.25	5.3	10.7	33.84	18.50	49.97	0.0499
	nEpiS	6	M	3.17	7	12.2	43.94	11.60	37.33	0.0006
	nEpiS	7	M	4.74	11	-15.3	7.35	4.20	7.23	0.0007
	nEpiS	8	F	2.97	7.5	12.7	20.91	10.10	19.16	0.0006
	nEpiS	9	M	2.62	5.9	11.2	46.08	8.20	48.00	0.0759
	rEpiBC	1	M	2.41	5.2	-3.3	34.76	11.40	31.23	0.0259
	rEpiBC	3	F	2.57	7	3.9	27.92	9.20	27.70	0.0309
	rEpiBC	3	M	4.21	9.1	4.4	9.24	5.30	9.57	0.0007
	rEpiBC	5	F	2.21	5.5	-3.4	31.91	15.50	21.66	0.1969
	rEpiBC	8	M	2.94	6.2	-3.7	47.26	11.00	51.94	0.0005

The rows in italics are for highly significant QTLs; the other rows are for putative QTLs

MAP genetic map, F female map, M male map, LG linkage group, L position of the QTL on LG in centimorgans, LOD LOD score (log10 likelihood ratio comparing the hypothesis that there is a QTL at the marker with the hypothesis that there is no QTL anywhere in the genome), PEV percentage of variance explained by a QTL, N number of genotypes, Effect allelic effect (the unit of an effect is the unit of the trait which are mentioned in Table 1, for log-transformed traits, the units are also log-transformed), L_{BS} position of QTL calculated from bootstrap, L_{BS_SD} position of standard deviation for QTL calculated from bootstrap, p_G significance level at the genome level

QTLs detected on the female and male maps were found in distinct genomic regions. Indeed, two separate QTL clusters were observed on LG 6F as well as on LG 8F (Fig. 5): one cluster was composed of QTLs co-localized for traits of primary branching (nPriBD, nPriLBD, and nP), and another cluster was composed of QTLs for traits of secondary buds (nSecBD) or nEpiS.

Surprisingly, the QTLs for the aSeqBC, a trait that was uncorrelated with the other branching traits, showed a close position with secondary bud traits on LG 6 and with primary bud traits on LG 8 (Online resource 4).

Multi-trait QTL analysis

For the MULTI5 model, which combined the traits related to the primary buds, one QTL was highly significant at the genome-wide level on LG 7M (Table 5). This highly significant QTL, which has significant allelic effects for all five traits, showed slightly higher PEV and allelic effects compared with those of single-trait analysis. In addition, this QTL was co-localized with the QTLs of five traits detected by the single-trait analysis (Fig. 5). Another QTL from the MULTI5 analysis was detected on LG 6F, which also

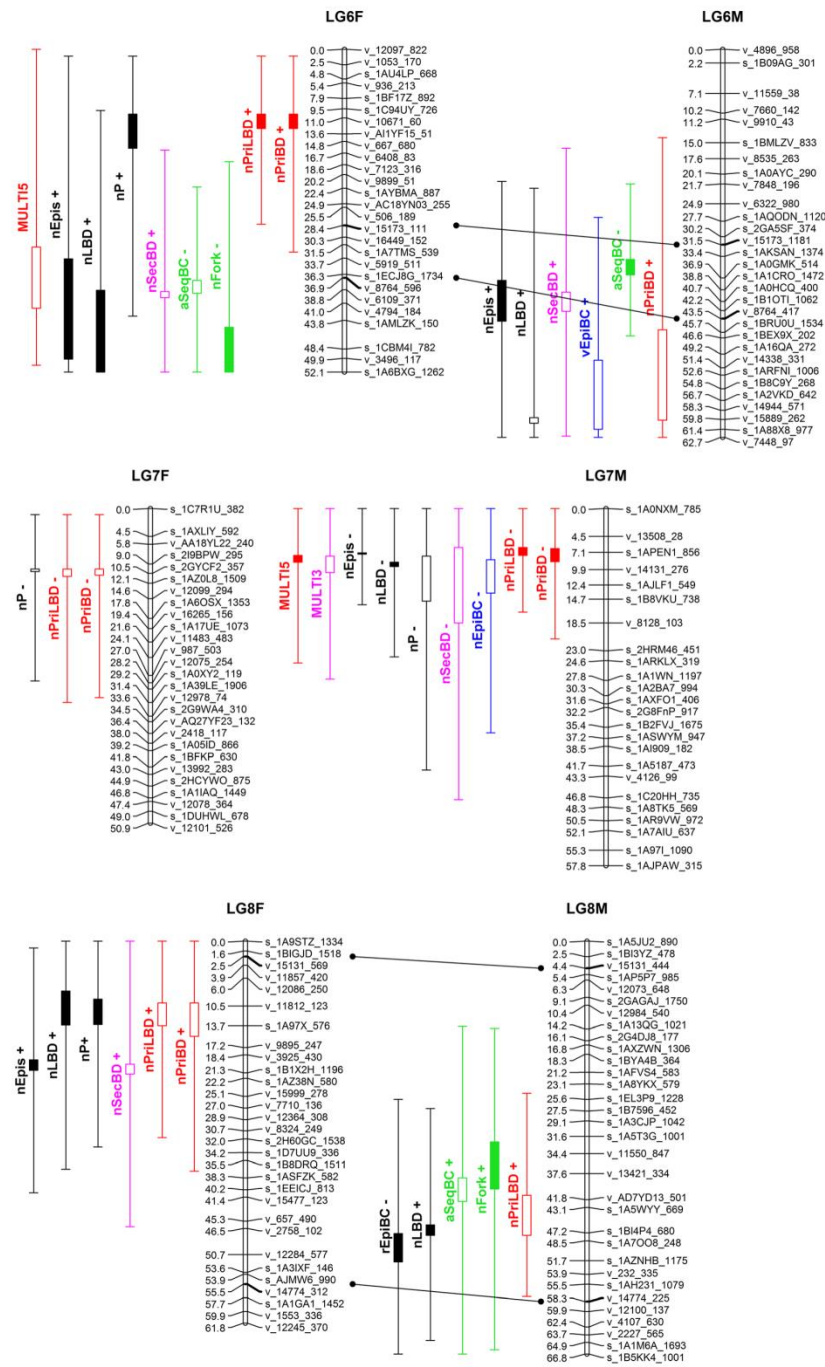
exhibited significant allelic effects for all five traits and showed very similar PEV and allelic effects compared with those five highly significant QTLs detected by the single-trait analysis. However, this QTL was not significant at the genome-wide level and its position was not co-localized with the QTL cluster for the traits related to the primary buds (nPriBD, nPriLBD, and nP) on LG 6F.

For the MULTI3 model, no highly significant QTL was detected. The only putative QTL that has significant allelic effects for all three traits was barely significant at the genome-wide level ($p_G = 0.0554$). This QTL presented 7.7%, 6.6%, and 11% PEV for nSecBD_in, nLBD_in, and nEpiS, respectively. It co-localized with the QTLs from the single-trait analysis and the highly significant QTL from the MULTI5 model on LG 7M (Fig. 5).

Discussion

Causal relationship between primary buds and epicormics

A large phenotypic variation was found for latent buds and epicormic branches within the *Q. robur* family analyzed. This



◀◀ **Fig. 5** Female and male genetic linkage maps with the results of QTL detection superimposed. *Bar colors* indicate lateral type-related traits: primary buds (*red*), sequential branches (*green*), epicormic branches (*blue*), and secondary buds (*pink*). *Black bars* indicate the combined traits. *Full bars* represent highly significant QTLs; *empty bars* are putative QTLs; *positive* and *negative signs* indicate positive or negative allelic effects; *lines* connect orthologous SNP markers between both parental linkage groups

could be due to the low density of plantation that may have brought light to all the trees. We found a strong relationship between latent buds and epicormic branches. Colin et al. (2010b) also reported that the majority of epicormics found on the recently-formed annual shoots were latent buds. A similar result was shown in our study despite the greater age of the annual shoots investigated: about 80% of the epicormics were latent buds. We found that the number of primary buds and sequential branches (nP) was significantly correlated with the nLBD ($R^2 = 0.57$), which means that the higher the number of primary buds and sequential branches, the more latent buds that were observed on the bark. These latent buds can later develop into epicormic branches depending, for example, on future environmental conditions, water availability, light exposure, and damage (Morisset et al. 2012b). For epicormic branches, conversely to sequential branches, the number and total volume were correlated. This is probably due to the fact that the epicormic knots all have a relatively equivalent individual volume so that the volume strongly depends on the number, whereas the individual volume of sequential knots varies considerably since the branches in the upper part of each growth unit are thicker than those in the lower part. This suggests that the volume of knots was slightly more constant in epicormic branches than in sequential branches.

Important genetic determinism for axillary meristem initiation

On LG 7M, we found a hotspot with seven QTLs, all with a negative allelic effect. The presence of this cluster has to be related to the strong correlation within all branching traits except traits related to sequential branching. Using multi-trait QTL analysis, we found that the highly significant QTLs of the primary bud-related traits (MULTI5) colocalized with the putative QTLs of secondary bud-related traits (MULTI3). We assume that this coincidence is related to a common genetic control of bud production. Bud production depends on two phenomena: (1) the formation of the axillary meristem that begins at the time of leaf initiation from the primary shoot apical meristem and (2) the formation of an axillary bud from this axillary meristem (McSteen and Leyser 2005). These axillary buds may reactivate, growing out to form sequential branches in the same season or after a winter or growing out to form epicormic branches after several winters. On the basis of the CT observation of the bud traces or

branch knots within the trunk, our branching traits directly represent the formation of an axillary meristem. Consequently, we suggest that the genetic control of bud production could be related to axillary meristem initiation.

On LG 6F, the QTLs for primary buds did not co-localize with QTLs for the strongly correlated traits such as the nEpi and nLBD. This result is coherent with that of the MULTI5 model from which no significant QTL at the genome-wide level was detected, even though all five QTLs detected by the single-trait analysis were highly significant. This suggests the presence of two different genetic mechanisms controlling latent bud production on LG 6F. One was found at the position of a QTL cluster for primary bud traits related to the axillary meristem initiation (see our assumption above for LG 7M). Another one was found at the position of a QTL cluster for latent buds and epicormics, where a putative QTL of nSecBD was also detected. This suggests that this second genomic region may carry genes involved in the regulation of bud initiation of the primary branching. Unfortunately, this genomic region could not be confirmed by our QTL analysis because no highly significant QTL of nSecBD were detected, although we found some putative QTLs of nSecBD colocalized with highly significant QTLs of primary buds in the other region.

The reason why we only detected some putative QTLs of nSecBD could be due to the fact that the number of secondary buds was primarily related to the number of sequential branches inserted just below the upper growth unit limit (Colin et al. 2010a). We could therefore assume that if the nSecBD trait had been standardized by annual shoot or growth units, these QTLs could have been detected and would have been highly significant. To test this hypothesis, an accurate detection of annual shoot limits would be necessary, which is not possible due to methodological reasons.

Common physiological denominator of epicormic branching traits: bud dormancy

As Meier et al. (2012) reported, the estimate of the number of epicormic branches at a given time may not be the best trait for assessing genetic control on epicormic dynamics since the interaction of genetics and environment could introduce unexpected variations. This may explain why no highly significant QTL was detected for the nEpiBC. However, we detected four highly significant QTLs for the rEpiBC. This suggests that the genetic control of the epicormic branch number was mediated by the regulation of the development of the latent buds into epicormic branches. In epicormic branch development, this genetic control of epicormic branches could be related to the regulation of bud dormancy and bud elongation. Since it is well known that axillary meristem initiation and bud dormancy are

Table 5 QTLs of tree branching traits detected with multi-trait analysis in the full-sib family of *Quercus robur* (GP × A4)

Trait	LG	MAP	LOD	PEV	Effect						L _{BS}			P _G			
					nPriBD	nPriLBD	nP	nLBD_in	nEpiS	nPriBD	nPriLBD	nP	nLBD_in		nEpiS	L _{BS} _SD	L
Multi5	6	F	4.20	9.2 (9.1)	10 (10.3)	7 (7.7)	5.6 (6.1)	4.8 (5.3)	6.15 (6.1)	5.83 (6.0)	5.02 (5.2)	0.30 (0.3)	10.8 (10.7)	31.9	16.4	41.8	0.1205
Multi5	7	M	5.75	13.6 (10.8)	10.8 (10.2)	8.9 (6.7)	9.6 (6.6)	12.1 (11)	-7.55 (-6.7)	-5.84 (-5.0)	-6.38 (-5.5)	-0.36 (-0.3)	-16.4 (-15.3)	8.7	8.3	7.6	0.0280

Entries set in italics are for highly significant QTLs; the others are for putative QTLs. The number in enclosed in parentheses refers to the results that were in single-trait analysis. MAP genetic map, F female map, M male map, LG linkage group, L position of the QTL on LG in centimorgans, LOD LOD score (log₁₀ likelihood ratio comparing the hypothesis that there is a QTL at the marker with the hypothesis that there is no QTL anywhere in the genome), PEV percentage of variance explained by a QTL, N number of genotypes, Effect allelic effect (the unit of the effect is the unit of the trait which are mentioned in Table 2, for log-transformed traits, the units are also log-transformed), L_{BS} position of QTL calculated from bootstrap, L_{BS}_SD position of standard deviation for QTL calculated from bootstrap, P_G significance level at the genome level

related to plant hormones such as auxins, cytokinins, and strigolactones (Chatfield et al. 2000; Meier et al. 2012; Teichmann and Muhr 2015), a better understanding of the underlying molecular determinants of epicormic traits could be gained by studying whether or not the QTLs are enriched in genes involved in plant hormone biosynthesis and regulation. The oak genome sequence (Plomion et al. 2016) will provide more insights into this new research direction.

Independent genetic control for traits related to sequential branching

The homogeneity of the number of sequential branches per meter (around 20 sequential branches/m of main stem) in *Q. petraea* and *Q. alba* reported by Morisset et al. (2012a) and Meier and Saunders (2013) was not found in our study. Instead, we found a much higher number of sequential branches: an average of 33.9/m. This larger number could be merely due to the different species studied (*Q. robur* vs. *Q. petraea* and *Q. alba*), to the diversity created by a large full-sib family, or to technical differences during image interpretation. In fact, compared with the 28- to 55-year-old trees in the previous study, epicormic branches with very short latent bud traces may have been considered sequential branches in the young trees measured in the present study (14 years old).

Concerning sequential branches, only one highly significant QTL was detected for nSeqBC. Similar results were obtained in fruit trees: two QTLs were detected for the branch number, contributing to 7.1% and 24.3% of the PEV, respectively, in 3-year-old apple trees ($N = 172$; Conner et al. 1998). In apricot, 14.6% of the PEV was represented by one QTL for the total number of branches ($N = 101$; Socquet-Juglard et al. 2012). For *Pinus*, three QTLs were detected for the branch number per whorl, with 12–18% of the PEV ($N = 89$; Shepherd et al. 2002). The QTL of nSeqBC was not co-localized with any QTL of other branching traits, not even with the QTL for the vSeqBC. We assumed that the genetic control of the number of sequential branches was independent of other branching traits. Compared with previous QTL studies for branching traits, more complete branching traits have been investigated here thanks to within trunk observations, thus improving our understanding of tree branching genetic architecture.

For the aSeqBC, one highly significant QTL was detected and at a position close to the other branching traits, while in *Pinus*, there was no QTL detected for the average branch angle (Shepherd et al. 2002), and six QTLs for sylleptic branch angle were detected in poplar,

the PEV of each QTL ranged from 7.4% to 12.8% (Zhang et al. 2006).

Effect and architecture of the QTLs detected

Darvasi and Soller (1997) showed that the sampling size of the experiment is an important parameter for QTL detection, where detection is more accurate with a larger population. Indeed, our number of genotypes, limited to 166, reduced the statistical power of QTL detection. As a direct consequence, the PEV values of the QTLs are certainly overestimated by a factor of two or three (Beavis 1994). This was the reason why we performed a multi-trait analysis. The results of the multi-trait QTL analysis showed that the LOD score, the position and the effect of only the highly significant QTLs were refined. Nevertheless, it was surprising to note that the PEV contributed by each trait was slightly higher than the one found from the single-trait analysis.

We detected four highly significant QTLs with percentages of variance above 10%. In studies with a comparable number of genotypes analyzed, ten QTLs related to rooting ability were detected with PEVs varying from 4.3% to 13.8% ($N =$ from 138 to 213; Scotti-Saintagne et al. 2005). The following studies all used a multi-environment model, increasing the QTL detection power: QTLs related to bud burst were detected, explaining from 3% to 11% of the PEV ($N =$ from 89 to 216; Scotti-Saintagne et al. 2004); QTLs related to waterlogging response and root hypoxia were also detected, explaining from 2.9% to 20.6% of the PEV ($N =$ 120; Parelle et al. 2007); QTLs detected for water use efficiency explained between 3.3% and 24.7% of the PEV ($N =$ from 59 to 193; Brendel et al. 2008).

The importance and organization of QTLs reflect the difficulty of the genetic selection. With several small-effect QTLs, genetic selection may be difficult due to a low response to selection (Barton and Keightley 2002). In our study, the result was contrary to our original hypothesis. The importance and organization of the detected QTLs was similar to that detected for phenology by Scotti-Saintagne et al. (2004), i.e., several QTLs with a small effect each in most chromosomes. This organization is different from that observed by Brendel et al. (2008) for water use efficiency, i.e., a few QTLs with a large effect. Especially for the QTLs of latent buds, compared with the two linked QTLs with 22% and 23% PEV, respectively, found on the same linkage group for apple tree (Segura et al. 2008), we detected six QTLs of nLBD with much lower PEVs (from 5.2% to 6.6%) and on several linkage groups. The species, age (3-year-old apple tree vs. 14-year-old oak), and

contrast between alleles can explain this difference in terms of genetic architecture.

Conclusion and perspectives

Epicormic branch emergence is known to be under the control of both genetic and environmental effects, the latter including light exposure, water and nutrition resources, and the rejuvenation of the crown after damage (Jensen et al. 1997; Chaar and Colin 1999; Colin et al. 2010b; Meier et al. 2012). This study, based on the analysis of epicormic and sequential branching of an oak full-sib family, made it possible to investigate the genetic architecture of these traits through an internal observation of the stem wood by X-ray tomography. Our results revealed a moderate genetic effect on latent buds and epicormic branches and a limited and independent genetic control for the sequential branches. In addition, considering the numerous small-effect QTLs detected on most of the chromosomes, a genetic selection to reduce the sprouts and related defects seems difficult. However, some genomic regions were highlighted with hotspots of QTLs. We believe that the genetic control of buds and epicormic branches in these critical areas is related to some complex mechanisms such as axillary meristem initiation and bud dormancy. An in-depth study of the genetic architecture of branching traits would require the study of the stability of these QTLs and would refine their position using larger sample sizes and more environmental conditions. The oak genome sequence also provides a solid knowledge base necessary to decipher the physiological and molecular bases underlying branching trait variation in oak.

Acknowledgements J. Song received a PhD fellowship from the Jinan Bayle Wine Import Co. The experimental site was provided by UMR 1202 Biogeco (INRA-Univ. Bordeaux). The medical CT scanner was provided by UMR 1092 LERFoB (INRA-AgroParisTech). LERFoB is supported by a grant overseen by the French National Research Agency (ANR) as part of the "Investissements d'Avenir" program (ANR-11-LABX-0002-01, Lab of Excellence ARBRE). We warmly thank B. Garnier and C. Freyburger for the preparation of the CT scanning, JB. Morisset and P-A. Dherouville for their help with the interpretation of the scanned images, B. Dencausse, D. Rittié, and G. Maréchal for wood preparation, and F. Ehrenmann for data submission. We also thank P. Duba for an initial English revision.

References

- Barton NH, Keightley PD (2002) Understanding quantitative genetic variation. *Nat Rev Genet* 3:11–21. doi:10.1038/nrg700
- Beavis WD (1994) The power and deceit of QTL experiments: lessons from comparative QTL studies. *Proc Forty-Ninth Annu Corn Sorghum Ind Res Conf* 250–266

- Bodénès C, Chancerel E, Ehrenmann F et al (2016) High-density linkage mapping and distribution of segregation distortion regions in the oak genome. *DNA Res*. doi:10.1093/dnares/dsw001
- Bradshaw HD, Stettled RF (1995) Molecular genetics of growth and development in populus. *Genetics* 973:963–973
- Brendel O, Thiec D, Scotti-Saintagne C et al (2008) Quantitative trait loci controlling water use efficiency and related traits in *Quercus robur* L. *Tree Genet Genomes* 4:263–278. doi:10.1007/s11295-007-0107-z
- Chaar H, Colin F (1999) Impact of late frost on height growth in young sessile oak regenerations. *Ann For Sci* 56:417–429. doi:10.1051/forest:19990506
- Chatfield SP, Stimberg P, Forde BG, Leyser O (2000) The hormonal regulation of axillary bud growth in *Arabidopsis*. *Plant J* 24:159–169. doi:10.1046/j.1365-3113X.2000.00862.x
- Colin F, Ducouso A, Fontaine F (2010a) Epicormics in 13-year-old *Quercus petraea*: small effect of provenance and large influence of branches and growth unit limits. *Ann For Sci* 67:312–312. doi:10.1051/forest/2009118
- Colin F, Fontaine F, Morisset JB, et al. (2012) Gourmands et bourgeons latents dans le bois. Conséquences pour la sylviculture. *Forêts Fr*. no. 550 39–41.
- Colin F, Mothe F, Freyburger C et al (2010b) Tracking rameal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography: biological bases, preliminary results and perspectives. *Trees* 24:953–967. doi:10.1007/s00468-010-0466-1
- Colin F, Nicolas R, Jean-louis D, Fontaine F (2008) Initial spacing has little influence on transient epicormic shoots in a 20-year-old sessile oak plantation.
- Comner PJ, Brown SK, Weeden NF (1998) Molecular-marker analysis of quantitative traits for growth and development in juvenile apple trees. *Theor Appl Genet* 96:1027–1035. doi:10.1007/s001220050835
- Darvasi A, Soller M (1997) A simple method to calculate resolving power and confidence interval of QTL map location. *Behav Genet* 27:125–132
- Epskamp S, Cramer AOJ, Waldorp LJ et al (2012) {qgraph}: network visualizations of relationships in psychometric data. *J Stat Softw* 48: 1–18
- Fabbrini F, Gaudet M, Bastien C et al (2012) Phenotypic plasticity, QTL mapping and genomic characterization of bud set in black poplar. *BMC Plant Biol* 12:47. doi:10.1186/1471-2229-12-47
- Fontaine F, Kiefer E, Clément C et al (1999) Ontogeny of the proventitious epicormic buds in *Quercus petraea*. II. From 6 to 40 years of the tree's life. *Trees* 14:83–90. doi:10.1007/PL00009755
- Fontaine F, Mothe F, Colin F, Duplat P (2004) Structural relationships between the epicormic formations on the trunk surface and defects induced in the wood of *Quercus petraea*. *Trees - Struct Funct* 18: 295–306. doi:10.1007/s00468-003-0306-7
- Forêts de France (2015) n°583 Mars
- Freeman JS, Potts BM, Downes GM, et al. (2013) Stability of quantitative trait loci for growth and wood properties across multiple pedigrees and environments in *Eucalyptus globulus*. 1121–1134.
- Frewen BE, Chen THH, Howe GT et al (2000) Quantitative trait loci and candidate gene mapping of bud set and bud flush in populus. *Genetics* 154:837–845
- Freyburger C, Mothe F, Colin F, Fontaine F (2007) Exploitation d'images tomographiques RX pour l'analyse de la structure interne des gourmands de chêne. Procédure d'utilisation du plugin "Gourmands" avec ImageJ.
- Gailling O, Langenfeld-Heyser R, Polle A, Finkeldey R (2008) Quantitative trait loci affecting stomatal density and growth in a *Quercus robur* progeny: implications for the adaptation to changing environments. *Glob Chang Biol* 14:1934–1946. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01621.x
- Harmer R (1989) Some aspects of bud in young oak activity and branch formation. *Ann des Sci For* 46:217–219
- Heuret P, Barthélémy D, Nicolini E, Atger C (2000) Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) en sylviculture dynamique. *Can J Bot* 78:361–373. doi:10.1139/b00-012
- IGN (2013) La France par zonage écoforestier.
- Jensen JS, Wellendorf H, Jager K et al (1997) Analysis of a 17-year old dutch open-pollinated progeny trial with *Quercus robur* (L.). *For Genet* 4:139–147
- Kao CH, Zeng ZB, Teasdale RD (1999) Multiple interval mapping for quantitative trait loci. *Genetics* 152:1203–1216
- Korol AB, Ronin YI, Nevo E, Hayes PM (1998) Multi-interval mapping of correlated trait complexes. 80:273–284
- Leyser O (2009) The control of shoot branching: an example of plant information processing. *Plant Cell Environ* 32:694–703. doi:10.1111/j.1365-3040.2009.01930.x
- McSteen P, Leyser O (2005) Shoot branching. *Annu Rev Plant Biol* 56: 353–374. doi:10.1146/annurev.arplant.56.032604.144122
- Meadows JS, Burkhardt EC (2001) Epicormic branches affect lumber grade and value in willow oak. *South J Appl For* 25:136–141
- Meier A, Saunders MR (2013) Assessing internal epicormic dynamics in *Quercus alba* L. using CT scanning: the strong effects of shoot development and tree growth relative to progeny level genetic variation. *Trees* 27:865–877. doi:10.1007/s00468-013-0840-x
- Meier AR, Saunders MR, Michler CH (2012) Epicormic buds in trees: a review of bud establishment, development and dormancy release. *Tree Physiol* 32:565–584. doi:10.1093/treephys/tps040
- Morisset JB (2012) Tomographie à rayons X: analyse et modélisation de l'ontogénèse des épioramiques du chêne sessile (*Quercus petraea* (L.) Matt.).
- Morisset JB, Mothe F, Bock J et al (2012a) Epicormic ontogeny in *Quercus petraea* constrains the highly plausible control of epicormic sprouting by water and carbohydrates. *Ann Bot* 109:365–377. doi:10.1093/aob/mcr292
- Morisset JB, Mothe F, Colin F (2012b) Observation of *Quercus petraea* epicormics with X-ray CT reveals strong pith-to-bark correlations: Silvicultural and ecological implications. *For Ecol Manag* 278:127–137. doi:10.1016/j.foreco.2012.05.015
- Nicolini E, Barthélémy D, Heuret P (2000) Influence de la densité du couvert forestier sur le développement architectural de jeunes chênes sessiles, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae), en régénération forestière. *Can J Bot* 78:1531–1544. doi:10.1139/b00-125
- Parell J, Zapater M, Scotti-Saintagne C et al (2007) Quantitative trait loci of tolerance to waterlogging in a European oak (*Quercus robur* L.): physiological relevance and temporal effect patterns. *Plant Cell Environ* 30:422–434. doi:10.1111/j.1365-3040.2006.01629.x
- Plomion C, Aury J, Elle JO et al (2016) Decoding the oak genome : public release of sequence data, assembly, annotation and publication strategies. *Mol Ecol Resour* 16:254–265. doi:10.1111/1755-0998.12425
- R Core Team (2015) R: a language and environment for statistical computing. R Found Stat Comput Vienna, Austria doi: ISBN 3-900051-07-0.
- Saintagne C, Bodénès C, Barreneche T et al (2004) Distribution of genomic regions differentiating oak species assessed by QTL detection. *Heredity* (Edinb) 92:20–30. doi:10.1038/sj.hdy.6800358
- Savill PS, Kanowski P (1993) Tree improvement programs for European oaks: goals and strategies. *Ann Des Sci For* 50:368s–383s. doi:10.1051/forest:19930741
- Scaffi M, Troggio M, Piovani P et al (2004) A RAPD, AFLP and SSR linkage map, and QTL analysis in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Theor Appl Genet* 108:433–441. doi:10.1007/s00122-003-1461-3
- Scotti-Saintagne C, Bertocchi E, Barreneche T et al (2005) Quantitative trait loci mapping for vegetative propagation in pedunculate oak. *Ann For Sci* 62:369–374. doi:10.1051/forest
- Scotti-Saintagne C, Bodénès C, Barreneche T et al (2004) Detection of quantitative trait loci controlling bud burst and height growth in *Quercus robur* L. *Theor Appl Genet* 109:1648–1659. doi:10.1007/s00122-004-1789-3

- Segura V, Durel C-E, Costes E (2008) Dissecting apple tree architecture into genetic, ontogenetic and environmental effects: QTL mapping. *Tree Genet Genomes* 5:165–179. doi:10.1007/s11295-008-0181-x
- Shepherd M, Cross M, Dieters MJ, Henry R (2002) Branch architecture QTL for *Pinus elliottii* var. *elliottii* × *Pinus caribaea* var. *hondurensis* hybrids. *Ann For Sci* 59:617–625. doi:10.1051/forest
- Socquet-Juglard D, Christen D, Devènes G et al (2012) Mapping architectural, phenological, and fruit quality QTLs in apricot. *Plant Mol Biol Report* 31:387–397. doi:10.1007/s11105-012-0511-x
- Sosnowski O, Charcosset A, Joets J (2012) Biomecator V3: an upgrade of genetic map compilation and quantitative trait loci meta-analysis algorithms. *Bioinformatics* 28:2082–2083. doi:10.1093/bioinformatics/bts313
- Teichmann T, Muhr M (2015) Shaping plant architecture. *Front Plant Sci* 6:1–18. doi:10.3389/fpls.2015.00233
- Voorrips RE (2002) Computer note MapChart: software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs. *J Hered* 93:77–78
- Wu RL (1998) Genetic mapping of QTLs affecting tree growth and architecture in populus: implication for ideotype breeding. *Theor Appl Genet* 96:447–457. doi:10.1007/s001220050761
- Zhang D, Zhang Z, Yang K (2006) QTL analysis of growth and wood chemical content traits in an interspecific backcross family of white poplar (*Populus tomentosa* × *P-bolleana*) × *P-tomentosa*. *Can J For Res Can Rech For* 36:2015–2023. doi:10.1139/x06-103

Data archiving statement

The genetic maps are available in Quercus Portal:

<http://w3.pierroton.inra.fr/QuercusPortal/>

CMap Comparative Map Viewer for female parental LGs:

http://w3.pierroton.inra.fr/cgi-bin/cmap/viewer?mapMenu=&featureMenu=&corrMenu=&displayMenu=&advancedMenu=&ref_map_accs=-1&ref_map_start=&ref_map_stop=&ft_SNP=2&ft_DEFAULT=2&sub=Draw+selected+maps&prev_ref_species_acc=2&prev_ref_map_accs=&ref_map_set_acc=44&ref_species_acc=2&data_source=CMAP+OAK+DATABASE

CMap Comparative Map Viewer for male parental LGs:

http://w3.pierroton.inra.fr/cgi-bin/cmap/viewer?mapMenu=&featureMenu=&corrMenu=&displayMenu=&advancedMenu=&ref_map_accs=-1&ref_map_start=&ref_map_stop=&ft_SNP=2&ft_DEFAULT=2&sub=Draw+selected+maps&prev_ref_species_acc=2&prev_ref_map_accs=&ref_map_set_acc=44&ref_species_acc=2&data_source=CMAP+OAK+DATABASE

The phenotypic measurements were submitted in QuercusMap: <https://w3.pierroton.inra.fr/QuercusPortal/index.php?p=qmap>

2.2 Conclusions sur l'analyse QTL de la ramification du chêne observée par tomographie à rayon X

La tomographie à rayon X a permis d'observer les traces de bourgeons et les nœuds des branches épïcormiques et séquentielles à l'intérieur du bois, même si elles ont déjà arrêté leur développement et ont été englobées dans le tronc. Cette observation nous permet de quantifier et créer les traits de la ramification plus complets par rapport à ceux observés à l'extérieur du bois. Une architecture génétique des différents types de rameaux a été mise en évidence. En effet, nous avons trouvé des régions génomiques intéressantes et des contrôles génétiques de la ramification épïcormique qui sont probablement liés aux mécanismes de l'initiation du méristème axillaire et de la dormance du bourgeon.

Dans cette étude, nous supposons que le contrôle génétique de la branche séquentielle est indépendant et relativement faible. Le nombre de branches séquentielles par mètre ($n_{SeqBC}=33,9$) est beaucoup plus élevé que celui rapporté dans l'étude de Morisset (2012) chez le chêne sessile et l'étude de Meier and Saunders (2013) chez le chêne blanc (environ 20 branches séquentielle par mètre). Cette différence inattendue peut être liée aux différentes espèces de chêne étudiés. Les arbres que nous avons mesurés sont relativement jeunes par rapport aux études précédentes (14 ans vs. 28-55 ans), par conséquent, une branche épïcormique qui ont été initiée par une trace de bourgeon latent très courte a pu être enregistrée comme une branche séquentielle durant l'interprétation d'image scannée.

Le temps de l'interprétation des images scannées reste critique, dix mois d'interprétation manuelle sur plus de 200.000 images scannées. Ceci est très long, surtout pour une analyse QTL qui a besoin de plus d'échantillons pour augmenter la puissance de détection.

Nous pouvons alors nous demander quel est l'impact de la méthode d'observation sur notre analyse QTL de la ramification. Si nous utilisons une méthode d'observation plus rapide et non destructive sur les même génotypes dans le même site, les QTLs seraient-ils les mêmes que ceux étudiés par tomographie à rayon X ?

Nous avons confirmé que le contrôle génétique reste modéré pour la ramification épïcormique par rapport à l'effet environnement. Des génotypes identiques réagissent-ils

différemment sur la ramification épiformique dans deux environnements très différents? Est-ce que le nombre des QTLs et le pourcentage de la variance expliqué par QTLs détectés sont stables en utilisant l'observation à l'extérieur des troncs des mêmes génotypes dans deux environnements différents? La localisation des nouveaux QTLs détectés sera-t-elle proche ou superposée à celle des QTLs dans cette étude ?

3 Stabilité de QTL dans deux environnements et selon deux méthodes d'observation

3.1 Introduction

La question de l'interaction Génotype et Environnement (GxE) de la ramification a été abordée chez les arbres seulement un petit nombre de fois. Ainsi cela a été étudiée sur les branches proleptiques et sylleptiques chez le peuplier (Wu and Stettler 1998). Dans cette étude, le nombre de branches sylleptique est phénotypiquement plus plastique que celui de branches proleptiques. Mais l'interaction GxE sur le nombre de branches sylleptiques n'est pas significative, alors que l'interaction GxE est bien démontrée concernant le nombre de branches proleptiques.

Dans ce chapitre, nous essayons de comprendre l'interaction GxE au travers de l'estimation des interactions entre QTL et environnement (QxE).

Au début des recherches de la cartographie de QTL, les méthodes statistiques pour la détection de QTL ont été développés pour un seul environnement. Des données phénotypiques issues d'environnements différents ont été analysées séparément, et les conclusions ont souvent été basées sur un ensemble de QTLs détectés dans chaque environnement (Paterson et al. 1991). Ces méthodes ne prennent pas en compte les relations potentielles entre les données d'environnements différents, par exemple la variation phénotypique similaire d'un trait face aux différents environnements pourrait amener des informations importantes pour augmenter la puissance et la précision de la détection de QTL. Les modèles statistiques pour l'analyse de QTL avec multiple environnements ont été développés dans un second temps pour évaluer l'interaction QxE (Jiang and Zeng 1995; Korol et al. 1998; Lacaze et al. 2009).

Une interaction QxE a d'abord été identifiée chez le peuplier (Wu and Stettler 1998) puis chez le sapin de Douglas (Jermstad et al. 2001), pour la croissance et la phénologie. En ce qui concerne la ramification, l'interaction QxE a été mise en évidence dans l'étude de

l'impact de l'ontogénie et de l'environnement sur la stabilité des QTLs de la branchaison et du bourgeons latents chez le pommier (Segura et al. 2009). La quantification de l'effet de QTL par environnement été étudié pour les branches sylleptiques chez le peuplier (Rae et al. 2008). Chez le chêne, l'interaction QxE n'avait pas encore été mise en évidence pour la croissance et la ramification, bien qu'elle ait déjà été montrée dans l'étude de la phénologie (Scotti-Saintagne et al. 2004), et pour l'efficacité d'utilisation de l'eau dans une étude avec multi-environnements (Brendel et al. 2008). En revanche, ces deux dernières études s'étaient concentrées sur l'environnement climatique à court terme puisque la localisation géographique des populations étudiées dans ces deux études était très proche.

Dans notre étude, nous avons pu profiter d'une famille de pleins-frères implantée dans deux sites très différents en termes de géolocalisation, climat, densité et aménagement de la plantation. Cela nous permet pour la première fois d'évaluer la stabilité des QTLs et de quantifier l'interaction QxE sur la ramification du chêne. Sur une des deux plantations, la différence entre observations intérieure (par tomographie à rayons X) et extérieure (à l'œil nu) est aussi analysée.

Dans cette étude, la puissance de détection de QTL pourra être améliorée par l'analyse multi-environnement car dans ce cas la variance environnementale est ainsi réduite. Donc nous espérons que les localisations, les PEVs et les effets des QTLs détectés soient plus précis que ceux de l'étude que nous avons menée précédemment. En utilisant des méthodes d'observation différentes, nous espérons découvrir de nouvelles régions génomiques qui contrôlent la ramification du chêne. Certains hotspots déjà identifiés dans l'étude précédente devraient être maintenus. A partir de notre connaissance de la ramification du chêne, nous faisons l'hypothèse que l'interaction QxE de la ramification épïcormique est plus forte que celle des autres types de ramification.

3.2 Matériels et méthodes

3.2.1 Population et échantillonnage

Les clones de la famille de pleins-frères et sœurs du chêne pédonculé (3PxA4) ont été installés dans deux sites (Tableau 3.1). Le premier site « Bourran » (BR) est localisé dans le département du Lot-et-Garonne au sud-ouest de la France. Ce site présente un sol argilo-limoneux. Les boutures des clones ont été plantées en 2000, à 4 mètre de distance entre les

rangs et 1,5 mètre de distance entre chaque arbre dans le rang, selon un dispositif en bloc aléatoire incomplet. La distance entre les rangs est passée à 3 mètres après une éclaircie systématique au printemps 2012. Un élagage a aussi été réalisé pendant l'éclaircie : les grandes branches ont été coupées depuis le pied de l'arbre jusqu'à la hauteur de 2 mètres. Les arbres en bordure ont été conservés dans notre échantillon uniquement si leurs branches n'étaient pas exclusivement développées sur la face exposée au soleil.

Le deuxième site « Champenoux » (CH) est localisé dans le département de Meurthe-et-Moselle au nord-est de la France. Ce site présente un sol brun avec une couverture limono-argileuse épaisse (30-60cm) sur roche-mère argileuse. Les boutures des clones ont été plantées plus dense qu'à Bourran, à 2 mètre de distance entre les rangs et 1 mètre de distance entre chaque arbre dans le rang, au printemps 2003. La placette est organisée en bloc complet. Dans ce site, aucun arbre de bordure n'a été échantillonné. Aucune éclaircie n'a encore été pratiquée.



	Bourran (Lot-et-Garonne)		Champenoux (Meurthe-et-Moselle)
Plantation			
Expérimentation	RX 2013	BR 2015	CH 2015
Méthode d'observation	Tomographie à rayon X	A l'œil nu	A l'œil nu
Zone d'observation	Intérieur de billons entre 40 et 140cm	En surface des troncs entre 90 et 190cm	En surface des troncs entre 90 et 190cm
Espacement entre arbre	4m x 1,5m	4m x 3m	2m x 1m
Age de la plantation	14	17	14
Aménagement		éclaircie, élagage	

Tableau 3.1 Comparaison des échantillons des deux études.

Les deux sites ne présentent pas que des différences de localisation et d'organisation du site. Ils présentent une grande différence climatique. Le climat des années 2000 à 2014 des deux sites sont analysés en Figure 3.1. Au niveau lumière, le site BR reçoit légèrement plus de lumière que le site CH de janvier à mars. Cette différence grandit à partir de juillet et jusqu'au décembre. Il n'y a pas de différence significative entre les deux sites au niveau de la précipitation mensuelle et de l'humidité moyenne. Mais au niveau de la température, la température est plus élevée sur le site BR que sur le site CH et ceci pendant toute l'année.

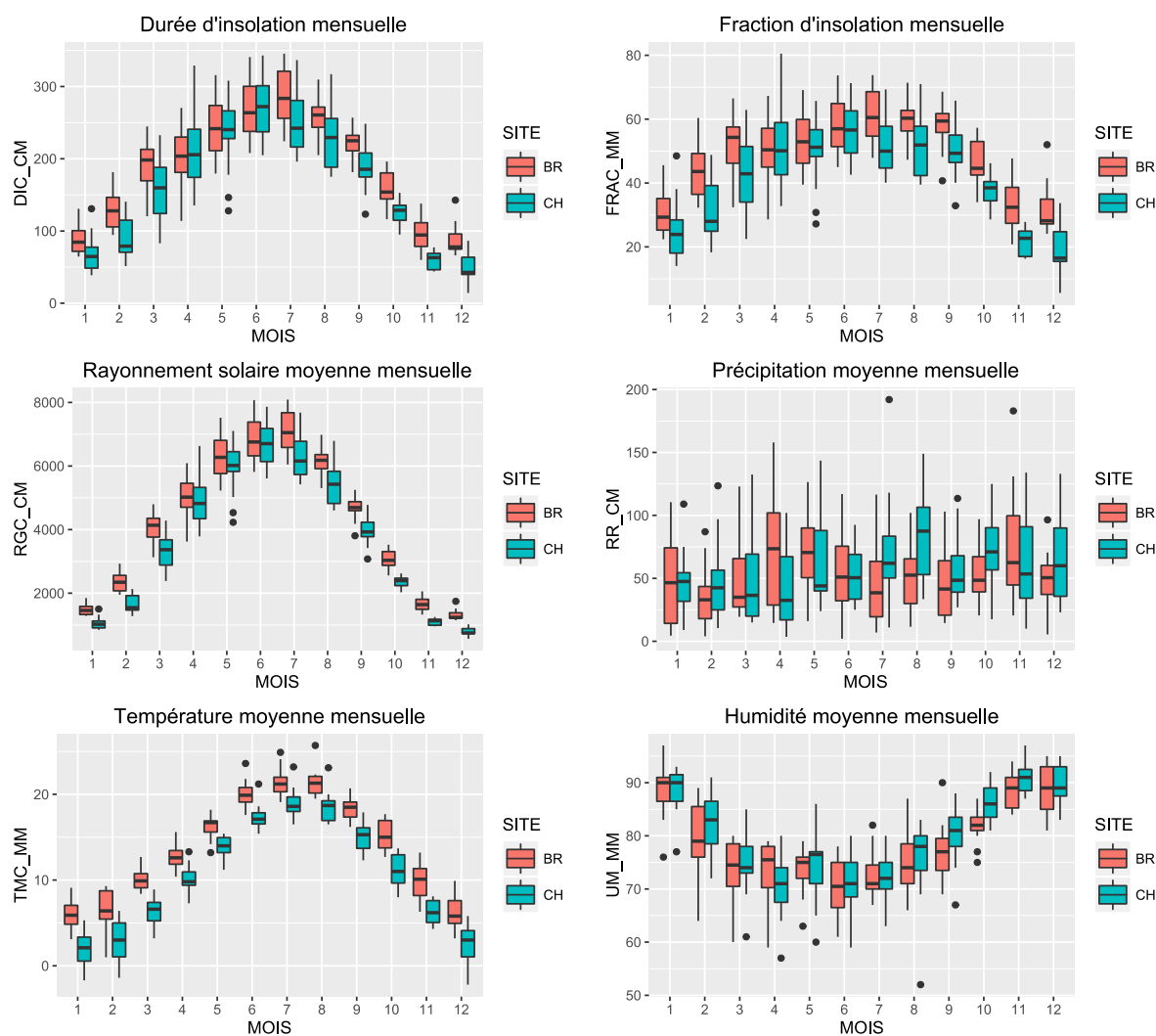


Figure 3.1 Comparaison des conditions climatiques mensuelles entre deux sites des années 2000 à 2014.

3.2.2 Mesure

L'observation in-situ de la ramification, à l'extérieur des troncs, a été réalisée en mai et juin 2015. Deux répétitions de 160 génotypes sur le site CH et de 176 génotypes sur le site BR ont été sélectionnées dont 126 génotypes communs aux deux sites. Quatre types de ramification ont été comptabilisés entre 90 et 190 cm dans les deux sites (Tableau 3.2): 1) le nombre de bourgeons primaires latents (nPriLBD) qui comprend le nombre de bourgeons latents développés sur les limites de pousse annuelle et le nombre des bourgeons latents isolés entre les limites de pousse annuelle ; 2) les branches qui ne sont pas perpendiculaires au tronc et les branches qui sont perpendiculaires au tronc mais dont le diamètre est relativement grand sont comptées, et ces branches sont toutes assimilées à des branches

séquentielles (nSeqBC). Les cicatrices de l'élagage de forme triangle sont aussi considérées comme des branches séquentielles ; 3) le nombre de branches épicorniques (nEpiBC) qui est le nombre de branches insérées perpendiculairement au tronc avec un diamètre relativement petit par rapport à celui du tronc. Les picots qui sont déjà lignifiées sont aussi considérés comme des branches épicorniques; 4) le nombre de bourgeons secondaires latents (nSecLBD) qui est le nombre de bourgeons qui se trouvent sur le tronc, à la base des branches séquentielles et des branches épicorniques.

Des traits combinés ont été créés à partir des quatre traits précédents : le nombre de ramifications primaires (nP), qui est la somme du nombre de bourgeons primaires latents et de branches séquentielles ; le nombre de bourgeons latents (nLBD), qui est la somme du nombre de bourgeons latents primaires et secondaires ; le nombre d'épicorniques (nEpi), qui est la somme du nombre de bourgeons latents et du nombre de branches épicorniques et enfin le pourcentage de branches épicorniques déjà développées (rEpiBC), qui est le rapport entre le nombre de branches épicorniques et le nombre d'épicorniques, multiplié par 100.

Type de trait	Trait	Description
Bourgeon primaire	nPriLBD	Nombre de bourgeons primaires latents
Branche séquentielle	nSeqBC	Nombre de branches séquentielles
Branche épicornique	nEpiBC	Nombre de branches épicorniques
Bourgeon secondaire	nSecLBD	Nombre de bourgeons secondaires latents
Ramification primaire	nP	Nombre de ramifications liées directement à la moelle (somme de nPriLBD et nSeqBC)
Bourgeon latent	nLBD	Nombre de bourgeons latents (somme de nPriLBD et nSecLBD)
Épicornique	nEpi	Nombre de ramifications épicorniques (somme de nLBD et nEpiBC)
	rEpiBC	rapport entre le nombre de branches épicorniques et le nombre de ramifications épicorniques, multiplier par 100 ($100 * nEpiBC / nEpi$)

Tableau 3.2 Liste de traits et leur description

3.2.3 Analyse statistique

La normalité des valeurs phénotypiques est inspectée visuellement par la fonction histogram du logiciel R. La plantation du site BR est en blocs aléatoires incomplets, l'effet bloc ne peut donc pas être estimé. La plantation du site CH est en bloc aléatoires complets. L'effet de bloc a été estimé par le modèle linéaire suivant :

$$Y_{ij} = \mu + G_i + B_j + G_i B_j + \varepsilon_{ij}$$

avec Y_{ij} la valeur observée du trait, G_i l'effet génétique du génotype i , B_j l'effet du bloc j et ε_{ij} l'erreur.

L'effet bloc a été détecté pour les traits suivants : nPriLBD, nSecLBD, nP et nEpis. L'effet bloc de ces traits a ensuite été corrigé par les valeurs phénotypiques.

Dans le cas où la distribution du trait ne suit pas une loi normale, les valeurs phénotypiques du trait ont ensuite été transformées en utilisant le logarithme naturel :

$$Z = \ln(X+1)$$

avec Z la valeur phénotypique du trait transformé et X la valeur phénotypique originale. « ln » est attaché au nom des traits quand ils sont log-transformés. C'est la valeur moyenne de chaque génotype qui a été utilisée pour l'analyse QTL.

3.2.4 Détection et cartographie des QTLs

La cartographie de QTL est une technique pour étudier statistiquement la localisation de QTL sur les chromosomes. Quatre choses peuvent être mises en évidence : i) la probabilité d'avoir un QTL sur le chromosome, ii) le nombre et la position de QTL de chaque trait, iii) l'importance ou la part de la variabilité expliquée par un QTL, iiiii) l'effet quantitatif des QTLs.

Il y a deux grandes étapes pour faire la cartographie de QTL (Liu 1997).

- a) Tout d'abord une carte génétique de l'ensemble du génome doit être construite, basée sur la fréquence de recombinaison entre les marqueurs.

Selon les modalités de recombinaison génétique, plus la distance physique entre deux gènes est grande, plus les chances d'avoir une recombinaison sont grandes. Cette fréquence de recombinaison est présentée en centimorgan (cM), 1% de recombinaison présente 1 cM. Le repérage moléculaire du polymorphisme a été beaucoup développé comme les RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphisms*) depuis 1980 (Botstein et al. 1980). Aujourd'hui plusieurs méthodes beaucoup plus puissantes sont disponibles, par exemple les Microsatellites et les SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*) (Bodénès et al. 2016).

Si le nombre de groupes de liaison (linkage group ou LG) détectés par la cartographie génétique est égal au nombre de chromosomes, on parle d'une carte saturée et donc chaque LG correspond à un chromosome. Vu que nous avons utilisé un croisement F1, l'approche de pseudo-backcross a été utilisée pour construire la carte génétique du chêne pédonculé 3PxA4. Ceci signifie que la carte génétique a été séparée en deux : une pour le père (A4) et une pour la mère (3P). 12 groupes de liaison ont été identifiés pour la carte mâle (M) et 12 pour la carte femelle (F), représentant les 12 chromosomes de l'espèce *Quercus*. 345 SNP marqueurs ont été repérés sur la carte femelle et 341 SNP marqueurs ont été repérés sur la carte mâle (voir chapitre 2 Table 2), ce qui fait 28 SNP marqueurs en moyenne par groupe de liaison.

- b) Ensuite est recherché, par analyse statistique, si la corrélation significative entre les valeurs phénotypique du trait et l'état allélique de chaque marqueur moléculaire de chaque individu.

Si l'absence ou la présence du marqueur sur l'ensemble des génotypes est lié à des valeurs faibles ou fortes (ou inversement) d'un trait, le marqueur est lié au trait et on parle d'un QTL. Nous avons réalisé le calcul statistique sous le logiciel MultiQTL (University of Haifa <http://www.multiqtl.com/>) non pas marqueur par marqueur mais en utilisant une cartographie par intervalles (*interval mapping* ou *IM*) qui donne une position plus précise. Trois modèles d'analyse QTL ont été considérés : le modèle un-environnement-un-trait, le modèle multi-environnements-un-trait et le modèle un-environnement-multi-trait. La méthode du « *Multiple interval mapping* » (MIM) (Kao et al. 1999) a été utilisée pour détecter les QTLs et leur position (L), l'effet allélique (*effet*), la significativité de la détection au niveau du chromosome (p_C) et le pourcentage de la variabilité du trait expliqué par le QTL (*PEV*). La position moyenne, l'écart-type de la position et l'intervalle de confiance à 95% de

la position des QTLs ont également été calculés par analyse bootstrap avec 1000 ré-échantillonnages.

Un QTL avec une erreur de type I au niveau de chromosome inférieur à 5% est considéré comme un QTL putatif. Pour qu'un QTL soit considéré comme significatif, une erreur de type I plus stricte au niveau du génome est utilisée (Scotti-Saintagne et al. 2004). L'erreur de type I au niveau du génome est calculée selon :

$$p_G = 1 - (1 - p_C)^{M/m}$$

où M est le nombre de marqueurs de la carte et m est le nombre de marqueurs de groupe de liaison. Vu que certains traits ont été log-transformés, la valeur de l'effet allélique n'est plus interprétable. On ne peut alors comparer que la direction de l'effet allélique dans un groupe de liaison. Dans l'analyse QTL avec le modèle un-environnement, si l'intervalle de confiance à 95% de l'effet allélique d'un QTL contient un effet négatif et un effet positif, ce QTL significatif sera rejeté parce qu'il s'agit d'un QTL qui peut avoir un effet nul. Par contre avec le modèle multi-environnements, le QTL significatif sera rejeté seulement si l'effet de QTL est nul à la fois dans les deux environnements.

La présentation graphique des groupes de liaison et la position des QTLs ont été réalisées avec le logiciel MapChart (Voorrips 2002), en utilisant quatre positions de QTL : 1) la position estimée par MIM (L), 2) la position calculée par bootstrap (L_{BS}), 3) deux positions qui correspondent aux deux extrémités de l'intervalle de confiance à 95%, calculées par bootstrap.

3.3 Résultats

3.3.1 Variation phénotypique

De manière générale, nous avons trouvé une variation phénotypique importante. Une différence significative de la valeur phénotypique entre les deux sites a été détectée pour tous les traits. Les arbres produisent plus de bourgeons primaires latents et de bourgeons secondaires latents sur le site CH que sur le site BR (Tableau 3.3). 36,9 bourgeons primaires latents et 47,7 bourgeons secondaires latents ont été observés dans le site CH, contre 22,7 bourgeons primaires latents et 37,9 bourgeons secondaires latents ont été observés dans le site

BR. Le nombre de branches séquentielles (nSeqBC) est légèrement plus élevé sur le site CH que sur le site BR. Nous avons observé en moyenne 20,8 branches séquentielles dans le site CH et 19,0 branches séquentielles dans le site BR. Cela signifie que 36,0% et 45,6% des ramifications primaires sont des branches séquentielles respectivement dans les sites CH et BR. Le nombre moyen de branches épécormiques (nEpiBC) du site CH est inférieur à celui du site BR : en effet, nous avons trouvé respectivement 8,3 et 14,6 branches épécormiques par mètre dans le site CH et le site BR. Cela fait respectivement 9,7% et 19,4% des branches épécormiques développées (rEpiBC) respectivement dans le site CH et le site BR. nEpiBC et rEpiBC sont les deux traits les plus variables parmi tous les traits mesurés. En général, la variation phénotypique est plus importante sur le site BR que sur le site CH.

site	Moyenne		Ecart-type		Min		Max		CV	
	CH	BR	CH	BR	CH	BR	CH	BR	CH	BR
nPriLBD	36,9	22,7	14,2	12,2	9	3	85	85	0,38	0,54
nSeqBC	20,8	19,0	5,2	5,4	8	6	41	37	0,25	0,28
nEpiBC	8,3	14,6	4,7	11,8	0	0	28	93	0,57	0,81
nSecLBD	47,7	37,9	20,8	17,5	14	8	168	165	0,43	0,46
nP	57,7	41,7	15,2	13,5	27	14	104	108	0,26	0,32
nLBD	84,6	60,6	28,8	24,9	26	15	235	250	0,34	0,41
nEpis	92,9	75,2	28,9	29,6	37	21	240	264	0,31	0,39
rEpiBC	9,7	19,4	6,2	11,2	0	0	44,1	66,9	0,64	0,58

Tableau 3.3 Statistiques descriptives des traits de ramification basés sur les données non transformés. CV : coefficient de la variation.

Entre les quatre types de ramifications, il n'y a pas de forte corrélation (Figure 3.2). Le nombre de bourgeons secondaires latents est légèrement corrélé au nombre de branches séquentielles et au nombre de bourgeons primaires latents ($r=0,40$ entre nSeqBC et nSecLBD, $r=0,42$ entre nPriLBD et nSecLBD).

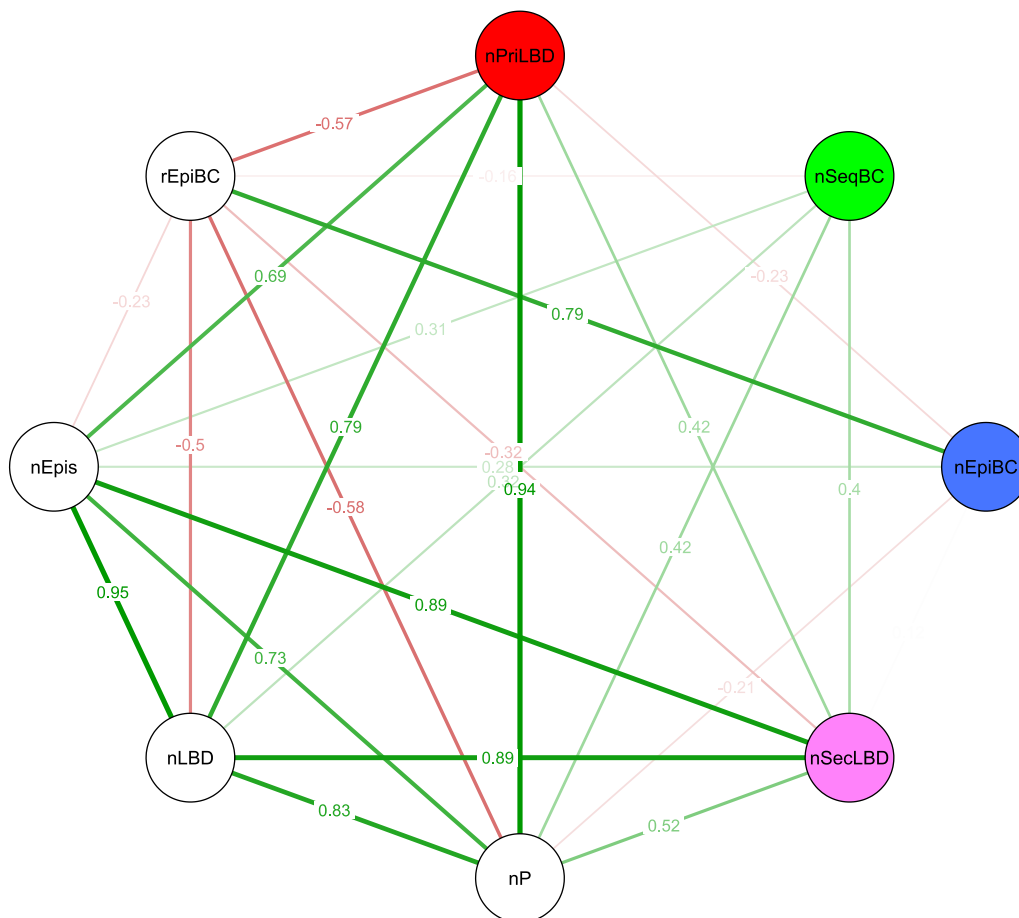


Figure 3.2 Réseau de corrélation pour les traits de ramification étudiés. Les lignes rouges représentent les corrélations négatives, et les lignes vertes représentent les corrélations positives. Les lignes sont d'autant plus épaisses que la corrélation est forte (en valeur absolue).

3.3.2 Interaction génotype × site

Une analyse de variance sur les 126 génotypes communs des deux sites a été réalisée. Ainsi une interaction génotype × site a été détectée pour les traits relatifs à la branchaison épicornique : nEpiBC et rEpiBC. Certains génotypes ont développé beaucoup plus de branches épicorniques dans le site BR que dans le site CH (Figure 3.3). Pour les bourgeons latents, un effet génotype et un effet site ont été détectés, mais pas d'interaction génotype × site. La plupart des génotypes a produit plus de bourgeons primaires latents et de bourgeons secondaires latents sur le site CH que sur le site BR. Pour les branches séquentielles, nous avons détecté seulement une différence significative pour l'effet site, même si graphiquement il semble exister une interaction génotype × site.

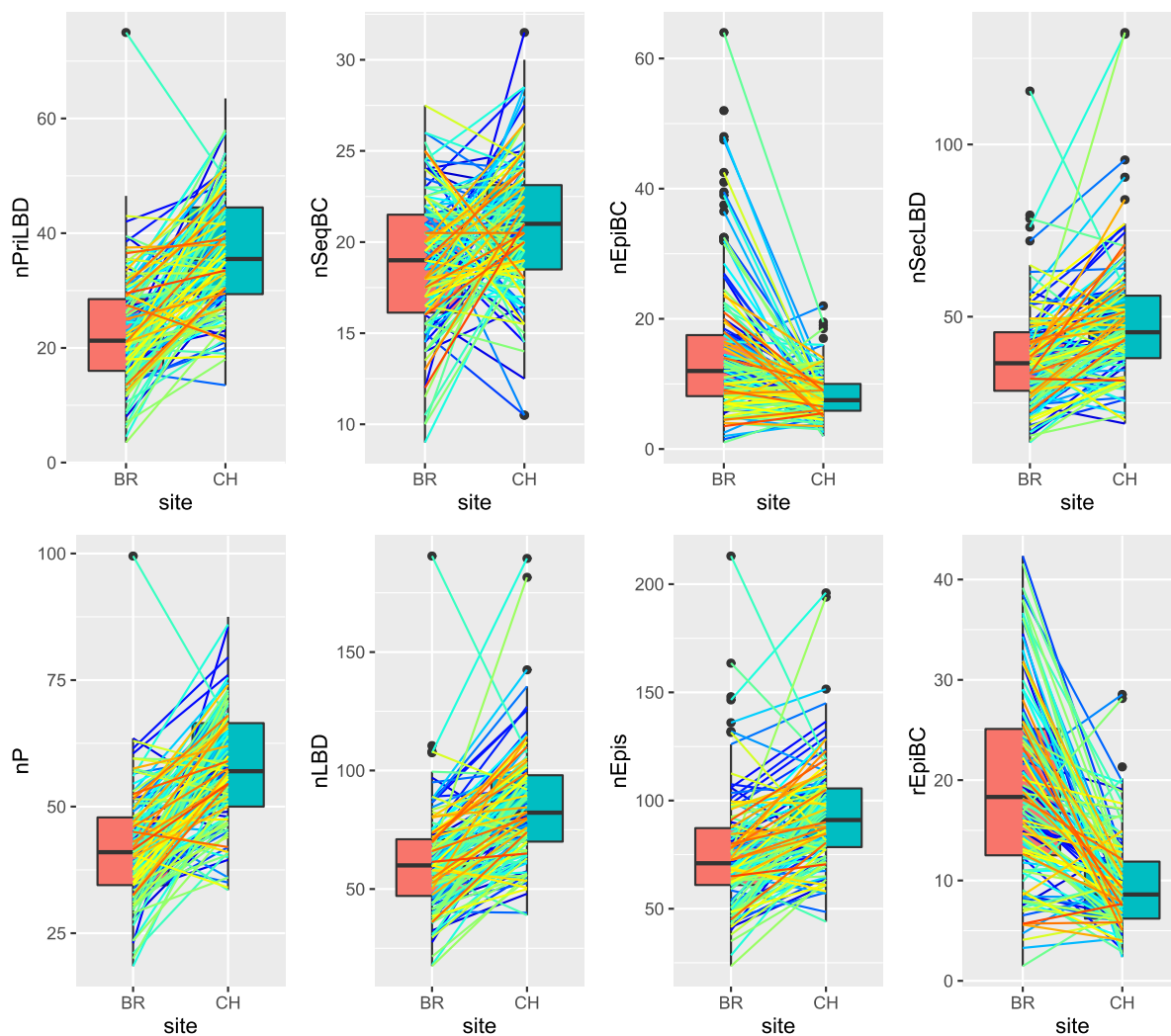


Figure 3.3 Observation phénotypique des 126 génotypes communs aux deux sites. Chaque ligne relie un génotype commun qui est représenté dans les deux sites.

3.3.3 Détection des QTLs

Trois multi-traits (MultiPri : nPriLBD, nP, nLBD ; MultiSec : nSecLBD, nLBD, nEpi ; MultiEpi : nEpiBC, rEpiBC) ont été construits basé sur la corrélation entre les traits pour le modèle un-environnement-multi-trait. Le résultat de ce modèle est similaire à celui du modèle un-environnement-un-trait. Comme dans le chapitre 2, nous n'avons pas trouvé un résultat beaucoup plus précis en termes de position et de PEV de QTLs dans le modèle un-environnement-multi-traits par rapport au modèle un-environnements-un-trait. Pour que les résultats soient plus clairs, nous ne montrerons pas les QTLs détectés dans le modèle un-environnement-multi-traits dans ce chapitre. Par conséquent, nous n'allons montrer que les QTLs détectés dans le modèle multi-environnements-un-trait, et les discuter par rapport aux QTLs détectés dans le modèle un-environnement-un-trait.

trait	LG	MAP	LOD	PEV_CH	PEV_BR	L _{BS}	L _{BS} _SD	Effet_CH	Effet_BR	L	p _G
nPriLBD	2	M	9,26	16,6	7,5	30,39	7,167	-8,22	-5,65	33,30	0,0004
nPriLBD	6	F	3,94	9,8	0,1	22,14	16,01	-6,99	0,17	11,93	0,04992
nPriLBD	10	F	2,83	7,2	0,049	19,09	11,40	-5,73	-0,34	14,11	0,0637
nPriLBD	12	F	2,99	4,3	3	10,66	11,13	-4,13	-3,64	5,25	0,1497
nSeqBC	4	F	5,24	0,4	11,2	8,24	12,71	-0,16	-2,47	2,16	0,0006
nSeqBC	6	M	2,57	4,6	2	48,27	13,29	-1,79	-1,29	59,89	0,1675
nSeqBC	7	F	2,83	0,1	5,9	27,38	15,08	0,09	2,02	27,38	0,1649
nSeqBC	8	M	2,95	7,8	0,049	56,59	15,00	1,97	-0,02	66,80	0,1207
nSeqBC	11	F	3,64	3,5	5	34,87	6,784	-1,50	-1,75	37,20	0,0284
nEpiBC_ln	1	F	7,37	4	11	40,05	12,28	0,18	0,40	46,00	0,0005
nEpiBC_ln	2	F	2,76	1,2	4,2	35,35	23,03	0,06	0,23	26,42	0,1003
nEpiBC_ln	7	M	4,80	1,4	10,1	26,99	8,425	-0,10	-0,40	31,24	0,0280
nEpiBC_ln	8	F	5,02	1,6	8,5	10,19	5,577	0,11	0,36	9,42	0,0006
nEpiBC_ln	10	F	2,67	6,7	0,2	17,90	11,47	0,22	0,07	11,12	0,1236
nEpiBC_ln	12	F	5,17	1,3	8,8	37,81	5,505	0,09	-0,36	40,80	0,0006
nSecLBD	2	M	8,08	8,7	11,2	18,16	10,35	-9,69	-9,24	16,22	0,0004
nSecLBD	3	F	3,37	5,9	2	39,57	13,21	-7,90	-4,69	47,01	0,0008
nSecLBD	7	M	2,48	0,4	4,8	23,75	17,54	-5,00	-5,84	9,58	0,1576
nSecLBD	9	M	4,99	4,7	7	47,44	4,159	7,65	7,58	46,52	0,0006
nSecLBD	11	F	5,67	8,1	6	35,11	4,972	-9,54	-6,92	32,96	0,0007
nSecLBD	12	F	4,10	2,5	6,9	25,67	11,05	-5,90	-7,52	20,08	0,0228
nP	2	M	6,85	13,7	4,5	26,02	9,526	-8,23	-5,48	33,30	0,0004
nP	4	F	5,51	1,2	11,2	6,16	5,976	-2,43	-7,28	4,32	0,0006
nP	6	F	3,48	9	0,2	32,82	17,99	-7,55	0,37	51,56	0,04992
nP	11	F	3,05	3	3,9	38,87	8,045	-4,66	-3,97	34,71	0,1090
nP	12	F	3,34	1,3	6,1	17,03	11,31	-3,06	-5,66	19,15	0,0228
nLBD	2	M	9,98	12,6	11	23,376	7,964	-17,53	-13,39	27,426	0,0004
nLBD	3	F	2,94	5,1	1,5	34,56	16,58	-9,18	-7,08	47,01	0,1183
nLBD	4	F	2,55	1,4	4,2	7,009	12,17	-5,00	-8,47	1,235	0,1706

nLBD	6	F	3,14	7,3	0,4	28,26	12,07	-13,45	1,57	26,12	0,0740
nLBD	7	M	2,50	0,6	4,7	16,09	15,93	-4,76	-8,73	9,584	0,3513
nLBD	9	M	4,59	2,9	7,3	46,04	7,289	7,86	10,98	47,88	0,0259
nLBD	11	F	5,65	7,3	5,4	34,34	4,059	-12,95	-9,67	34,34	0,0007
nLBD	12	F	5,23	2,6	9,1	24	10,68	-8,05	-12,96	20,08	0,0006
nEpiS	2	M	10,86	13,5	11,4	23,36	7,412	-17,72	-17,36	27,43	0,0004
nEpiS	4	F	4,35	1,7	6,6	4,60	7,803	-6,14	-13,89	1,24	0,0006
nEpiS	6	F	3,30	5	2,5	24,71	9,39	-12,39	7,36	20,91	0,0740
nEpiS	7	M	4,42	0,7	8,3	17,10	14,22	-5,13	-14,49	9,58	0,0007
nEpiS	9	M	5,24	3,4	8	45,37	6,345	8,41	14,64	46,29	0,0006
nEpiS	11	F	7,41	8,8	6,9	37,54	4,838	-13,58	-14,64	34,31	0,0007
nEpiS	12	F	8,42	2,6	13,9	38,99	4,579	-7,55	-19,92	40,80	0,0006
rEpiBC	1	F	3,52	0,6	7,5	23,24	17,34	0,66	5,34	10,38	0,0855
rEpiBC	3	M	2,46	0,9	5,2	11,32	13,71	-0,69	-4,29	4,24	0,3400
rEpiBC	6	F	2,28	5,1	0,8	29,13	16,18	2,50	1,01	37,75	0,3740
rEpiBC	7	M	2,58	0,1	6,7	31,04	10,64	-0,10	-4,89	25,33	0,2919
rEpiBC	8	F	4,56	2,8	8,1	11,61	6,697	1,71	5,23	8,69	0,0006
rEpiBC	10	F	3,49	8,8	0,049	13,48	6,66	2,80	0,43	11,12	0,0637

Tableau 3.4 QTLs de ramifications détectées avec le modèle multi-environnement.

MAP : carte génétique, M pour la carte male et F pour la carte femelle. LG : le groupe de liaison. LOD : LOD score, le log₁₀ du rapport de vraisemblance du QTL par rapport à son absence. PEV : pourcentage de la variance expliquée par le QTL. LBS : la position de QTL calculée par le bootstrap. LBS_SD : l'écart type de position de QTL calculé par le bootstrap. Effet : l'effet allélique de QTL. L : la position de QTL en cM. pG : le niveau de signification au niveau du génome.

Au total 28 QTLs significatifs au niveau du génome ont été détectés parmi un total de 47 QTLs en utilisant le modèle multi-environnements-un-trait. Ces QTLs sont distribués principalement sur les huit groupes de liaison LG2M, 4F, 6F, 7M, 8F, 9M, 11F et 12F (Figure 3.4).

En ce qui concerne le nombre de bourgeons primaires latents (nPriLBD), deux QTLs significatifs ont été détectés sur LG2M et LG6F. Le QTL sur LG2M a expliqué 16,6% et 7,5% de la variance phénotypique respectivement dans les sites CH et BR (Tableau 3.4). Le QTL sur LG6F n'est valide que sur le site CH car il n'explique que 0,1% de la variance phénotypique sur le site BR.

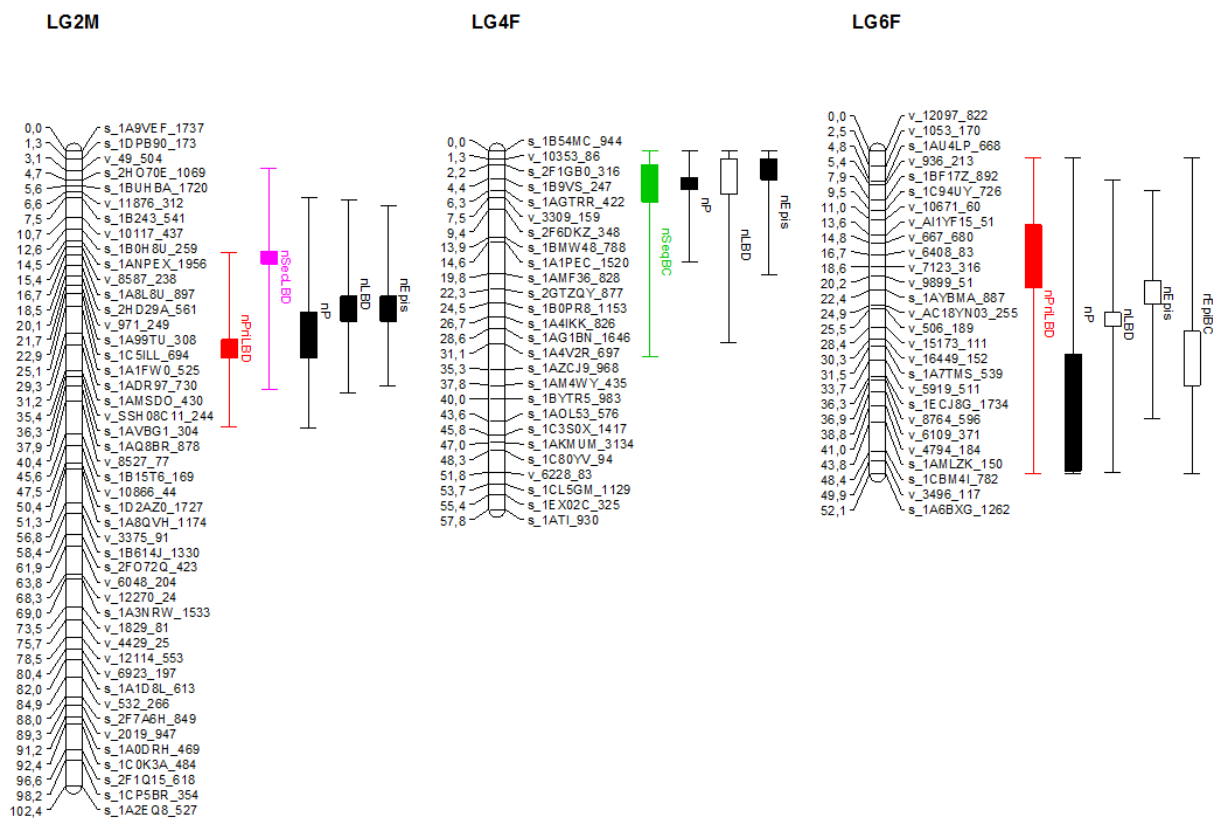
Pour le nombre de branches séquentielles (nSeqBC), deux QTLs significatifs ont été détectés sur LG4F et LG11F. Ces deux QTLs expliquent davantage de variance phénotypique sur le site BR que sur le site CH. Le QTL détecté sur LG4F explique 11,2% de la variance phénotypique sur le site BR, mais il n'explique que 0,4% de la variance phénotypique sur le site CH.

Pour le nombre de branches épiscopormiques (nEpiBC), quatre QTLs ont été détectés sur LG1F, LG7M, LG8F et LG12F. Chaque QTL explique nettement plus de variance phénotypique sur le site BR (8,5% - 11%) que sur le site CH (1,4% - 4%). Le QTL sur LG12F est le seul QTL détecté qui a un effet négatif dans un site et potentiellement un effet positif dans l'autre site.

Pour le nombre de bourgeons secondaires latents (nSecLBD), cinq QTLs significatifs ont été détectés. La variance phénotypique expliquée par chaque QTL est modérée dans les deux sites, sauf le QTL sur LG2M qui présente un PEV supérieur à 11% sur le site BR.

Pour les traits composites, nous avons détecté un nombre important de QTLs. Mais ces QTLs sont colocalisés avec au moins un QTL de trait d'un simple type de rameaux latéraux qui fait partie de ces traits composites. Par exemple, trois QTLs du trait lié à la ramification primaire (nP) qui rassemble les bourgeons primaires latents et les branches séquentielles ont été détectés sur LG2M, LG4F, LG6F et LG12F où nous avons également détecté les QTLs de nPriLBD, et sur LG4F où nous avons également détecté un QTL de nSeqBC. Le seul QTL lié au pourcentage de branches épiscopormiques développées (rEpiBC) se trouve sur LG8F, et présente un PEV très similaire à celui du QTL de nEpiBC sur le même groupe de liaison. Le

nombre d'épicormiques (nEpis) est le trait pour lequel nous avons détecté le plus de QTL, soit six QTLs qui présentent au total 30,7% et 55,1% de la variance phénotypique sur le site CH et le site BR respectivement.



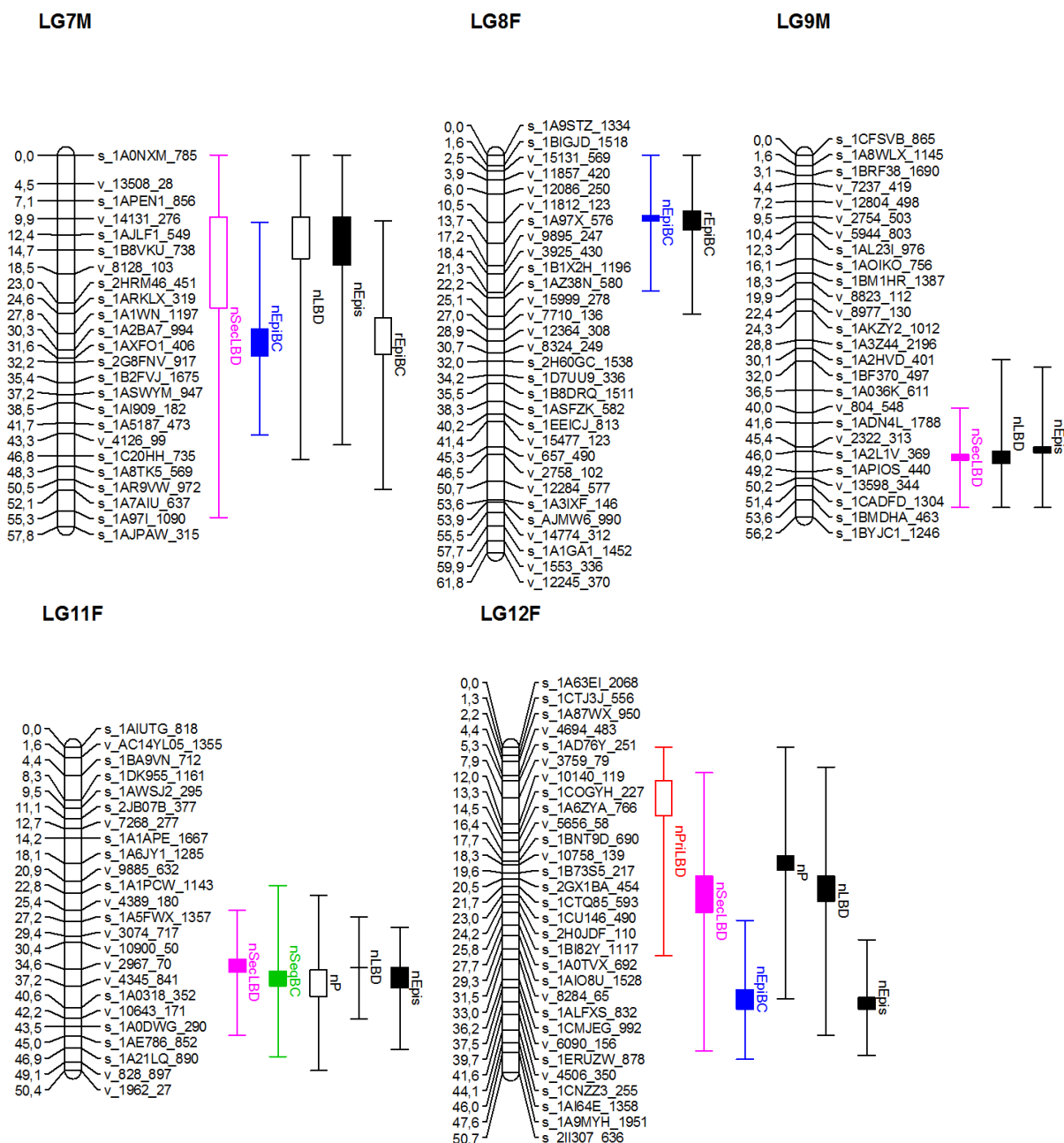


Figure 3.4 Les cartes génétiques mâle et femelle avec les QTLs détectés.

Les couleurs des barres indiquent les différents types de rameaux latéraux : bourgeon primaire latent (en rouge), branche séquentielle (en vert), branche épïcormique (en bleu) et bourgeon secondaire latent (en rose). Les barres noires représentent les QTLs des traits composites. Les barres pleines représentent les QTLs significatifs, les barres vides représentent les QTLs putatifs.

3.3.4 Hotspots de QTLs

Les hotspots de QTLs ont été principalement observés sur deux groupes de liaison : LG2M et LG11F. Sur ces deux groupes de liaison, les QTLs significatifs du modèle un-environnement-un-trait ont été détectés dans les deux sites (Annexe 2). Les trois QTLs les plus explicatifs du modèle multi-environnements, nSecLBD, nLBD et nEpiS tous expliquent

plus que 9% de la variance observée sur les deux sites. Des QTLs de ces trois traits sont également colocalisés sur LG9M et LG7M, mais ils sont moins explicatifs ou significatifs.

Sur LG2M, le QTL de nPriLBD et le QTL de nP sont colocalisés, cette colocalisation est attendue puisque la corrélation entre nPriLBD et nP est une des plus fortes corrélations entre les traits ($R=0.94$). Une autre colocalisation attendue est celle entre nSecLBD et nLBD. Cette colocalisation est trouvée sur LG7M, LG9M, LG11F et LG12F, mais le QTL de nSecLBD n'est pas colocalisé avec le QTL de nLBD sur LG2M. En effet les QTLs de nLBD et de nEpi sont placés au milieu des QTLs de nPriLBD et de nSecLBD.

Sur LG11F, le QTL de nSeqBC est très proche de celui de nSecLBD ; c'est la seule région génomique où il y a colocalisation de QTL entre les différents types de ramification.

3.3.5 Interaction QTL × Environnement

Les effets des QTLs entre deux sites ont été comparés (Figure 3.5). Un QTL de nPriLBD sur le LG6F présente un effet négatif uniquement sur le site CH et son effet sur le site BR est autour de zéro. La même situation se trouve sur LG4F pour nSeqBC qui présente un effet négatif uniquement sur le site BR. Pour nEpiBC, nous avons trouvé une différence claire de l'effet de QTL entre les deux sites pour tous les 4 QTLs. Ces QTLs présentent nettement plus d'effet sur le site BR que sur le site CH. Contrairement aux autres ramifications, les effets des QTLs de nSecLBD sont plutôt similaires si l'on compare les deux sites.

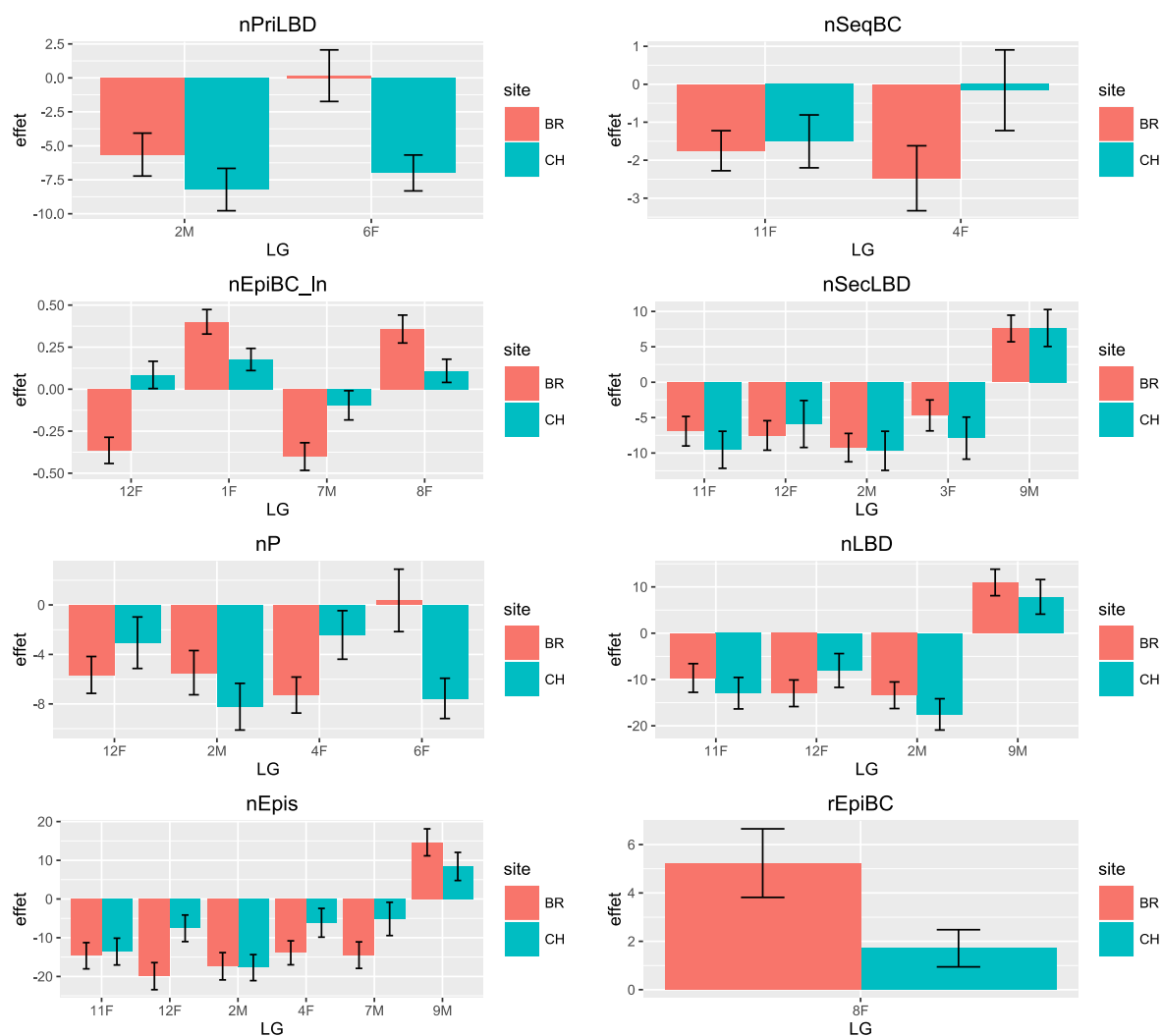


Figure 3.5 Comparaison de l'effet de QTL significatifs entre deux sites.

LG : groupe de liaison. Chaque groupe de liaison représente l'effet d'un QTL détecté sur ce groupe de liaison pour le site BR (barre en orange) et le site CH (barre en vert-bleu). L'écart-type de l'effet de QTL a été représenté par les barres d'erreur. L'effet de QTLs n'est pas comparable entre les groupes de liaison.

3.4 Discussion

3.4.1 Variation phénotypique

La variation phénotypique est légèrement plus grande sur le site BR que sur le site CH sauf pour le trait du pourcentage d'épicormiques développés (rEpiBC). Ceci confirme ce que nous avons supposé dans le chapitre 2, à savoir que la grande variation phénotypique des traits de ramification est due à la faible densité de plantation et à la plus grande arrivée de lumière sur les troncs. Dans l'étude de Attocchi (2013) sur le chêne pédonculé, une augmentation de la production de branches épicormiques suite à l'éclaircie à 13 -15 ans et

l'élagage à 22-24 ans avait été signalée. Par rapport à l'observation par tomographie à rayon X réalisées sur le site BR il y a 3 ans, suite à l'élagage et à la diminution de la densité de la plantation en raison de l'éclaircie, nous nous attendons à ce que le nombre de branches épïcormique soit plus élevé. En fait, sur le site BR, nous avons observé non seulement un nombre de branches épïcormiques (nEpiBC) mais aussi un nombre de bourgeons secondaires latents (nLBD) plus élevé dans la seconde étude. C'est probablement à cause de l'élagage et de l'éclaircie qui ont favorisé la régénération de bourgeons secondaires à la base des branches. Nous avons trouvé une corrélation entre le nombre des ramifications primaires (nP) et le nombre d'épïcormiques (nEpi) de $R=0,73$; ceci a confirmé que plus de ramifications primaires ont été produites depuis la moelle, plus on observera d'épïcormiques sur le tronc, comme déjà suggéré par Morisset (2012).

3.4.2 Plasticité phénotypique

Dans cette étude, l'interaction génétique \times environnement est à remarquer sur le nombre de branches épïcormiques (nEpiBC). Certains génotypes ont produit plus de branches épïcormiques sur le site BR ; ceci montre que le développement des branches épïcormiques est plus favorisé sur le site BR que sur le site CH. Ceci est très probablement dû au fait que la diminution de la densité de la plantation (par l'éclaircie), l'élagage et l'ensoleillement en début de la saison de la croissance, ont constitué des conditions environnementales favorables dont ont profité certains génotypes sur le site BR (Attocchi 2013; Colin et al. 2010; Meier et al. 2012). C'est surtout à la base des branches que les bourgeons secondaires latents qui étaient en dormance ont commencé à se développer en branches épïcormiques.

L'effet génotype et l'effet site sur le nombre de bourgeons primaires latents (nPriLBD) et sur le nombre de bourgeons secondaires latents (nSecLBD) sont significatifs, mais aucune interaction génotype \times site n'a été détectée. Les arbres du site CH ont développé plus de bourgeons latents que ceux du site BR. Le nombre d'épïcormiques (nEpi) qui présente l'ensemble des bourgeons latents et des branches épïcormiques est aussi plus élevé sur le site CH que sur le site BR. Le fait que davantage de bourgeons latents se soient développés en branches épïcormiques ne peut pas expliquer par la différence du nombre de bourgeons latents entre les sites. Autrement dit, les conditions de densité et de lumière ne sont probablement pas les raisons principales qui expliquent cette différence du nombre de bourgeons latents. Cette différence est peut-être liée à l'âge des arbres. Il faut en effet remarquer que par rapport au

site BR, les arbres du site CH sont plus jeunes et leur écorce est moins crevassée. Par conséquent, les bourgeons latents sont plus faciles à repérer. Si nous considérons les arbres observés par tomographie à rayons X qui avaient le même âge que celui du site CH, nous trouvons en moyenne 19,3 bourgeons primaires latents par arbre et par mètre par tomographie (Song et al. 2017). Ce chiffre est légèrement inférieur à nPriLBD observé à l'œil nu 3 ans après l'éclaircie et l'élagage dans le même site BR (nPriLBD=22,7). Il est beaucoup plus faible que celui obtenu par observation à l'œil nu sur le site CH (nPriLBD=36,9). En fait le site BR avait subi une sécheresse 3 ans après l'installation de la plantation (communication personnelle avec Benjamin Dencausse, le technicien en charge du dispositif du site Bourran). En plus les bourgeons primaires latents ont été observés principalement sur les limites d'unité de croissance et de la pousse annuelle, cette différence de nPriLBD est probablement due au fait que les arbres au site BR ont moins d'arrêts de croissance que celles au site CH au début de leur croissance.

Par contre pour nSecLBD, nous n'avons pas trouvé les raisons environnementales qui peuvent expliquer le grand écart entre l'observation par rayon X sur le site BR et l'observation à l'œil nu sur les deux autres sites. Suite à notre expérience des observations, beaucoup de bourgeons secondaires latents à la base des branches pourraient être très difficiles à repérer par la tomographie à rayon X. De plus, certains bourgeons sont faciles à confondre avec les rayons ligneux (Figure 3.6).

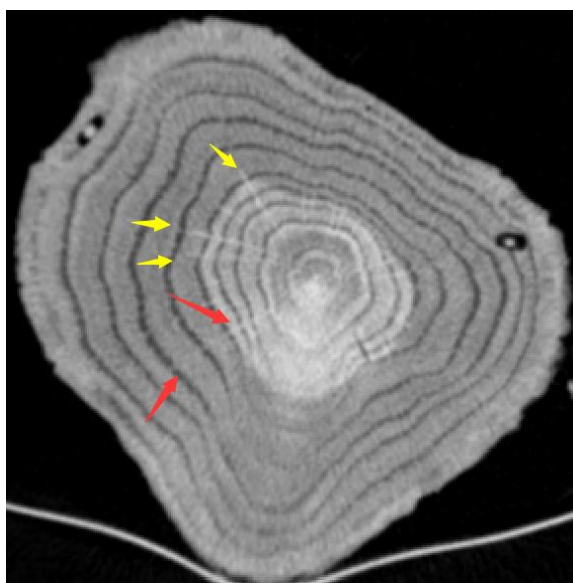


Figure 3.6 Illustration graphique de bourgeon secondaire et de rayons ligneux. Les flèches rouges indiquent un bourgeon secondaire. Les flèches jaunes indiquent des rayons ligneux.

Pour le nombre de branches séquentielles (nSeqBC), autour de 20 branches séquentielles par mètre ont été observées sur le site CH aussi bien que sur le site BR. Nos observations sont donc très similaires à celle de l'étude sur chêne sessile (Morisset et al. 2012) et sur chêne blanc (Meier and Saunders 2013). Il faut remarquer que la distinction entre une branche séquentielle plagiotrope et une branche épïcormique qui s'est développée à partir d'un bourgeon qui est resté latent seulement un ou deux ans est difficile à faire. En effet dans le deuxième cas, la trace du bourgeon dormant près de la moelle de la tige peut passer inaperçue (Song et al. 2017). En plus nSeqBC est le seul trait qui a été détecté avec un effet site mais pas d'effet génotype. L'effet génétique sur le nombre de branches séquentielles semble assez limité.

3.4.3 Détection des QTLs

Par rapport aux 4 QTLs significatifs concernant nPriLBD et détectés par tomographie à rayon X, seulement deux QTLs significatifs ont été détectés par observation à l'œil nu. Un QTL est localisé sur LG2M, qui est le groupe de liaison où aucun QTL significatif n'a été détecté dans l'étude par tomographie. Ce QTL est confirmé sur les deux sites car le QTL du modèle un-environnement a été détecté sur chaque site (Annexe 2). Les localisations des QTLs sur LG2M sont très intéressantes. En effet les QTLs des traits composites nLBD et nEpis sont localisés au milieu des QTLs de nPriLBD et de nSecLBD. Pour expliquer ces localisations, nous avons réalisé une analyse d'un modèle de 2-QTL pour tester s'il existe 2 QTLs de nLBD sur le même groupe de liaison. En fait, l'hypothèse de 2 QTLs de nLBD sur LG2M a été rejetée car l'effet de QTLs n'est pas significatif. Donc nous supposons qu'il existe bien un QTL de nPriLBD et un QTL de nSecLBD qui présentent respectivement deux contrôles génétiques différents sur LG2M comme nous l'avons supposé sur LG6F dans l'étude précédente ; il y aurait un contrôle génétique de la production des bourgeons primaires latents, probablement lié directement à l'initiation des méristèmes axillaires, et un autre contrôle génétique de la production des bourgeons secondaires latents qui probablement régularise d'initiation des bourgeons sur les branches primaires. Notre hypothèse pourrait peut-être expliquer pourquoi Segura et al. (2009) chez le pommier ont détecté des QTLs des bourgeons latents, au niveau de l'arbre entier et au niveau du tronc, localisés sur deux régions distinctes d'un même groupe de liaison.

Pour nSecLBD, nous avons détecté également ses QTLs sur LG9M, LG11F et LG12F. Sur LG9M, la région génomique indiquée par le QTL semble très précise (sur une zone de 1 cM de long). Mais nous présumons que cette région génomique est liée au contrôle des bourgeons latents en général plutôt qu'au contrôle spécifique aux bourgeons secondaires latents. En effet, un QTL putatif de nPriLBD et un QTL putatif de nP ont été détectés sur le site BR à cet endroit (Annexe 2). Sur LG11F, le QTL de nSecLBD chevauche le QTL du nombre de branches séquentielles (nSeqBC). Il semble qu'il existe un hotspot pour le contrôle génétique de la production des branches séquentielles, étant donné qu'un grand nombre de bourgeons secondaires latents se trouvent à la base des branches séquentielles. En fait, comme Colin et al. (2010) dans leur étude sur des chênes sessiles de 13 ans qui signalait que plus de la moitié des épïcormiques sont des bourgeons secondaires latents. Nous avons retrouvé une proportion très similaire : 50.3%. Cela peut expliquer cette colocalisation ; en plus, aucun de ces QTLs n'a expliqué plus de 9% de la variance phénotypique dans les deux sites.

Dans l'étude précédente, nous avons supposé que certains QTLs de nEpiBC et de rEpiBC étaient liés à la régulation de la dormance et à l'élongation des bourgeons, car ces QTL ne sont pas colocalisés avec les QTLs des autres types de rameaux latéraux. Nous avons retrouvé les QTLs de ces deux traits sur les groupes de liaison LG1F et LG7M. De plus les QTLs ont été aussi détectés sur LG8F et LG12F dans notre nouvelle étude (Annexe 3). Sur LG 1F et LG8F, ces QTL qui sont colocalisés avec les QTLs des autres types de rameaux latéraux, suggèrent un contrôle génétique commun pour tous les épïcormiques. D'ailleurs, sur LG7M et LG12F, les positions de QTLs de nEpiBC et de rEpiBC semblent être indépendantes par rapport à celles des QTLs des autres types de rameaux latéraux. Cela suppose que ce contrôle génétique indépendant est probablement lié à la régulation de la dormance pour le développement des bourgeons latents au branches épïcormiques.

3.4.4 Comparaison entre les deux analyses de QTL

La seule colocalisation de QTLs significatifs, liée aux bourgeons primaires latents, commune aux les deux études se trouve sur LG6F (Annexe 3). Mais ces QTLs présentent très peu de variance phénotypique sur le site BR. En plus les effets des QTLs sont apparus opposés. Pour cette raison, nous en discuterons dans la discussion.

Pour certains traits, nous avons trouvé une colocalisation entre les QTLs putatifs révélés par tomographie et les QTLs significatifs révélés par l'observation à l'œil nu. Ces

QTLs semblent stables en utilisant différentes méthodes d'observation ; la position de QTLs est même plus précise par le modèle multi-environnement. C'est le cas pour nEpiBC sur LG1F, nSecLBD sur LG2M et nEpi sur LG9M. Il y a aussi des cas, par exemple sur LG7M, pour lesquels au contraire les QTLs de nLBD et rEpiBC détectés ne sont plus significatifs et leurs positions beaucoup moins précises par rapport à ceux détectés par tomographie à rayon X il y a trois ans sur le site BR avant l'éclaircie et l'élagage.

Par observation tomographique, nous n'avons pas trouvé de relation entre le nombre de branches séquentielles et le volume des nœuds dans le tronc, ni de colocalisation de QTLs entre ces deux traits. Chose étonnante, un QTL significatif de nSeqBC principalement détecté sur le site BR est colocalisé avec le QTL putatif du volume des nœuds (vSeqBC) sur LG4F. Le contrôle génétique du nombre de branches séquentielles n'est peut-être pas toujours indépendant de celui du volume des nœuds.

En ce qui concerne les hotspots, ceux découverts par la méthode tomographique sont maintenus tandis que de nouvelles régions génomiques ont été découvertes sur LG2M, LG9M, LG11F et LG12F. Par exemple, un hotspot avait été révélé sur LG7M dans l'étude précédente, et il se trouve que les QTLs de bourgeon latent sont localisés dans la même région génomique dans notre seconde étude. Il y a très probablement un contrôle génétique fort sur la production de bourgeons épicromiques. Sur LG8F, outre la régulation de la dormance et l'élongation de bourgeon, le contrôle génétique de cette région génomique implique probablement aussi la régulation de l'initiation du méristème axillaire car les QTLs de bourgeons primaires sont également détectés sur le hotspot de ce groupe de liaison.

3.4.5 QTL x Environnement

Nous avons observé trois types d'interaction QxE. Les QTLs de nSecLBD n'ont pas montré une interaction entre QTL et environnement, et sont donc considérés comme des QTLs constitutifs. Sur LG6F, le QTL de nPriLBD a clairement un effet dans un environnement mais pas dans l'autre. Cela signifie que ce QTL est conditionnellement neutre car il peut être détecté seulement avec certaines conditions environnementales. Nous n'avons pas observé de QTLs avec effets de pléiotropie antagoniste, car aucun QTL n'a été détecté avec effet positif dans un site et effet négatif dans l'autre. En revanche, le QTL de nPriLBD révélé avec la méthode tomographique et qui présente un effet positif sur le site BR, est

colocalisé avec le QTL de nPriLBD révélé par l'observation à l'œil nu avec un effet négatif sur le site CH sur LG6F (Annexe 2 et Annexe 3).

Pour le trait nSeqBC, un QTL conditionnellement neutre est détecté sur LG4F. Ce QTL ne présente qu'un effet négatif dans le site BR. Dans l'étude de la branchaison sylleptique chez le peuplier, Rae et al. (2008) ont été trouvés des QTLs sans interaction QxE, des QTLs avec sensibilité différenciée et des QTLs conditionnellement neutres. Mais la plupart des QTLs conditionnellement neutres ont montré un effet positif au sud de la Grande-Bretagne et au centre de la France, un effet nul au nord d'Italie où il fait plus chaud et où il y a plus de soleil et plus de précipitation. Un autre QTL a un effet négatif en Grande-Bretagne (-1.96 ± 0.901) et en Italie (-3.19 ± 1.24) et pas d'effet en France (0.236 ± 1.02). Les conditions climatiques (ensoleillement, température et la précipitation) semblent ne pas pouvoir expliquer cette interaction QxE du développement des branches sylleptiques.

Pour le trait nEpiBC de notre étude, lorsque la distribution des valeurs phénotypiques du trait ne suivaient pas la loi normale, les valeurs phénotypiques ont été log-transformées pour l'analyse QTL et l'effet de ces QTLs n'est plus interprétable. Pour cette raison, nous avons refait l'analyse de QTL avec le trait nEpiBC sans transformer ses valeurs phénotypiques. Ainsi nous avons confirmé que la différence de l'effet de QTL entre les deux sites est identique à celle pour le trait transformé : les effets des QTLs sont significativement plus forts sur le site BR que sur le site CH (Annexe 4). Ces QTLs montrent une interaction QTL x Environnement forte pour l'effectif des branches épiscopiques. Cela pourrait expliquer la plasticité phénotypique induite par l'éclaircie sur les ramifications épiscopiques (Morisset 2012). Les conditions de lumière et la présence de gènes qui pourraient être activés par la lumière sont très probablement les causes principales de cette interaction QxE.

4 Analyse QTL de l'ontogénèse de la ramification et de la croissance

4.1 Introduction

La croissance du chêne est monopodiale et polycyclique : en l'absence de dégâts, l'élongation de l'axe principal est assurée par le bourgeon terminal de l'unité de croissance (UC) précédente, et plusieurs UCs peuvent se développer durant une année (Chaar and Colin 1999). La croissance en hauteur est une accumulation de pousses annuelles (PA), la longueur de PA étant liée au nombre d'UCs et également à la longueur des UCs. Le chêne pédonculé peut développer jusqu'à 16 UCs dans l'année en conditions contrôlées (Lavarenne-Allary 1965). Dans les conditions naturelles, il peut produire de 4 à 7 UCs pendant une saison de croissance si les conditions sont favorables. Une ou deux UCs seulement peuvent se développer en conditions limitantes (Lavarenne-Allary 1965; Longman and Coutts 1974). Après le nombre d'UCs, la longueur des UCs est la deuxième composante importante pour la croissance annuelle en hauteur. Plus particulièrement, c'est l'UC produite à la fin de la saison de croissance qui est la plus importante car en termes d'élongation, elle est plus longue que celle du début de la saison de croissance (Collet et al. 1997). Comme le nombre d'UCs, la longueur des UCs est contrainte par les nombreux facteurs environnementaux, par exemple la disponibilité en ressources comme la lumière, l'eau et minéraux, le gel tardif ou les attaques d'herbivores ou d'insectes (Chaar et al. 1997).

Comme Grattapaglia et al. (2009) l'ont résumé dans leur revue, la croissance de l'arbre est déterminée (i) par la division et l'expansion des cellules des méristèmes apical et cambial, (ii) la transition développementale et saisonnière, (iii) l'efficacité de la photosynthèse, (iv) le transport des nutriments et de l'eau, et (v) la capacité de répondre aux stress biotiques et abiotiques. Ces processus sont contrôlés par de nombreux mécanismes génétiques qui répondent dynamiquement aux signaux environnementaux.

L'analyse QTL comme outil pour rechercher les régions génomiques liées à la croissance en hauteur et en diamètre a déjà été menée non seulement chez l'eucalyptus (Kirst et al. 2004), le peuplier (Rae et al. 2008) et le pin (Marguerit et al. 2014; Markussen et al.

2003), mais également chez le chêne (Gailing et al. 2008; Scotti-Saintagne et al. 2004). Toutefois, les études génétiques ont été plus avancées en transcriptomique et expression transgénique sur les trois premières espèces alors que très peu d'études chez le chêne ont abordé le contrôle génétique de la croissance jusqu'aux gènes.

Le contrôle génétique sur les deux composantes de la croissance en hauteur à savoir le nombre d'UCs et la longueur des UC a été étudié chez le chêne pédonculé par analyse QTL dans l'étude de Scotti-Saintagne et al. (2004). Les co-localisations de QTLs ont montré un contrôle génétique commun pour les deux composantes de la croissance en hauteur. En revanche, Plomion et al. (1996) chez le pin maritime ont signalé que les mécanismes génétiques de ces deux composantes à savoir l'initiation des UC qui est contrôlée par le méristème apical et l'élongation des UC qui est contrôlée par le méristème subapical, sont séparés et sur différents chromosomes. D'ailleurs Fontaine et al. (1999) chez le chêne sessile de 3 ans ont mis en évidence qu'au sein d'une PA, la première UC est totalement préformée dans le bourgeon terminal d'hiver, la deuxième et la troisième UC possèdent plus ou moins une partie préformée et une partie néoformée. Cela montre que l'initiation et l'élongation des UCs ne semblent pas intervenir dans la même période de l'année, et ces deux composantes sont probablement liées à des mécanismes génétiques séparés comme chez le pin maritime.

Le contrôle génétique de la croissance de l'arbre a aussi été abordé par les études de la stabilité de QTLs. Des expressions de QTLs de la croissance en hauteur totalement différentes selon les périodes de croissance (juvénile ou mature) ont été signalées chez le pin maritime (Plomion et al. 1996) et le pin taeda (Kaya et al. 1999). Ceci suggère que différents QTLs peuvent être impliqués de manière différente dans le contrôle génétique de la croissance en hauteur à travers le temps. Cela pourrait aussi expliquer le peu de corrélation observé entre les jeunes arbres et les arbres matures en ce qui concerne la hauteur chez le pin maritime (Kremer et al. 1991). L'expression de QTLs de la croissance varie donc en fonction des périodes de croissance mais également selon différents environnements. Ceci est le cas de la plupart des QTLs qui présentent plus ou moins d'interaction QTL×E vu la complexité de leur contrôle génétique (Rae et al. 2008).

En ce qui concerne la ramification, sa relation avec la croissance a déjà été largement mise en évidence dans la littérature. Le nombre de branches séquentielles est positivement corrélé au nombre de PAs car la plupart des branches séquentielles se situent juste en dessous de la limite entre deux UCs (Colin et al. 2010). Le nombre de branches séquentielles est

également positivement corrélé avec la longueur des UCs selon l'étude de Heuret et al. (2003) sur des chênes rouges âgés de 5 ans. Colin et al. (2012) a également signalé que le nombre de bourgeons axillaires et le nombre de bourgeons éplicormiques sont aussi positivement corrélés avec la longueur des PA chez le hêtre. Dans son étude, une corrélation négative entre le développement de la branchaison éplicormique et la croissance en diamètre a également été mise en évidence. Le nombre de bourgeons secondaires présents à la base de ces branches séquentielles est potentiellement aussi corrélé avec le nombre et la longueur des PAs. En revanche, chez le chêne pédonculé, Herrmann et al. (2015) ont rapporté que la croissance des racines et la croissance de la partie aérienne sont négativement corrélées. Oliver Brendel a également signalé que la croissance en hauteur est négativement corrélée avec le nombre de branches séquentielles sur des semis de 1 an élevés en serre (communication personnelle à propos d'une étude non encore publiée). La croissance de l'arbre suit clairement une stratégie particulière d'allocation de carbone entre la partie aérienne et la partie souterraine, ou entre la croissance en hauteur et la ramification.

Ces corrélations entre le nombre de rameaux et la croissance en hauteur pourraient se traduire par la colocalisation de QTLs car l'analyse QTL est en fait une comparaison statistique. Ces co-localisations pourraient être également expliquées par un contrôle génétique commun. Par exemple Bradshaw and Stettler (1995) chez le peuplier ont montré que le nombre de branches sylleptiques et la croissance en diamètre partagent la même région génomique. Dans le chapitre 2, les traits de ramification étaient standardisés par mètre de tronc. Par conséquent la variation de nombre de rameaux est probablement liée aussi au nombre différent de PAs par mètre. Les analyses QTL séparées sur le nombre de ramifications standardisés par PA, sur la longueur de PAs et sur le nombre de PAs par mètre pourraient éliminer la relation statistique entre ces traits et permettraient d'évaluer indépendamment leur contrôle génétique.

Dans ce contexte, des analyses du mécanisme génétique et de l'interaction QTL×E sur la croissance du chêne sont absolument nécessaires. Nous avons pu profiter des chênes de la famille 3P×A4 plantés sur le site de Bourran (BR) pour continuer l'étude de Scotti-Saintagne sur l'analyse QTL de la croissance. De plus, pour une étude de la stabilité des QTLs, nous avons profité du fait que les mêmes génotypes que ceux du site BR ont été implantés 3 ans plus tard dans un environnement complètement différent dans le site de Champenoux (CH). D'autre part, une standardisation par PA du nombre des ramifications nous permettra

d'évaluer le contrôle génétique de la ramification indépendamment des variations de croissance en hauteur. Enfin, cela nous permettra de clarifier si la relation entre la ramification et la croissance est due simplement à une corrélation statistique ou bien est due à un contrôle génétique commun.

4.2 Matériels et méthodes

4.2.1 Estimation des pousses annuelles

Dans un premier temps, une estimation du nombre de PA a été réalisée sur les images de billon reconstruites en 3D. Cette estimation est basée sur le fait que la limite de PA se situe à l'endroit où il y a un changement de l'orientation de la moelle et au moins 3 à 4 branches séquentielles relativement grandes qui se trouvent juste en bas. Cette méthode ne permet malheureusement pas de distinguer les unités de croissance (UC) des pousses annuelles (PA). Par conséquent les variations indésirables dues à cette mauvaise distinction vont diminuer aussi la puissance de la détection de QTL. Pour y remédier, nous avons estimé les positions de la coupe des deux extrémités du billon par rapports aux limites supérieures et inférieures des pousses annuelles en observant la distance entre la limite extérieure du premier cerne et la limite extérieure de la moelle.

Nous avons récupéré deux rondelles de 1-2 cm aux deux extrémités des 332 billons (166 génotypes) qui ont été scannés par tomographie à rayon X. Les coupes transversales intérieures des rondelles ont été épluchées et colorées depuis la moelle jusqu'au dernier cerne pour rendre tous les vaisseaux plus visibles à l'aide du scalpel et de la craie (Figure 4.1). Le nombre de cernes a été compté sous une loupe binoculaire. La distance entre la moelle et le premier cerne a été évaluée et classée en trois niveaux A, B et C, en se basant sur le fait que la distance entre la moelle et le premier cerne diminue de bas à haut à l'intérieur d'une pousse annuelle.

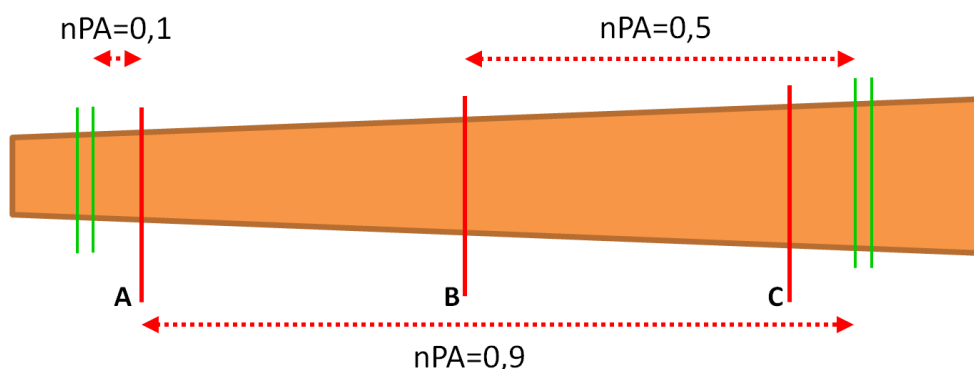
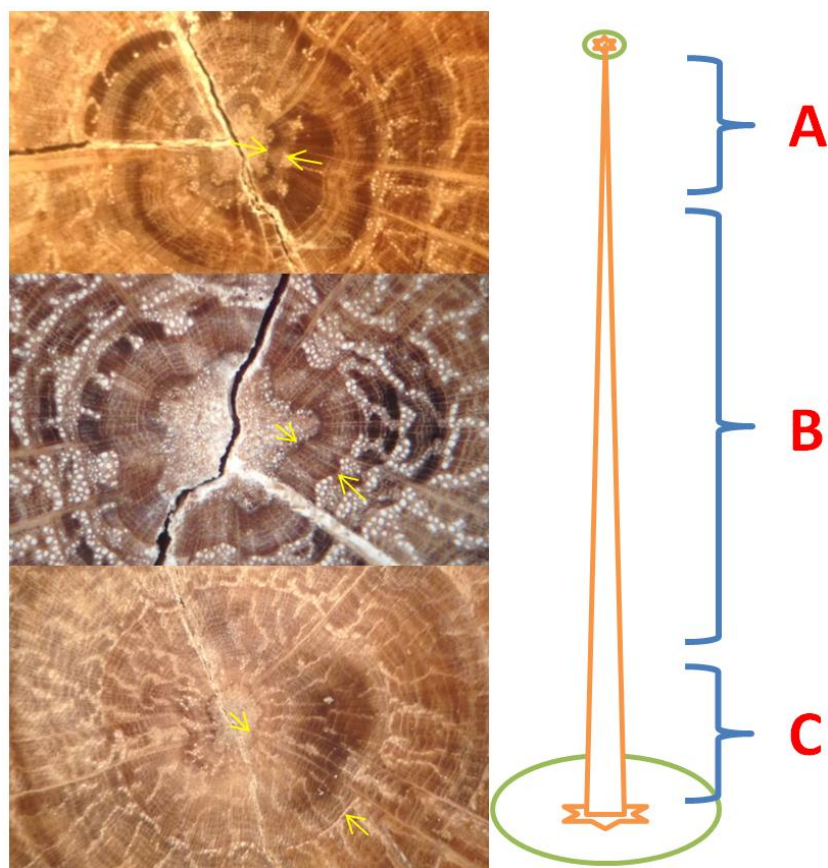


Figure 4.1 Schéma de l'estimation du nombre de pousses annuelles en fonction de la coupe des rondelles et de la distance entre la moelle et le premier cerne.

Les cercles verts représentent la limite extérieure du cerne le plus proche de la moelle. Les lignes vertes représentent les limites supérieures et inférieures de pousse annuelle. Les lignes rouges représentent les endroits où ont été prélevées les rondelles.

Le nombre de pousses annuelles (nPA) a été calculé en deux étapes : 1) recherche du nombre de pousses annuelles entières en calculant la différence du nombre de cernes entre deux coupes ; 2) recherche des restes de pousse annuelle aux deux extrémités en considérant les deux coupes. Si la coupe de rondelle en bas du billon est classée en A, B et C, le nombre de pousse annuelle entre la coupe et la limite de pousse annuelle plus proche est respectivement 0,1, 0,5 et 0,9 (Figure 4.1). Ce chiffre a été ajouté au nombre de pousse

annuelles entière pour donner le nombre de pousses. Les effectifs des différents types de ramification ont été ensuite divisés par le nombre de pousses annuelles ainsi calculé.

4.2.2 Mesure de la croissance

La croissance a été mesurée en 2014 et en 2015. En début 2014, sur le site BR la hauteur et le diamètre du tronc à 130 cm ont été mesurés sur 1125 individus de 16 ans ce qui représente 185 génotypes (soit environ 6 clones par génotypes). En début 2015 sur le site CH, la hauteur (H) et la circonférence du tronc à 130cm ont été mesurées sur 828 individus de 14 ans ce qui représente 216 génotypes (soit environ 4 clones par génotypes). Le diamètre (D) a été calculé en divisant la circonférence par $2.\pi$. L'estimation du volume de tronc (V) est calculée par le modèle suivant :

$$V = \pi \left(\frac{D}{2} \right)^2 \times H$$

L'effet bloc a été détecté comme significatif sur les trois traits de la croissance H, D et V sur le site CH en utilisant le modèle statistique suivant :

$$Y_{ij} = \mu + G_i + B_j + \varepsilon_{ij}$$

où Y_{ij} est la valeur observée du trait, G_i l'effet du génotype i , B_j l'effet du bloc j , ε_{ij} est l'erreur. L'interaction entre le génotype et le bloc ($G_i B_j$) n'était pas considérée dans le modèle car dans chaque bloc nous n'avons qu'une observation pour chaque génotype. Pour le site BR, nous avons ignoré B_j car la plantation est en bloc aléatoire incomplet. Le modèle statistique est donc :

$$Y_{ij} = \mu + G_i + \varepsilon_{ij}$$

La moyenne ajustée de la valeur génotypique des deux sites a été estimée par le package lsmeans du logiciel R (Lenth 2016); les jeux de données des deux sites ont été combinés pour évaluer les traits de la croissance graphiquement.

Type de trait	Trait	Description
ramification	Bourgeon primaire	nPriBD_pa Nombre de bourgeons primaires par PA
		nPriLBD_pa Nombre de bourgeons primaires latents par PA
	Branche séquentielle	nSeqBC_pa Nombre de branches séquentielles par PA
		vSeqBC_pa Volume total de nœuds de la branche séquentielle par PA (cm ³)
	Branche épïcormique	nEpiBC_pa Nombre de branches épïcormiques par PA
	Bourgeon secondaire	nSecBD_pa Nombre de bourgeons secondaires par PA
	Ramification primaire	nP_pa Nombre de ramifications liées directement à la moelle (somme de nPriBD et nSeqBC) par PA
	Bourgeon latent	nLBD_pa Nombre de bourgeons latents (somme de PriLBD et SecLBD) par PA
Epicormique	nEpiBC_pa Nombre de ramifications épïcormiques (somme de nLBD et nEpiBC) par PA	
Croissance	nPA	Nombre de la pousse annuelle par billon d'environ un mètre
	IPA	La longueur moyenne de pousses annuelles estimées (cm)
	H	Hauteur de l'arbre (cm)
	D	Diamètre de l'arbre à 130cm du sol (cm)
	V	Volume de tronc de l'arbre estimé (cm ³)

Tableau 4.1 Liste de traits et leur description

4.2.3 Détection et cartographie des QTLs

La valeur génotypique estimée par lsmeans a été utilisée pour l'analyse QTL. Dans le cas où la distribution du trait ne suivait pas une loi normale (tous les traits de ramification et le trait du volume du tronc), les valeurs phénotypiques du trait ont été transformées en utilisant le logarithme naturel :

$$Z = \ln(X + 1)$$

où Z est la valeur phénotypique du trait transformé, X est la valeur phénotypique originale ou la valeur phénotypique corrigée. « ln » est attaché sur le nom des traits transformés. La valeur moyenne de chaque génotype a été utilisée pour l'analyse QTL.

L'analyse QTL a été réalisée sur neuf traits de ramification et cinq traits de croissance (Tableau 4.1). Nous avons utilisé les mêmes logiciels et les mêmes méthodes que celles décrites dans le chapitre 3 pour la détection et la cartographie de QTL. La détection QTL avec la modèle un-QTL-un-trait a été réalisée sur les neuf traits de la ramification et le trait du nombre et de la longueur de pousses annuelles (nPA). Le modèle un-QTL-plusieurs-environnements a été ajusté sur les trois autres traits de croissance (H, D et V). Nous montrons les QTLs putatifs et significatifs pour les traits de la croissance, et nous ne considérons que les QTLs significatifs au niveau du génome pour les QTLs des traits de ramification. Les QTLs détectés pour la ramification par pousse annuelle et pour la croissance vont être comparés sur la carte génétique de 3P x A4 avec les QTLs détectés pour la ramification par mètre présentée dans le chapitre 2.

4.3 Résultats

4.3.1 Variation phénotypique

Pour la ramification, le nombre de rameaux standardisé par PA est beaucoup plus variable que celui standardisé par mètre, présenté dans le chapitre 2 (Table 3). Pour le nombre de PA, nous avons estimé en moyenne 3.3 pousses annuelle sur les billons d'environ un mètre (Tableau 4.2). Certains arbres ont développé jusqu'à 7.4 pousses annuelles sur un mètre, et certains arbres ont développé plus d'un mètre de tronc dans une année.

Trait	Moyenne	SD	Min	Max	CV
nPriBD_pa	9,9	7,9	1,0	76,0	0,8
nPriLBD_pa	7,1	6,2	0,4	62,0	0,9
nSeqBC_pa	11,8	5,6	3,0	40,0	0,5
vSeqBC_pa	84,3	63,2	4,1	531,1	0,7
nEpiBC_pa	3,5	3,3	0,0	30,0	0,9
nSecBD_pa	5,4	7,0	0,0	49,0	1,3
nP_pa	21,0	12,0	6,1	95,0	0,6
nLBD_pa	11,4	11,3	0,5	106,0	1,0
nEpis_pa	18,8	16,4	1,5	140,0	0,9
nPA	3,3	1,2	0,8	7,4	0,4
IPA	36,7	16,65	15,5	124,15	0,5

Tableau 4.2 Statistique descriptives des traits de la ramification standardisée par pousse annuelle et de la pousse annuelle basée sur les données non transformés du site BR. SD, écart-type. CV, coefficient de la variation.

Pour la croissance en hauteur (H) et en diamètre (D), l'écart-type est très similaire entre les deux sites même si les arbres des deux sites ont une différence d'âge de 2 ans (Tableau 4.3). La croissance moyenne en diamètre sur le site BR a atteint presque deux fois celle sur le site CH. Le volume du tronc a été estimé comme quatre fois plus grand en termes de moyenne et de valeur maximum sur le site BR par rapport au site CH. La variance des trois traits de la croissance entre les arbres est plus grande sur le site CH.

	Moyenne		Ecart-type		Min		Max		CV	
	CH	BR	CH	BR	CH	BR	CH	BR	CH	BR
H	510	759	121	122	110	220	834	1170	0,24	0,16
D	5,40	9,68	2,27	2,34	0,48	2,39	13,79	28,40	0,42	0,24
V	15717,0	61530,1	15624,8	35492,5	28,5	1474,8	124498,5	468530,7	0,99	0,58

Tableau 4.3 Statistiques descriptives des traits de la croissance sur les données non transformés du site CH et BR.

CV : coefficient de la variation.

4.3.2 Détection des QTLs pour les traits de ramification standardisés par PA

Comme l'estimation du nombre de PA va créer des variances supplémentaires, nous ne regardons que les QTLs significatifs. Au total 23 QTLs liés à la ramification standardisée par PA ont été détectés significatifs. Chaque QTL explique de 5.3% à 10.6% de la variance phénotypique (Tableau 4.4). La majorité de ces QTLs sont liés aux bourgeons primaires et bourgeons secondaires (nPriBD, nPriLBD, nSecBD, nLBD). Un seul QTL significatif de la longueur de PA a été détecté avec un effet de QTL modéré. En revanche nous n'avons pas trouvé de QTLs ni pour le nombre de branches séquentielles (nSeqBC) ni pour le nombre de PA (nPA) par mètre de billon. Les QTLs détectés sont principalement distribués sur les chromosomes 6, 7 et 8. Nous allons comparer et discuter les localisations de ces QTLs avec celles des QTLs de ramification standardisée par mètre sur la carte génétique (résultats du chapitre 2).

trait	LG	MAP	LOD	PEV	Effet	L	L _{BS}	L _{BS_SD}	p _G
nPriBD_pa_ln	6	F	3,632	9	0,313	39,1	30,24	16,89	0,0006
nPriBD_pa_ln	7	M	3,4723	7,7	-0,299	17,93	16,72	7,878	0,0007
nPriBD_pa_ln	8	F	3,1522	8	0,251	11,04	15,35	9,472	0,0228
nPriBD_pa_ln	8	M	3,3152	7,2	0,269	47,61	45,39	6,821	0,0005
nPriLBD_pa_ln	6	F	3,9603	9,3	0,33	10,35	20,49	16,56	0,0006
nPriLBD_pa_ln	7	M	3,4361	7,2	-0,289	9,564	13,84	7,604	0,0007
nPriLBD_pa_ln	8	M	4,9265	10,6	0,342	47,61	45,22	6,459	0,0005
vSeqBC_pa_ln	10	M	2,5287	7,1	-0,328	58,2	48,752	14,95	0,0006
nEpiBC_pa_ln	2	M	2,8969	6,9	-0,262	27,43	24,63	15,83	0,0004
nSecBD_pa_ln	2	M	2,5794	5,3	-0,326	10,13	31,54	32,26	0,0004
nSecBD_pa_ln	6	F	3,4416	8,4	0,41	39,1	35,9	16,17	0,0006
nSecBD_pa_ln	6	M	3,0273	6,2	0,36	25,59	32,34	12,1	0,0006
nSecBD_pa_ln	7	M	3,1986	6,7	-0,366	29,38	27,57	9,27	0,0007
nP_pa_ln	6	F	3,2428	8,4	0,204	39,1	36,1	13,65	0,0006
nP_pa_ln	7	M	3,451	8,5	-0,208	27,7	26,26	6,596	0,0007
nLBD_pa_ln	3	M	3,2319	6,4	-0,308	0	1,892	8,022	0,0269
nLBD_pa_ln	6	F	3,1001	7,7	0,375	40,03	33,66	18,05	0,0499
nLBD_pa_ln	7	M	3,8672	7,8	-0,367	9,584	14,22	8,62	0,0007
nLBD_pa_ln	8	M	3,5936	7,3	0,338	47,61	47,74	4,647	0,0005
nEpi_pa_ln	6	F	3,4646	8,9	0,354	39,1	36,57	15,23	0,0006
nEpi_pa_ln	6	M	2,2435	5,3	0,29	59,921	45,9	15,04	0,0006
nEpi_pa_ln	8	F	2,3825	5,8	0,292	16,51	18,66	12,48	0,0450
IPA	6	F	2,7056	7,4	7,216	39,1	38,2	8,43	0,0253

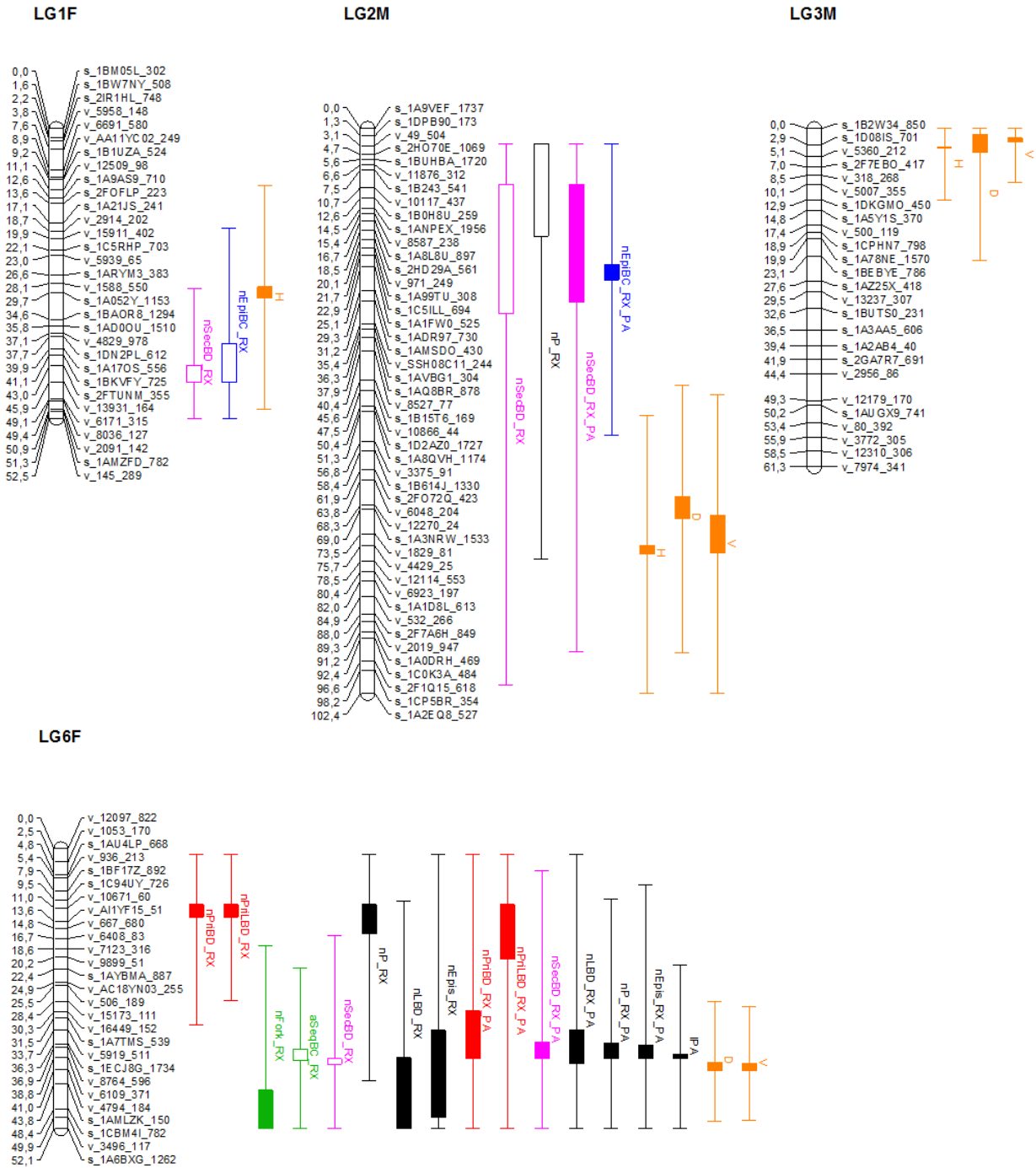
Tableau 4.4 QTLs détectés pour les nombres de rameaux par pousse annuelle sur le site BR.

MAP : carte génétique, M pour la carte mâle et F pour la carte femelle. LG : groupe de liaison. LOD : LOD score soit le \log_{10} du rapport de vraisemblance du QTL par rapport à son absence. PEV : pourcentage de la variance expliquée par le QTL. LBS : position de QTL calculée par le bootstrap. LBS_SD : écart type de la position du QTL calculé par bootstrap. Effet : effet allélique du QTL. L : position du QTL en cM. p_G : niveau de signification au niveau du génome.

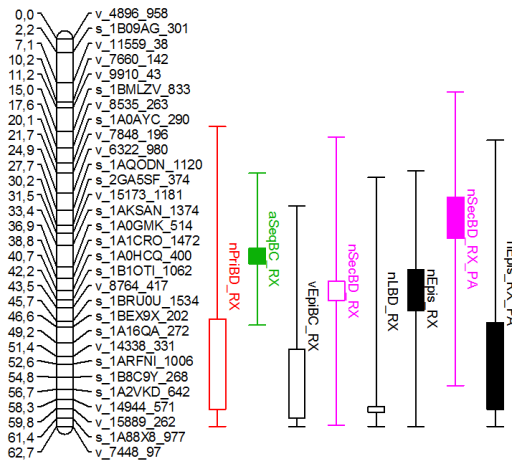
trait	LG	MAP	LOD	PEV_CH	PEV_BR	L _{BS}	L _{BS} _SD	L	Effet_CH	EffetSD_CH	Effet_BR	EffetSD_BR	p _G
H	1	F	4,04	5,1	2,3	21,9	10,3	23,8	34	11	-24	17	0,0005
H	2	M	4,18	7,6	0	25,2	12,9	26,8	44	9	0	13	0,0004
H	3	M	8,47	5,1	12,1	3,5	4,9	3,4	-34	10	-52	12	0,0007
H	4	M	2,48	3,6	0,8	8,3	15,2	0,0	-28	11	10	16	0,5004
H	5	F	2,87	5	0,3	26,8	10,2	28,3	34	11	10	14	0,0943
H	6	F	3,46	5,9	0,4	16,1	10,0	10,8	39	9	6	15	0,0740
H	8	F	4,91	4,3	5,2	54,4	7,1	54,4	31	13	35	12	0,0006
H	9	M	3,56	2,5	4,2	35,0	11,7	29,4	25	10	35	11	0,0259
H	10	F	4,11	0,4	8,8	3,2	6,0	1,3	-11	11	-43	13	0,0008
H	10	M	4,06	2,9	5	19,2	21,7	5,9	-28	10	-35	11	0,0006
D	1	F	2,57	4,4	0,2	17,0	14,2	6,5	0,68	0,23	-0,02	0,32	0,2014
D	2	M	5,40	10,6	0,4	31,6	12,4	35,7	1,06	0,20	-0,19	0,21	0,0004
D	3	F	2,82	4,3	1	30,2	13,7	38,4	-0,68	0,22	-0,13	0,35	0,1725
D	3	M	5,50	0,8	11,2	4,3	10,1	1,0	-0,34	0,26	-0,79	0,29	0,0007
D	6	F	6,05	10,4	1,5	12,4	5,7	10,8	1,04	0,19	0,32	0,20	0,0006
D	10	M	6,03	4,8	7,7	8,7	12,9	5,9	-0,67	0,27	-0,74	0,17	0,0006
V	2	M	4,76	8,3	0,1	25,5	14,8	32,2	0,63	0,13	-0,28	0,33	0,0004
V	3	M	7,71	2,8	12,5	2,5	3,8	1,7	-0,36	0,14	-1,36	0,27	0,0007
V	6	F	5,45	9,5	1,8	12,2	5,4	10,8	0,65	0,14	0,52	0,32	0,0006
V	9	M	3,03	2,6	3	33,3	17,5	41,0	0,40	0,14	0,52	0,47	0,1688
V	10	M	6,94	4,8	8,6	6,8	9,7	5,9	-0,44	0,16	-1,17	0,25	0,0006

Tableau 4.5 QTLs détectés pour la croissance avec le modèle multi-environnements.

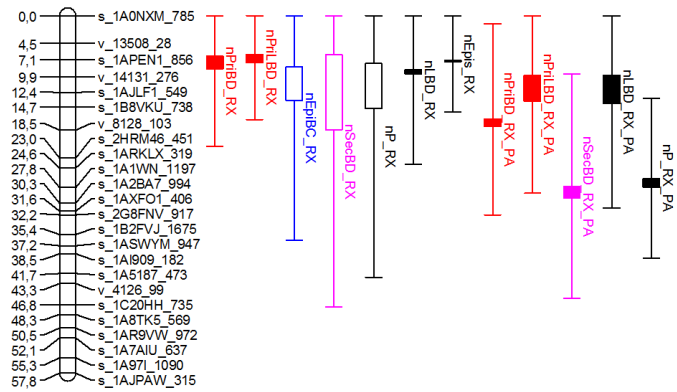
MAP : carte génétique, M pour la carte mâle et F pour la carte femelle. LG : groupe de liaison. LOD : LOD score soit le log10 du rapport de vraisemblance du QTL par rapport à son absence. PEV : pourcentage de la variance expliquée par le QTL. LBS : position du QTL calculée par bootstrap. LBS_SD : écart type de la position du QTL calculé par le bootstrap. L : la position de QTL en cM. Effet : l'effet allélique de QTL. EffetSD : l'écart type de l'effet allélique de QTL p_G : le niveau de signification au niveau du génome.



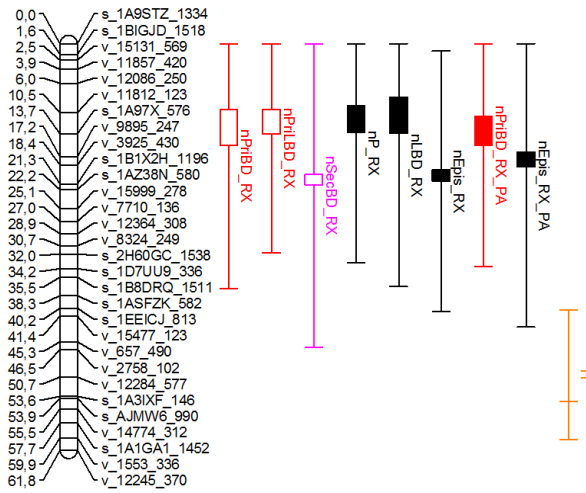
LG6M



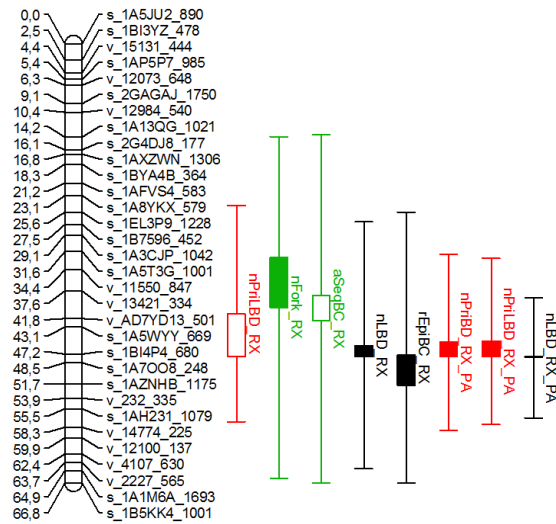
LG7M



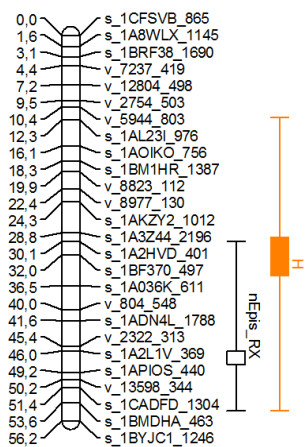
LG8F



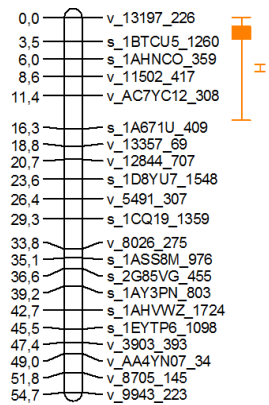
LG8M



LG9M



LG10F



LG10M

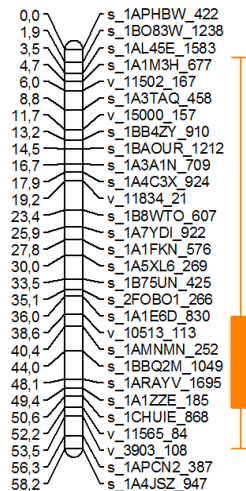


Figure 4.2 QTLs de la ramification standardisée par pousse annuelle et de la croissance, détectés sur la carte mâle et la carte femelle.

Les couleurs des barres indiquent les différents types de ramification : bourgeon primaire latent (rouge), branche séquentielle (vert), branche épicornique (bleu) et bourgeon secondaire latent (rose). Les barres noires représentent les QTLs des traits composites. Les barres orange représentent les QTLs de la croissance. Les barres pleines représentent les QTLs significatifs, les barres vides représentent les QTLs putatifs. Le nom du QTL attaché par `_RX` et `_RX_PA` représente respectivement les QTLs de ramification par mètre et les QTLs de ramification par pousse annuelle.

4.3.3 Détection des QTLs de la croissance

Pour la croissance, au total nous avons détecté 15 QTLs significatifs parmi 21 QTLs avec le modèle multi-environnement.

Les QTLs significatifs de la croissance en hauteur expliquent une part plus importante de variance phénotypique sur le site BR que sur le site CH (Tableau 4.5). Cinq parmi sept QTLs détectés expliquent de 4,2% à 12,1% de la variance phénotypique sur le site BR, les deux QTLs détectés sur le site CH expliquent des pourcentages de la variance phénotypique assez modérés : 5,1% et 7,6%.

Les QTLs de la croissance en diamètre et du volume du tronc ont été détectés sur les mêmes groupes de liaison (LG2M, LG3M, LG6F et LG10M). En termes de PEV, les QTLs du volume du tronc sont très similaires aux QTLs de la croissance en diamètre. Les deux QTLs de diamètre sur LG2M et LG6F expliquent plus de 10% de la variance phénotypique sur le site CH ; le QTL sur LG3M explique 11,2% de la variance phénotypique sur le site BR. La PEV du QTL sur LG10M reste modérée mais significative sur les deux sites.

4.3.4 Hotspots de QTLs

En ce qui concerne la ramification, les hotspots de QTLs ont été observés sur LG6F, LG7M et LG8M (Figure 4.2). Sur ces hotspots, les positions des QTLs standardisés par PA sont beaucoup plus précises que celles des QTLs standardisés par mètre. Sur ces hotspots, les positions des QTLs standardisés par PA sont beaucoup plus précises par rapport à celles des QTLs standardisés par mètre.

Pour la croissance, nous avons trouvé les QTLs des trois traits de la croissance colocalisés ou très proches sur LG2M, LG3M et LG10M. Sur LG6F, le QTL de la croissance en diamètre est co-localisé avec les QTLs de la ramification.

4.3.5 Interaction QTL×E

Nous avons observé un effet site sur les QTLs pour tous les traits de croissance. Pour les QTLs de la croissance en hauteur, nous avons un QTL sur LG10F qui présente un effet négatif sur le site BR, et son effet sur le site CH est très limité (Figure 4.3). Un exemple similaire se trouve sur LG2M : le QTL ne présente d'effet que sur le site CH. Sur LG1F, l'orientation de l'effet de QTL est complètement différente. Avec la présence de ce QTL, les arbres sur les sites BR et CH montrent respectivement une diminution et une augmentation de la croissance en hauteur.

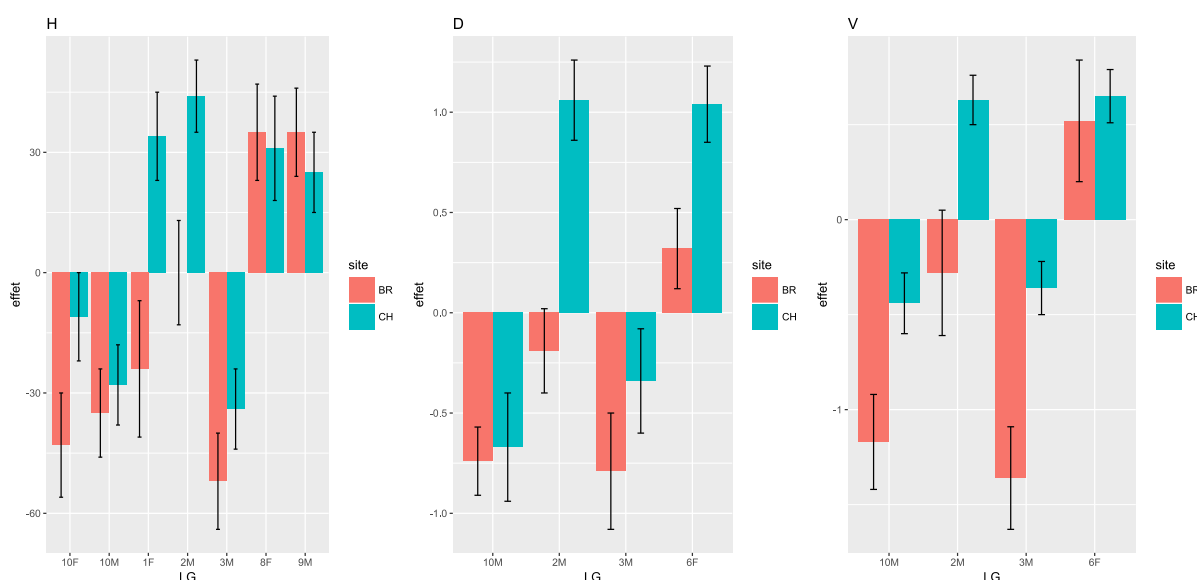


Figure 4.3 Comparaison de l'effet de QTL significatif entre deux sites. LG : groupe de liaison. Chaque groupe de liaison représente l'effet d'un QTL détecté sur ce groupe de liaison pour le site BR (barre en orange) et CH (barre en vert-bleu). L'écart-type de l'effet de QTL a été utilisé pour les barres d'erreur.

Sur LG2M, les PEVs des QTLs de H, de D et de V sont équivalentes : elles présentent 7%-10% de PEV sur le site CH et très peu de PEV sur le site BR. Sur LG3M et LG10M, les effets QTLs du diamètre ne sont pas significativement différents entre les deux sites, mais les QTLs du volume du tronc ont montré une différence significative entre les deux sites sur ces deux groupes de liaison.

4.4 Discussions

Dans ce chapitre, nous avons deux points à tester. Premièrement, nous voulions savoir si la croissance avait un impact sur les QTLs de l'effectif de rameaux détectés comme présentés dans le chapitre 2. Nous avons standardisé les nombres de rameaux par le nombre de pousses annuelles sur 1 mètre sur les billons scannés par tomographie à rayon X. L'analyse QTL permet de comparer les positions de ces QTLs de la ramification standardisée par pousse annuelle par rapport aux positions de QTLs de la ramification standardisée par mètre comme présentés dans le chapitre 2. Deuxièmement, nous avons à étudier l'architecture génétique de la hauteur et du diamètre de l'arbre chez le chêne pédonculé. Les mêmes descendances qui ont été installées dans les deux dispositifs ayant des conditions environnementales complètement différentes nous permettent d'évaluer la stabilité de QTLs de la hauteur et du diamètre du chêne.

4.4.1 Standardisation par pousse annuelle

La variation du nombre de PA par mètre peut aussi s'accompagner d'un effet du nombre et de l'élongation des UC sur la longueur des PAs (Collet et al. 1997). Dans la littérature, le déterminisme génétique de la longueur des PA a été étudié chez certaines espèces forestières en complément de l'étude de l'effet des facteurs de l'environnement (les ressources en eau et minéraux, la lumière et le climat). Casasoli et al. (2004) ont détecté des QTLs de la longueur de PA chez le châtaignier, chacun de ces QTLs présente de 7,2% à 17,0% PEV. Yazdani et al. (1999) ont aussi trouvé des QTLs concernant la longueur des PA chez le pin sylvestre. Dans notre étude, nous avons trouvé aussi un effet génétique sur la longueur de la pousse annuelle (IPA) au travers d'un QTL significatif détecté sur LG6F. Cet effet génétique reste très modéré : ce QTL n'explique que 7,4% de la variance phénotypique. Avec un autre QTL de IPA putatif détecté sur LG7M (données non présentées), nous supposons que le contrôle génétique de la longueur de PA est lié à de petits effets de QTLs situés dans plusieurs régions génomiques.

	Traits par mètre	Traits par pousse annuelle
nPriBD, nPriLBD	3F, 6F , 7M , 11F	6F , 7M , 8F, 8M
nSeqBC, vSeqBC	1M	10M
nEpiBC		2M
nSecBD		2M, 6F, 6M, 7M
nP	6F , 8F	6F , 7M
nLBD	1M, 3M , 6F , 7M , 8F, 8M	3M , 6F , 7M , 8M
nEpis	6F , 6M , 7M, 8F	6F , 6M , 8F

Tableau 4.6 Comparaison des groupes de liaison où les QTLs sont détectés pour chaque trait et selon les deux standardisations.

Grâce aux localisations de QTLs sur la carte génétique, nous avons montré que les QTLs de la ramification standardisée par mètre et par PA sont colocalisés ou proches sur LG7M, LG8F et LG8M (Figure 4.2). Nous supposons que la variance du nombre de PA sur un mètre du billon n'est pas liée à un effet génétique sur ces deux groupes de liaison. Que les traits soient standardisés par mètre ou par PA, certains LGs sont toujours représentés ; c'est le cas du trait lié aux bourgeons primaires et des traits composites (Tableau 4.6). Les QTLs putatifs du nombre de bourgeons secondaires deviennent significatifs en passant à la standardisation par PA. En effet, nous avons éliminé l'effet sur le nombre de rameaux de la variance du nombre de PA par mètre. Ceci est conforme à ce que (Colin et al. 2010) a signalé : la plupart des branches séquentielles se développent juste en dessous de la limite de PA, ce qui donne une grande capacité des bases de ces branches à développer des bourgeons secondaires. Ainsi, la puissance de détection de QTL pourrait être augmentée en optant pour la standardisation par PAs.

Ceci pourrait expliquer le fait que nous n'avons pas détecté de QTLs putatifs pour les bourgeons secondaires standardisés par mètre (Song et al. 2017). Collet et al. (1997) ont signalé que la longueur de PA est principalement liée au nombre d'UC et à la longueur de la dernière UC. Conformément à l'analyse QTL du nombre d'UC et de la croissance annuelle sur le site BR (Scotti-Saintagne et al. 2004), nous n'avons pas trouvé de groupe de liaison commun portant le QTL de IPA. Heuret et al. (2003) ont montré une corrélation positive entre la longueur des UCs et le nombre de branches. Donc le nombre et la longueur des PAs pourraient être positivement corrélés avec le nombre de rameaux. Sur LG6F, nous avons observé que les QTLs de traits de la ramification standardisée par mètre sont dispersés, alors que la plupart des QTLs des traits de ramification standardisée par PA sont colocalisés avec un QTL de IPA. En plus les QTLs du nombre de rameaux par PA (nPriBD, nSecBD, nP, nLBD, nEpis) et le QTL de IPA sont colocalisés et tous avec des effets positifs. Cette

colocalisation des QTLs est liée à la corrélation positive entre les traits avec des coefficients de corrélation variant entre 0,34 et 0,78. Dans le chapitre 2, nous avons déjà supposé que les deux régions génomiques de LG6F ont différents mécanismes biologiques contrôlant le développement des rameaux. Nous supposons que le premier hotspot des QTLs de bourgeon primaire est lié au phénomène d'initiation du méristème axillaire. Conformément au QTL de IPA détecté dans cette étude, nous pouvons supposer que le deuxième hotspot des QTLs des bourgeons est probablement lié à l'élongation du méristème apicale.

4.4.2 Différents mécanismes génétiques liés aux méristèmes primaire et secondaire

La somme des longueurs de PA correspond à la croissance en hauteur. Dans cette étude, nous n'avons détecté qu'un QTL putatif de la croissance en hauteur sur LG6F, co-localisé avec le QTL de IPA. La forte corrélation entre la hauteur et le diamètre ($r=0,61$ sur le site BR et $r=0,82$ sur le site CH) explique les co-localisations des QTLs de la hauteur, du diamètre et du volume sur LG3M, LG6F et LG10M. Un contrôle génétique commun pour la croissance en deux dimensions est très probablement à considérer sur ces trois chromosomes.

Comme Groover (2005) l'a déjà examiné, les deux gènes KANADI et Class-III homedomain-leucine zipper (HD-ZIP) constituent la polarité de l'adaxiale-abaxiale de l'organe latéral émergeant du méristème apicale chez l'*Arabidopsis*. Ces gènes constituent également la structuration radiale des tissus vasculaire. Ils sont exprimés dans la région de cambium chez le *peuplier* et le *tabac*. Un autre exemple concerne les gènes BREVIPEDICELLUS (BP)/KNAT1 et SHOOTMERISTEMLESS (STM) qui sont en relation avec la maintenance cellulaire et la synthèse de la paroi cellulaire dans le méristème apical caulinaire ; ces deux gènes promeuvent aussi la différenciation des cellules souches dans le cambium. Bien que les gènes WUSCHEL (WUS) et CLV3 ne soient exprimés que dans le méristème apical, leurs paralogues sont exprimés dans le cambium. Ceci pourrait expliquer le chevauchement de la régulation génétique entre le méristème apical caulinaire et le méristème cambium vasculaire. D'ailleurs, il faut noter que les gènes BP/KNAT1, STM, WUS et CLV3 sont aussi impliqués dans le développement de la ramification. Nous pouvons donc supposer que la colocalisation sur LG6F de QTL de ramification, de QTL de IPA et de QTL de la

croissance pourrait avoir un lien avec un mécanisme génétique plus compliqué qu'une simple logique d'accumulation du nombre de PA.

En revanche, nous avons détecté seulement des QTLs de la hauteur sur LG8F, LG9M et LG10F sans colocalisation des QTLs du diamètre malgré une forte corrélation entre deux traits. Le contrôle génétique pour la croissance en hauteur semble être indépendant par rapport celui pour la croissance en diamètre sur ces chromosomes. Nous pouvons imaginer que des mécanismes génétiques indépendants permettront une croissance rapide en hauteur qui va constituer un grand avantage pour le captage de la lumière et le captage des ressources, ce dernier étant contrôlé par le système racinaire, qui intervient lors de la compétition entre les arbres (Chaar et al. 1997).

4.4.3 La détection des QTLs de la croissance

L'analyse génomique de la croissance a été bien étudiée jusqu'au niveau du gène chez l'eucalyptus (Bartholomé et al. 2015) et le peuplier (Du et al. 2016). Mais le déterminisme génétique de la croissance a été beaucoup moins étudié chez le chêne. Pour cette espèce, Scotti-Saintagne et al. (2004) ont travaillé surtout sur la croissance en hauteur. Sur le même site BR, ont été étudiées les architectures génétiques du nombre d'UC et de la longueur moyenne des UCs. En comparant avec les QTLs de notre étude, on s'aperçoit que des QTLs de la croissance ont été également détectés sur les groupes de liaison LG3M, LG10F et LG10M sur l'ancienne carte de 3Px4. Avec le concours de Catherine Bodénès, une analyse QTL a été réalisée avec l'ancien jeu de données de la croissance de Scotti-Saintagne au site BR avec la nouvelle carte génétique. Catherine Bodénès a également comparé la localisation des QTLs sur ces trois groupes de liaison en les projetant sur la même carte génétique par le logiciel BIOMERCATOR v4. Nous avons trouvé que les QTLs de la croissance en hauteur et de la longueur d'UC détectés par Scotti-Saintagne se localisent près de ceux de la hauteur et du diamètre dans notre étude sur LG3M (Figure 4.4). Ainsi le contrôle génétique de la croissance en hauteur est confirmé sur ce groupe de liaison.

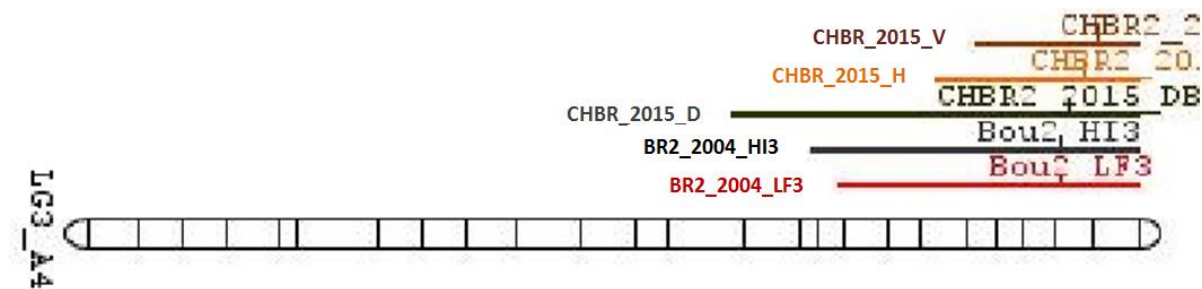


Figure 4.4 Comparaison de la localisation des QTLs de la croissance.

LG3_A4 : groupe de liaison 3M. CHBR_2015 : analyse QTL multi-environnements avec les données du site CH et BR dans étude. BR2_2004 : l'analyse QTL simple-environnement avec les données du site BR dans l'étude de Scotti-Saintagne et al. (2004). HI : croissance en hauteur à la troisième année. LF3, longueur moyenne d'UC à la troisième année.

Gailing et al. (2008) ont aussi étudié la croissance annuelle en hauteur et en diamètre avec une carte similaire à celle de Scotti-Saintagne chez le chêne. En comparant notre étude et la précédente, nous constatons que six groupes de liaison sont communs (LG2M, LG3M, LG6F, LG8F, LG9M et LG10M) où des QTLs de la croissance ont été détectés. LG3M et LG10M sont les groupes de liaison communs pour les QTLs de la croissance en comparant les trois études ; de plus ce sont les seuls deux groupes de liaison où des QTL significatifs de H et de D sont colocalisés. Sur LG9M, Gailing et al. (2008) ont aussi signalé que seul le QTL de la croissance en hauteur a été détecté. Cela renforce notre hypothèse d'un contrôle génétique indépendant de la croissance en hauteur sur ce groupe de liaison. En termes de PEV, le contrôle génétique de la croissance reste modéré et localisé sur plusieurs chromosomes pour la croissance du chêne. Les QTLs détectés dans l'étude de Scotti-Saintagne et al. (2004) expliquent de 6,4% à 17,3% de la variance phénotypique de la hauteur, les QTLs détectés dans l'étude de Gailing et al. (2008) expliquent de 2,1% à 12,0% de la variance phénotypique de la hauteur suivie pendant trois ans. Dans notre étude, les PEVs des QTLs de la croissance varient entre 0,4-10,6% sur le site CH et entre 0-12,5% sur le site BR. Des PEVs similaires ont été trouvés aussi sur les QTLs de la croissance chez le châtaignier (Casasoli et al. 2004), le peuplier (Du et al. 2016), le pin (Yang et al. 2015), le pommier (Conner et al. 1998) et l'eucalyptus (Bartholomé et al. 2013). Certaines études ont rapporté des PEVs de QTLs de la croissance encore plus grandes. Par exemple des valeurs entre 15,1 et 23,5% de PEV par QTL ont été signalées chez le cerisier (Wang et al. 2015), mais les PEVs sont très probablement surestimées puisque la population d'étude atteignait seulement 100 individus.

4.4.4 Interaction QTL × Environnement

A l'instar des QTLs de la ramification, les différents types d'interaction QTL×E ont été aussi observés sur les QTLs de la croissance.

Pour la croissance en hauteur, les QTLs de H sur LG3M, LG8F, LG9M et LG10M ont été considérés comme des QTLs constitutifs, car l'effet de ces QTLs ne présente pas une différence significative entre les deux sites. Mieux, les QTLs de la croissance en hauteur ont été détectés aussi sur les mêmes chromosomes par Gailing et al. (2008). Le contrôle génétique de la croissance en hauteur est probablement stable vis-à-vis des différents environnements par rapport à ces chromosomes. Nous avons observé pour la première fois un QTL de la hauteur avec une pléiotropie antagoniste (AP) sur LG1F. Rae et al. (2008) ont aussi signalé un QTL de la AP pour la hauteur du peuplier ; en revanche ce QTL présente un effet positif ($11,9 \pm 5,91$) en France, un effet négatif ($-46,3 \pm 9,23$) en Italie et un effet nul ($-0,883 \pm 5,85$) en Grande-Bretagne. Cela montre que différents types d'interaction QTL×E pourraient être mis en évidence par une analyse QTL sur plus de deux environnements. Sur LG2M, un QTL de H conditionnellement neutre (CN) a été détecté ; ce QTL ne présente qu'un effet positif sur le site CH. D'ailleurs, Gailing et al. (2008) ont aussi signalé que le QTL de la hauteur présente un effet négatif sur le même chromosome que celui identifié dans son étude. Nous supposons que cette interaction QTL×E serait une combinaison entre CN et AP plutôt qu'une simple interaction de type CN. Le QTL conditionnellement neutre du diamètre détecté sur LG2M pourrait renforcer cette hypothèse car la moyenne de l'effet de ce QTL sur le site BR est déjà négative. L'effet du QTL du diamètre sur LG6F montre une sensibilité différenciée (DS) entre les deux sites, mais la différence d'âge, de précipitations, d'insolation, de température, d'attaque insecte et d'opération de gestion entre les deux sites ne nous permet malheureusement pas d'évaluer un unique facteur environnemental dans cet effet du QTL et de l'interaction QTL×E. Dans la littérature la combinaison de l'interaction QTL×E de NC et de DS semble intervenir plus fréquemment que celle d'AP et CN (Des Marais et al. 2013). Les mécanismes génétiques sous QTL restent à étudier pour trouver si ces combinaisons d'AP et CN sont liées à une simple accumulation des réponses aux différents facteurs environnementaux ou bien à un changement radical de l'expression des gènes dans les différents environnements.

5 Discussion générale

La compréhension de l'architecture génétique de la ramification du chêne représente non seulement une contribution importante sur la connaissance théorique concernant le contrôle génétique de la ramification épïcormique dans les espèces d'arbre, mais aussi un enjeu important pour l'amélioration génétique visant une amélioration de la qualité du bois de chêne. Actuellement, la méthodologie a été largement étudiée pour l'observation à l'extérieur ou à l'intérieur des rameaux latéraux du chêne (Colin et al. 2008; Colin et al. 2010; Fontaine et al. 1999, 2004; Freyburger et al. 2007; Morisset 2012). La carte génétique de haute résolution et la séquence du génome du chêne ont été également décryptées (Bodénès et al. 2016; Plomion et al. 2016). Les descendances concernées dans la carte génétique ont été aussi installées dans les différents sites avec des conditions environnementaux assez différentes. Cette thèse a donc profité de ces avancés et a permis d'améliorer notre connaissance de l'architecture génétique de la ramification épïcormique chez le chêne pédonculé, espèce encore très peu étudiée parmi les espèces d'arbre.

Cette thèse a tout d'abord permis de détecter les QTLs liés à la ramification du chêne en utilisant la tomographie à rayon X pour observer les traces de la ramification à l'intérieur du bois (Chapitre 2). Elle a conduit à l'analyse de la stabilité des QTL de la ramification entre deux environnements et entre deux méthodes d'observation (à l'intérieur et à l'extérieur) (Chapitre 3). Elle a également conduit à évaluer l'influence de la croissance primaire sur la détection de QTL de la ramification, et la stabilité des QTLs des croissances primaire et secondaire (Chapitre 4).

Une étude supplémentaire avait été planifiée pendant la thèse, à savoir la comparaison entre les gènes candidats et les QTLs de la ramification séquentielle et épïcormique détectés dans nos études. Cette étude comprenait trois étapes : 1) une analyse des articles rapportant des études sur les gènes codant pour la ramification chez différents végétaux dont *Arabidopsis*, 2) une projection de QTLs sur la carte physique en détectant les liens avec la carte génétique ; 3) une projection de gènes candidats d'*Arabidopsis* sur la carte physique du chêne en cherchant leurs orthologues sur le génome du chêne. Malgré que nous n'ayons franchi que la première étape et listé une centaine de gènes candidats chez l'*Arabidopsis* qui ont potentiellement un rôle de régulation ou signalisation dans le développement des

épïcormiques, la projection de gènes candidats et de QTLs n'a finalement pas pu être réalisée à la date de remise de ce rapport.

5.1 Méthodes d'observation de la ramification

5.1.1 Avantages et inconvénients de la tomographie à rayon X

Par rapport à l'observation extérieure à l'œil nu sur la surface du tronc, le plus grand avantage de l'observation par tomographie à rayon X est de permettre l'observation de toutes les traces raméales, traces de bourgeon et nœuds séquentiels ou épïcormiques. Bien plus, les traces raméales témoignent de l'historique des apparitions, disparitions, transformations des épïcormiques au cours de la vie de l'arbre et de la croissance radiale de son tronc. En particulier les bourgeons latents qui sont morts et les branches qui ont été élaguées, qui ne sont plus visibles à l'extérieur du tronc, peuvent être tout à fait repérés par tomographie à rayon X. Par ailleurs, la tomographie permet de quantifier non seulement les effectifs de rameaux, mais également le volume, le diamètre et l'angle d'insertion des nœuds.

Le plus grand inconvénient de cette méthode est le coût du temps passé à interpréter les images. Pour les 332 billons d'un mètre étudiés, plus de 200.000 images scannées ont été interprétées manuellement et ceci pendant 10 mois. Le temps de l'interprétation d'un billon varie entre 1 et 4 heures pour une personne expérimentée.

Une interprétation automatique des images scannées a été développée, avec un algorithme qui distingue les cernes et les nœuds pour différents niveaux de gris selon la densité du bois (Longuetaud et al. 2012; Longuetaud et al. 2004). Mais cette méthodologie ne peut être utilisée que sur les résineux car le nœud y a un bois de densité supérieure à celui autour. Ceci n'est pas le cas pour les feuillues, en général. En plus les traces de bourgeons sont plus claires chez les résineux que chez les feuillus (surtout pour le chêne et le hêtre) (Figure 5.1 A, C et D), l'interprétation des images scannées restera malheureusement encore longtemps manuelle pour le chêne.

Les difficultés principales qui sont apparues pendant l'interprétation des images de chêne sont tout d'abord de distinguer une branche épïcormique d'une branche séquentielle, dans un certain nombre de cas. En effet, la connexion du bourgeon primaire entre la branche épïcormique et la moelle du tronc est parfois très courte car certains bourgeons primaires sont

restés latents pendant très peu d’hivers et se sont développés en branche épïcormique dès le jeune âge. Une autre difficulté est de distinguer entre la trace vasculaire d’un bourgeon et un rayon ligneux surtout pour les traces de bourgeons secondaires en base de branche.

Ces difficultés sont largement moins importantes quand on interprète des images scannées de chêne adulte (Figure 5.1 A et B). En revanche, la tomographie ne permet pas d’analyser les traces raméales de billons d’arbre adulte de diamètre supérieur à 50cm, d’une longueur de 1,5 mètre et un poids de 180 kg à cause des dimensions du tomographe.

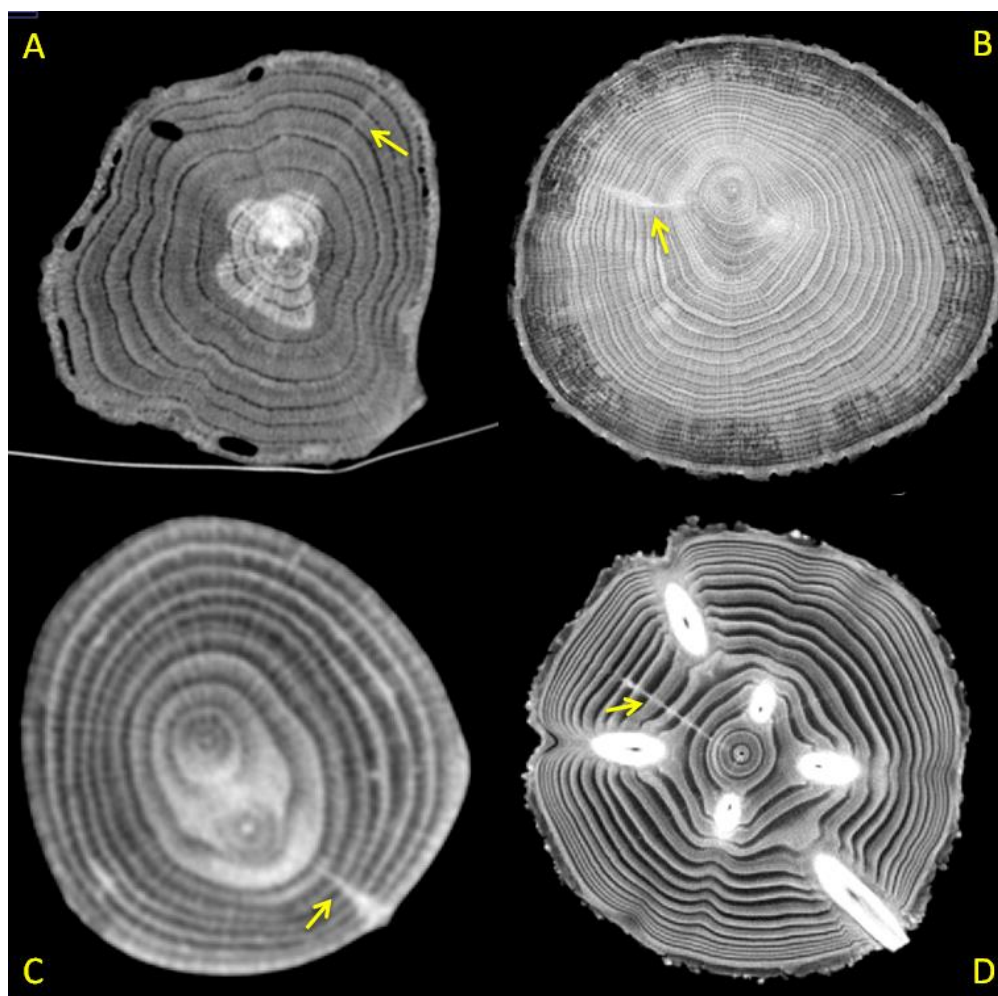


Figure 5.1 Images scannées de chênes de différent âge et de différentes espèces.

A : chêne pédonculé, la flèche jaune indique un bourgeon secondaire latent. **B** : chêne pédonculé, la flèche jaune indique une branche épïcormique développée à partir d’un bourgeon secondaire latent. **C** : hêtre, la flèche jaune indique une branche épïcormique développée à partir d’un bourgeon secondaire latent. **D** : Douglas, la flèche jaune indique un bourgeon primaire latent.

5.1.2 Avantages et inconvénients de l'observation à l'extérieur

Par rapport à la tomographie à rayon X, l'observation à l'extérieur est une méthode non-destructive qui peut être mise en œuvre pour les arbres vivants. Ceci est un critère particulièrement important pour ne pas perturber une expérimentation génétique sur les essences forestières. De plus l'observation à l'extérieur est beaucoup plus rapide que l'interprétation des images scannées. Le comptage des rameaux sur le tronc, évoqué dans le chapitre 3, a duré 8 jours avec une équipe de 4 personnes sur un nombre d'arbre similaire à celui évoqué dans le chapitre 2. Un autre avantage est que l'on repère plus facilement les bourgeons secondaires latents à la base des branches séquentielles ou épïcormiques car, nous l'avons déjà dit, les traces vasculaires de ces bourgeons ressemblent parfois aux rayons ligneux sur les images tomographiques. Les inconvénients de l'observation à l'extérieur sont de trois types. Tout d'abord ils concernent les conditions de travail en plantation (monter sur un escabeau, impossibilité de travailler les jours de pluie...). Par ailleurs les jeunes chênes sont plus favorables à une observation à l'extérieur par rapport aux chênes adultes car ces derniers commencent à avoir une écorce profondément crevassée. Les bourgeons épïcormiques deviennent alors difficiles à repérer. Enfin et surtout, l'observation extérieure concerne les séquentielles et épïcormiques encore présents au moment de l'observation. Ils ne concernent pas les rameaux qui ont disparu à un moment donné. En ce sens la tomographie permet de mieux étudier l'évolution des effectifs et des types d'épïcormiques, ce qu'on a appelé l'ontogénèse épïcormique (Morisset et al. 2012).

Une étude sur la nouvelle méthodologie en utilisant le lidar terrestre pour détecter automatiquement les défauts sur l'écorce chez les feuillues a été démarrée (Nguyen et al. 2015), la visibilité et le taux de détections sur les épïcormique notamment sur les bourgeons épïcormiques sont encore à améliorer.

5.1.3 Des observations aux traits de ramification

Il faut ici retenir que des traits portant le même nom ne signifient pas tout à fait les mêmes rameaux selon que l'on fait des observations par tomographie ou à l'extérieur. Par exemple, pour un picot vivant, il s'agit d'un bourgeon latent qui vient d'être développé en une pousse encore verte au cours d'année. Nous n'observons qu'une trace de bourgeon latent dans le bois par la tomographie, et nous avons également compté cette pousse verte comme un bourgeon latent de l'extérieur du tronc.

Pour un picot mort, il s'agit d'un bourgeon latent qui a été développé en une pousse déjà lignifiée il y a un ou plusieurs années. Par la tomographie nous n'observons probablement pas une trace de bourgeon latent car soit le diamètre de ce picot est trop petit, soit la trace du picot est trop courte. D'ailleurs nous traitons le picot mort comme une branche épïcormique quand nous faisons les observations à l'extérieur du tronc.

5.2 Etat récapitulatif des QTLs détectés selon les trois études

trait	nQTL_RX	nQTL_PA	nQTL_CHBR	PEVtot_RX	PEVtot_PA	PEVtot_CH	PEVtot_BR
nPriBD	2	4		19,9	24,7		
nPriLBD	4	3	2	33	27,1	26,4	7,6
nSeqBC	1	0	2	8,3	0	3,9	16,2
nEpiBC	0	1	4	0	6,9	8,3	38,4
nSecLBD	0	4	5	0	20,4	29,9	33,1
nP	2	2	4	13,7	16,9	25,2	22
nLBD	5	4	4	32	29,2	25,4	32,8
nEpis	4	3	6	25,5	14,7	30,7	55,1
rEpiBC	4		1	20,5		2,8	8,1

Tableau 5.1 Nombre et PEV total des QTLs significatifs détectés pour les traits de ramification dans les trois analyses QTL.

nQTL : nombre de QTLs. **PEVtot** : somme de PEV des QTLs détectés pour le trait. **RX** : analyse QTL de la ramification en utilisant la tomographie à rayon X. **PA** : analyse QTL de la ramification standardisée par le nombre de PA. **CHBR** : l'analyse QTL multi-environnements aux sites CH et BR

En examinant le nombre et le PEV total de QTLs détectés pour les traits de la ramification à travers les trois études d'analyse de QTL (Tableau 5.1), nous remarquons plusieurs choses intéressantes.

Le PEV total de QTLs de bourgeon primaire latent est relativement plus important dans l'étude par tomographie que dans l'étude après observation extérieure. Au contraire, aucun QTL significatif n'a été détecté par l'analyse avec la tomographie pour le bourgeon secondaire latent et la branchaison épïcormique. Le PEV total est similaire pour le QTL de bourgeon latent dans les deux études.

Dans l'étude de Le PEV total de QTLs de bourgeon primaire latent (nPriLBD) est le plus faible et celui d'épïcormique est le plus élevé parmi toutes les analyses et ceci pour tous les deux sites. Ceci pourra être expliqué par la densité de la plantation faible et le changement de l'environnement résultant des interventions sylvicoles sur le site BR.

5.3 Effet de QTL et taille de la population

L'effet allélique ou pourcentage de la variance expliquée (PEV) des QTL est toujours un point critique pour les analyses QTL. La surestimation de PEV des QTLs due au nombre d'individus insuffisant et la limite de la puissance de détection sont inévitables chez les espèces forestières car leur cycle reproductif est plus long et les coûts d'expérimentation plus élevés par rapport aux espèces herbacées. On parle d'une surestimation par un facteur de deux à trois pour une population variant entre 150 et 200 individus (Beavis 1994). Beavis (1998) a signalé par ailleurs que cette surestimation dépendait aussi du trait étudié : si le vrai effet génétique du trait est petit, la taille de la population devra être grande (par exemple plus de 1000 individus) pour minimiser la surestimation.

La surestimation du PEV de QTL n'est pas la seule conséquence résultant de la taille insuffisante de la population. En effet, les études théoriques ont proposé que la plupart des traits complexes avaient une héritabilité expliquée par beaucoup de petits effets dispersés sur le génome (Orr 1998). Les effets alléliques pourraient suivre une distribution exponentielle négative, les grands effets alléliques étant relativement rares (Otto and Jones 2000). Les QTLs avec ces petits effets seront très probablement indétectables avec un petit nombre d'individus. Cette variation génétique qui n'est pas détectée par l'analyse QTL ou d'autres méthodes plus puissantes comme le GWAS (*Genome Wide Association Studie*) a été qualifiée d'héritabilité perdue (*the missing heritability*) (Maher 2008). Plusieurs autres raisons ont été discutées qui pourraient entraîner cette héritabilité perdue. Outre la taille restreinte de la population, ont été évoqués par exemple une héritabilité surestimée car l'épistasie n'a pas été proprement pris en compte, par exemple l'effet environnement (Yoder 2013).

Il faut également noter qu'en moyenne seulement la moitié de l'effet additif génétique est accessible dans la plupart des études de QTL avec une seule famille de plein-frère (Lynch and Walsh 1998). Ainsi récemment, Bloom et al. (2013) ont utilisé plus de 1000 individus, soit plus de 30.000 SNPs pour réaliser une analyse QTL chez la levure ; ils ont réussi à expliquer entièrement l'effet génétique additif avec les QTLs détectés. En plus, pour capturer une même quantité de la variation génétique, le nombre d'individus nécessaires pourra être très varié selon l'architecture génétique du trait. En examinant les QTLs de traits publiés sur les arbres forestières, Hall et al. (2016) ont trouvé qu'il suffit d'une population d'environ 200 individus pour capturer au moins 50% de la variation génétique de la résistance aux maladies.

Par contre, nous aurions besoin d'une population d'environ 4500 individus pour détecter autant de variation génétique pour les traits lié à la chimie du bois. Par conséquent, compte tenu de la surestimation de l'effet des QTL due au nombre d'individus limité, il faut comparer les PEVs des QTL avec précaution. Dans nos études, les PEVs de QTL détecté varient entre 5% et 10%, ce qui est équivalent des PEVs de QTL recensés dans l'étude de Hall et al. (2016) (Figure 5.2).

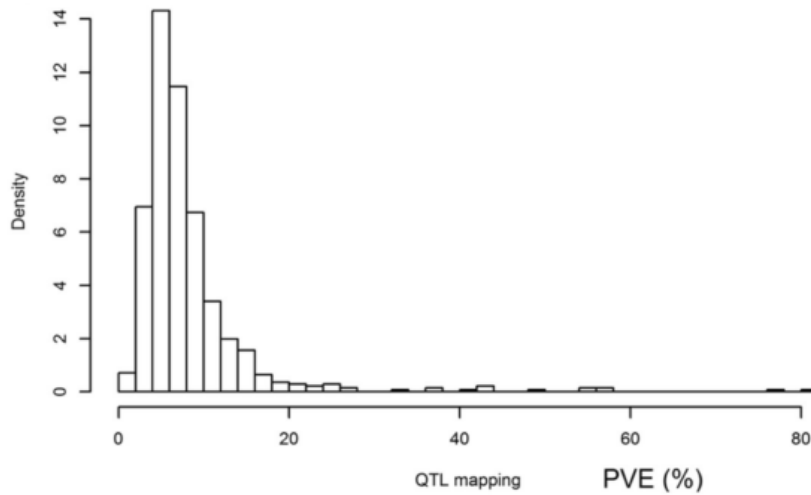


Figure 5.2 Histogramme du pourcentage de la variance expliquée par QTL. Extrait de (Hall et al. 2016).

6 *Conclusions et perspectives*

L'objectif de cette thèse était de contribuer à la caractérisation de l'architecture génétique de la ramification du chêne, séquentielle et épïcormique en relation avec les croissances primaires et secondaires. Le contexte méthodologique très favorable à savoir le développement de la méthode d'observation des traces de bourgeon et des nœuds à l'intérieur du bois par la tomographie à rayon X, la disponibilité d'une carte génétique du chêne pédonculé de plus en plus précise et l'installation des descendances de pleins-frères dans deux environnements différents. Le contexte nous a permis de mettre en évidence les points suivants.

- Le contrôle génétique des bourgeons latents est modéré. L'interaction QTL×E est avérée pour un seul QTL lié aux effectifs de bourgeons primaires latents. Par contre les QTLs des bourgeons secondaires latents sont très stables et aucune interaction QTL×E n'a été signalée.
- Le contrôle génétique de la branchaison séquentielle est très faible ; nous supposons que ce contrôle génétique est indépendant du contrôle génétique des autres types de rameaux.
- La plupart des QTL de la ramification et de la croissance sont des QTL avec un petit effet. Ces QTLs expliquent environ 5%-13% de la variance phénotypique. Ils se situent un peu partout sur les chromosomes du chêne pédonculé.
- Des « hot-spots » de QTL de la ramification ont été identifiés sur plusieurs groupes de liaison : LG2M, LG4F, LG6F, LG6M, LG7M, LG8F, LG8M, LG9M et LG11F.
- Nous avons également identifié des « hot-spots » de QTL de la hauteur et du diamètre sur LG2M, LG3M et LG10M. Nous trouvons également le QTL du diamètre très proche des QTLs de la ramification sur LG6F.
- Suite à notre analyse bibliographique sur les gènes candidats au contrôle de la ramification, nous supposons que certains contrôles génétiques de la ramification épïcormique sont liés à l'initiation du méristème axillaire et à la dormance du bourgeon, elles-mêmes influencées par la régulation et la signalisation des phytohormones. Nous supposons également que certains contrôles génétiques de la

ramification sont influencés par des mécanismes génétiques de contrôle de la croissance en hauteur et en diamètre.

Le génome du chêne pédonculé a été récemment séquencé dans le cadre du projet GENOAK (Plomion et al. 2016). Ceci permettra créer un lien entre la carte génétique utilisé dans cette thèse et la carte physique du chêne pédonculé. Une localisation précise des QTLs sur la carte physique devient possible. Il est donc également possible d'appliquer les différentes stratégies de passage des QTL aux gènes mentionnés dans le chapitre d'introduction générale pour trouver les gènes physiques qui coïncident avec les QTLs de la ramification que nous avons détectés.

Des analyses bio-informatiques sont en cours qui permettront de tester si les gènes candidats liés à la régulation et la signalisation des phytohormones peuvent expliquer les mécanismes génétiques dans ces régions génomiques liés aux traits de la ramification séquentielle et épïcormique du chêne.

7 References bibliographiques

- Arend, M., Kuster, T., Günthardt-Goerg, M. S., & Dobbertin, M. (2011). Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. pubescens*). *Tree Physiology*, *31*(3), 287–297. doi:10.1093/treephys/tpr004
- Atocchi, G. (2013). Effects of pruning and stand density on the production of new epicormic shoots in young stands of pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Annals of Forest Science*, *70*(7), 663–673. doi:10.1007/s13595-013-0309-5
- Bacilieri, R., Ducouso, A., Petit, R. J., & Kremer, A. (1996). Mating system and asymmetric hybridization in a mixed stand of European oaks. *Evolution*, *50*(2), 900–908. doi:10.2307/2410861
- Banach, J. (2011). Survival and height of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in Chrostowa I experimental trial in Brzesko Forest District. *Forest Research Papers*, *72*(1), 5–15. doi:10.2478/v10111-011-0001-1
- Barthélémy, D., & Caraglio, Y. (2007). Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*, *99*(3), 375–407. doi:10.1093/aob/mcl260
- Bartholomé, J., Mabilia, A., Savelli, B., Bert, D., Brendel, O., Plomion, C., & Gion, J.-M. (2015). Genetic architecture of carbon isotope composition and growth in Eucalyptus across multiple environments, 1437–1449.
- Bartholomé, J., Salmon, F., Vigneron, P., Bouvet, J.-M., Plomion, C., & Gion, J.-M. (2013). Plasticity of primary and secondary growth dynamics in Eucalyptus hybrids: a quantitative genetics and QTL mapping perspective. *BMC Plant Biol*, *13*, 120. doi:10.1186/1471-2229-13-120
- Beavis, W. D. (1994). The power and deceit of QTL experiments: lessons from comparative QTL studies. *Proceedings of the Forty-Ninth Annual Corn and Sorghum Industry Research Conference*, 250–266.
- Beavis, W. D. (1998). QTL analyses: power, precision, and accuracy. *Molecular dissection of complex traits, 1998*, 145–162.
- Becker, M., & Lévy, G. (1982). Le dépérissement du chêne en forêt de Tronçais Les causes écologiques. *Annales des sciences forestières*, *39*(4), 439–444. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00882291>. Accessed 10 April 2017
- Belgrand, M. (1983). *Comportement de jeunes semis feuillus (chêne pédonculé, chêne rouge, chêne sessile, hêtre) sur substrat ennoyé. Adaptation racinaires. Application à la mise en valeur forestière des pseudogleys. Thèse de docteur-ingénieur, INA Paris-Grignon.*

- Blanc, G. (2006). *Selection assistee par marqueurs (sam) dans un dispositif multiparental connecte-application au maïs et approche par simulations*. INAPG (AgroParisTech).
- Bloom, J. S., Ehrenreich, I. M., Loo, W. T., Lite, T.-L. V., & Kruglyak, L. (2013). Finding the sources of missing heritability in a yeast cross. *Nature*, *494*(7436), 234–7. doi:10.1038/nature11867
- Bodénès, C., Chancerel, E., Ehrenmann, F., Kremer, A., & Plomion, C. (2016). High-density linkage mapping and distribution of segregation distortion regions in the oak genome. *DNA Research*, (1–10). doi:10.1093/dnares/dsw001
- Bogdan, S., Ivanković, M., Temunović, M., Morić, M., Franjić, J., & Katičić Bogdan, I. (2017). Adaptive genetic variability and differentiation of Croatian and Austrian *Quercus robur* L. populations at a drought prone field trial. *Annals of Forest Research*, *60*(1), 1–14. doi:10.15287/afr.2016.733
- Botstein, D., White, R., Skolnick, M., & Davis, R. (1980). Construction of a genetic-linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *AMERICAN JOURNAL OF HUMAN GENETICS*, *32*(3), 314–331. http://apps.webofknowledge.com/full_record.do?product=UA&search_mode=GeneralSearch&qid=8&SID=P1qP7NuFAjdMRARDV64&page=1&doc=4. Accessed 16 June 2014
- Bradshaw, H. D., J., & Grattapaglia, D. (1994). QTL mapping in interspecific hybrids of forest trees. *Forest Genetics*, *1*(4), 191–196.
- Bradshaw, H. D., J., & Stettler, R. F. (1995). Molecular Genetics of Growth and Development in *Populus*. *Genetics*, *973*(139), 963–973.
- Bréda, N., Cochard, H., Dreyer, E., & Es Granier, A. (1993). Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Annals of Forest Science*, *50*, 571–582. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00882868/document>. Accessed 10 April 2017
- Brendel, O., Thiec, D., Scotti-Saintagne, C., Bodénès, C., Kremer, A., & Guehl, J.-M. (2008). Quantitative trait loci controlling water use efficiency and related traits in *Quercus robur* L. *Tree Genetics & Genomes*, *4*(2), 263–278. doi:10.1007/s11295-007-0107-z
- Bundock, P. C., Potts, B. M., & Vaillancourt, R. E. (2008). Detection and stability of quantitative trait loci (QTL) in *Eucalyptus globulus*. *Tree Genetics & Genomes*, *4*(1), 85–95. doi:10.1007/s11295-007-0090-4
- C.D.A.F Chimay. (2000). Chênes pédonculé et sessile. Distinction écologique. *Diagnostics stationnels et sylvicoles guide n°005*, 4p.
- Cahuzac, A. (2016a). La forte demande pour le bois de chêne entraîne une hausse des prix, selon l'ONF. www.usinenouvelle.com/. <http://www.usinenouvelle.com/article/la-forte-demande-pour-le-bois-de-chene-entraîne-une-hausse-des-prix-selon-l-onf.N470803>. Accessed 7 April 2017

- Cahuzac, A. (2016b). “Le bois français est trop cher”, affirment les tonneliers. <http://www.usinenouvelle.com/article/le-bois-francais-est-trop-cher-affirment-les-tonneliers.N457057>. Accessed 7 April 2017
- Callister, A. N., & Collins, S. L. (2008). Genetic parameter estimates in a clonally replicated progeny test of teak (*Tectona grandis* Linn. f.). *Tree Genetics & Genomes*, 4(2), 237–245. doi:10.1007/s11295-007-0104-2
- Casasoli, M., Pot, D., Plomion, C., Monteverdi, M. C., Barreneche, T., Lauteri, M., & Villani, F. (2004). Identification of QTLs affecting adaptive traits in *Castanea sativa* Mill. *Plant Cell and Environment*, 27(9), 1088–1101. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-3040.2004.01214.x>
- Chaar, H., & Colin, F. (1999). Impact of late frost on height growth in young sessile oak regenerations. *Annals of Forest Science*, 56(5), 417–429. doi:10.1051/forest:19990506
- Chaar, H., Colin, F., & Collet, C. (1997). Effects of environmental factors on the shoot development of *Quercus petraea* seedlings. A methodological approach. *Forest Ecology and Management*, 97(2), 119–131. doi:10.1016/S0378-1127(97)00093-5
- Cochard, H. (1992). Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree physiology*, 11(1), 73–83. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/14969968>. Accessed 10 April 2017
- Colin, F., Ducouso, A., & Fontaine, F. (2010). Epicormics in 13-year-old *Quercus petraea*: small effect of provenance and large influence of branches and growth unit limits. *Annals of Forest Science*, 67(3), 312–312. doi:10.1051/forest/2009118
- Colin, F., Mothe, F., Freyburger, C., Morisset, J. B., Leban, J.-M., & Fontaine, F. (2010). Tracking rameal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography: biological bases, preliminary results and perspectives. *Trees*, 24(5), 953–967. doi:10.1007/s00468-010-0466-1
- Colin, F., Nicolas, R., Jean-louis, D., & Fontaine, F. (2008). Initial spacing has little influence on transient epicormic shoots in a 20-year-old sessile oak plantation. *Annals of Forest Science*, 65(5).
- Colin, F., Sanjines, A., Fortin, M., Bontemps, J.-D., & Nicolini, E. (2012). *Fagus sylvatica* trunk epicormics in relation to primary and secondary growth. *Annals of botany*, 110(5), 995–1005. doi:10.1093/aob/mcs178
- Collet, C., Colin, F., Bernier, F., & Height, F. B. (1997). Height growth, shoot elongation and branch development of young *Quercus petraea* grown under different levels of resource availability, (33).
- Conner, P. J., Brown, S. K., & Weeden, N. F. (1998). Molecular-marker analysis of quantitative traits for growth and development in juvenile apple trees. *Theoretical and Applied Genetics*, 96(8), 1027–1035. doi:10.1007/s001220050835
- Costes, E., & Gion, J.-M. (2015). Genetics and Genomics of Tree Architecture. *Advances in Botanical Research*. doi:10.1016/bs.abr.2015.05.001

- Costes, E., & Guédon, Y. (2002). Modelling branching patterns on 1-year-old trunks of six apple cultivars. *Annals of Botany*, 89(5), 513–524. doi:10.1093/aob/mcf078
- Decourteix, M., Alves, G., Bonhomme, M., Peuch, M., Ben Baaziz, K., Brunel, N., et al. (2008). Sucrose (JrSUT1) and hexose (JrHT1 and JrHT2) transporters in walnut xylem parenchyma cells: their potential role in early events of growth resumption. *Tree physiology*, 28(2), 215–224. doi:10.1093/treephys/28.2.215
- Des Marais, D. L., Hernandez, K. M., & Juenger, T. E. (2013). Genotype-by-Environment Interaction and Plasticity: Exploring Genomic Responses of Plants to the Abiotic Environment. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44(1), 5–29. doi:10.1146/annurev-ecolsys-110512-135806
- Du, Q., Gong, C., Wang, Q., Zhou, D., Yang, H., Pan, W., et al. (2016). Genetic architecture of growth traits in *Populus* revealed by integrated quantitative trait locus (QTL) analysis and association studies, 1067–1082.
- East, E. M. (1916). Studies on Size Inheritance in *Nicotiana*. *Genetics*, 1, 164–176.
- Fink, S. (1999). *Pathological and regenerative plant anatomy*. Gebrüder Borntraeger. <http://www.schweizerbart.de/publications/detail/artno/009014600>. Accessed 8 March 2017
- Fontaine, F., Colin, F., Jarret, P., & Druelle, J.-L. (2001). Evolution of the epicormic potential on 17-year-old *Quercus petraea* trees: first results. *Annals of Forest Science*, 58(5), 583–592. doi:10.1051/forest:2001147
- Fontaine, F., Kiefer, E., Clément, C., Burrus, M., & Druelle, J. L. (1999). Ontogeny of the proventitious epicormic buds in *Quercus petraea*. II. From 6 to 40 years of the tree's life. *Trees*, 14(2), 83–90. doi:10.1007/PL00009755
- Fontaine, F., Mothe, F., Colin, F., & Duplat, P. (2004). Structural relationships between the epicormic formations on the trunk surface and defects induced in the wood of *Quercus petraea*. *Trees - Structure and Function*, 18(3), 295–306. doi:10.1007/s00468-003-0306-7
- Freeman, J. S., Potts, B. M., Downes, G. M., Pilbeam, D., Thavamanikumar, S., & Freeman, J. (2013). Stability of quantitative trait loci for growth and wood properties across multiple pedigrees and environments in *Eucalyptus globulus*, 1121–1134.
- Freyburger, C., Longuetaud, F., Mothe, F., Constant, T., & Leban, J.-M. (2009). Measuring wood density by means of X-ray computer tomography. *Annals of Forest Science*, 66.
- Freyburger, C., Mothe, F., Colin, F., & Fontaine, F. (2007). *Exploitation d'images tomographiques RX pour l'analyse de la structure interne des gourmands de chêne. Procédure d'utilisation du plugin "Gourmands" avec ImageJ*. <http://prodinra.inra.fr/record/15451>
- Gailing, O., Langenfeld-Heyser, R., Polle, A., & Finkeldey, R. (2008). Quantitative trait loci affecting stomatal density and growth in a *Quercus robur* progeny: Implications for the

- adaptation to changing environments. *Global Change Biology*, 14(8), 1934–1946. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01621.x
- Girault, T., Abidi, F., Sigogne, M., Pelleschi-Travier, S., Boumaza, R., Sakr, S., & Leduc, N. (2010). Sugars are under light control during bud burst in *Rosa* sp. *Plant, Cell and Environment*, 33(8), 1339–1350. doi:10.1111/j.1365-3040.2010.02152.x
- Gordon, D., Rosati, A., Damiano, C., & Dejong, T. M. (2006). Seasonal effects of light exposure, temperature, trunk growth and plant carbohydrate status on the initiation and growth of epicormic shoots in *Prunus persica*. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 81(3), 421–428. doi:10.1080/14620316.2006.11512083
- Grattapaglia, D., Plomion, C., Kirst, M., & Sederoff, R. R. (2009). Genomics of growth traits in forest trees, 148–156. doi:10.1016/j.pbi.2008.12.008
- Greb, T., Clarenz, O., & Scha, E. (2003). Molecular analysis of the LATERAL SUPPRESSOR gene in *Arabidopsis* reveals a conserved control mechanism for axillary meristem formation. *Genes & Development*, 17, 1175–1187. doi:10.1101/gad.260703.differentially
- Groover, A. T. (2005). What genes make a tree a tree? *Trends in Plant Science*, 10(5), 210–214. doi:10.1016/j.tplants.2005.03.001
- Hall, D., Hallingbäck, H. R., & Wu, H. X. (2016). Estimation of number and size of QTL effects in forest tree traits. *Tree Genetics & Genomes*, 12(6), 110. doi:10.1007/s11295-016-1073-0
- Hallé, F., Oldeman, R. A. A., & Tomlinson, P. B. (1978). *Tropical Trees and Forests : an Architectural Analysis*. Springer Berlin Heidelberg.
- Hansen, T. F. (2006). The Evolution of Genetic Architecture. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37(1), 123–157. doi:doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110224
- Harmer, R. (1989). Some aspects of bud in young oak activity and branch formation. *Annales des Sciences Forestières*, 46, 217–219.
- Herrmann, S., Recht, S., Boenn, M., Feldhahn, L., Angay, O., Fleischmann, F., et al. (2015). Endogenous rhythmic growth in oak trees is regulated by internal clocks rather than resource availability. *Journal of Experimental Botany*, 66(22), 7113–7127. doi:10.1093/jxb/erv408
- Heuret, P., Guédon, Y., Guérard, N., & Barthélémy, D. (2003). Analysing Branching Pattern in Plantations of Young Red Oak Trees (*Quercus rubra* L., Fagaceae). *Annals of Botany*, 91(4), 479–492. doi:10.1093/aob/mcg046
- IGN. (2014). La forêt en chiffres et en cartes. *Le Mémento. Inventaire forestier*.
- IGN. (2016). La forêt en chiffres et en cartes. *Le Mémento. Inventaire forestier*, 32. http://inventaire-forestier.ign.fr/spip/IMG/pdf/161122_memento2016.pdf

- Janssen, B. J., Drummond, R. S. M., & Snowden, K. C. (2014). Regulation of axillary shoot development. *Current Opinion in Plant Biology*, 17(1), 28–35. doi:10.1016/j.pbi.2013.11.004
- Jensen, J. S. (1993). Variation of growth in Danish provenance trials with oak (*Quercus robur* L and *Quercus petraea* Mattuschka Liebl). *Annales Des Sciences Forestières*, 50(supplement), 203–207. http://www.afs-journal.org/articles/forest/abs/1993/07/AFS_0003-4312_1993_50_Suppl1_ART0018/AFS_0003-4312_1993_50_Suppl1_ART0018.html
- Jensen, J. S. (2000). Provenance Variation in Phenotypic Traits in *Quercus robur* and *Quercus petraea* in Danish Provenance Trials. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 15(3), 297–308. doi:10.1080/028275800447922
- Jensen, J. S., Wellendorf, H., Jager, K., De Vries, S. M. ., & Jensen, V. (1997). Analysis of a 17-year old dutch open-pollinated progeny trial with *Quercus robur* (L.). *Forest Genetics*, 4(3), 139–147.
- Jermstad, K. D., Bassoni, D. L., Jech, K. S., Wheeler, N. C., & Neale, D. B. (2001). Mapping of quantitative trait loci controlling adaptive traits in coastal Douglas-fir . I . Timing of vegetative bud flush. *Theor Appl Genet*, 1142–1151.
- Jiang, C., & Zeng, Z. (1995). Multiple Trait Analysis of Genetic Mapping for Quantitative Trait Loci.
- Johannsen, W. (1909). *Elemente der exakten erblichkeitslehre. Deutsche wesentlich erweiterte ausgabe in fünfundzwanzig vorlesungen.* <https://archive.org/details/elementederexakt00joha>. Accessed 4 April 2017
- Kao, C. H., Zeng, Z. B., & Teasdale, R. D. (1999). Multiple interval mapping for quantitative trait loci. *Genetics*, 152(3), 1203–16. <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3778868&tool=pmcentrez&endertype=abstract>
- Kaya, Z., Sewell, M. M., & Neale, D. B. (1999). Identification of quantitative trait loci influencing annual height- and diameter-increment growth in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Theor Appl Genet*, 98(3–4), 586–592. doi:10.1007/s001220051108
- Kebrom, T. H., Burson, B. L., & Finlayson, S. a. (2006). Phytochrome B represses Teosinte Branched1 expression and induces sorghum axillary bud outgrowth in response to light signals. *Plant physiology*, 140(3), 1109–1117. doi:10.1104/pp.105.074856
- Kerr, G., & Harmer, R. (2001). Production of epicormic shoots on oak (*Quercus robur*): Effects of frequency and time of pruning. *Forestry*, 74(5), 467–477. doi:10.1093/forestry/74.5.467
- Kirst, M. E., Scott, J., Kirst, M., Myburg, A. A., & Sederoff, R. (2004). Coordinated Genetic Regulation of Growth and Lignin Revealed by Quantitative Trait Locus Analysis of cDNA Microarray Data in an Interspecific Backcross of *Eucalyptus* 1. *Plant Physiology*, 135(August), 2368–2378. doi:10.1104/pp.103.037960.At

- Korol, A. B., Ronin, Y. I., & Nevo, E. (1998). Approximate Analysis of QTL-Environment Interaction with No Limits on the Number of Environments.
- Kremer, A., Lascoux, M., & Nguyen, A. (1991). Morphogenetic subdivision of height growth and early selection in maritime pine. In *Proceedings-Southern Forest Tree Improvement Conference (USA)*.
- Lacaze, X., Hayes, P. M., & Korol, A. B. (2009). Genetics of phenotypic plasticity: QTL analysis in barley, *Hordeum vulgare*. *Heredity*, 163–173. doi:10.1038/hdy.2008.76
- Lavarenne-Allary, S. (1965). *Recherches sur la croissance des Bourgeons de Chêne et de quelques autres espèces ligneuses. Annals des sciences forestières.*
- Lebourgeois, F., Cousseau, G., & Ducos, Y. (2004). Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Bercé (“Futaie des Clos”, Sarthe, France). *Annales forest science*, (61), 361–372. doi:10.1051/forest
- Leduc, N., Roman, H., Barbier, F., Péron, T., Huché-Thélier, L., Lothier, J., et al. (2014). Light Signaling in Bud Outgrowth and Branching in Plants. *Plants*, 3(2), 223–250. doi:10.3390/plants3020223
- Lenth, R. V. (2016). Least-Squares Means: The {R} Package {lsmeans}. *Journal of Statistical Software*, 69(1), 1–33. doi:10.18637/jss.v069.i01
- Levy, G., Becker, M., & Garreau, B. (1986). Comportement expérimental de semis de chêne pédonculé, chêne sessile et hêtre en présence d’une nappe d’eau dans le sol. *Annales forest science*, 43(2), 131–146.
- Leyser, O. (2009). The control of shoot branching: An example of plant information processing. *Plant, Cell and Environment*, 32(6), 694–703. doi:10.1111/j.1365-3040.2009.01930.x
- Liu, B. H. (1997). *Statistical genomics: linkage, mapping, and QTL analysis*. CRC press.
- Longman, K. A., & Coutts, M. P. (1974). Physiology of the oak tree. *The British Oak*, 194–221.
- Longuetaud, F., Leban, J. M., Mothe, F., Kerrien, E., & Berger, M. O. (2004). Automatic detection of pith on CT images of spruce logs. *Computers and Electronics in Agriculture*, 44(2), 107–119. doi:10.1016/j.compag.2004.03.005
- Longuetaud, F., Mothe, F., Kerautret, B., Kr??henb??hl, A., Hory, L., Leban, J. M., & Debled-Rennesson, I. (2012). Automatic knot detection and measurements from X-ray CT images of wood: A review and validation of an improved algorithm on softwood samples. *Computers and Electronics in Agriculture*, 85, 77–89. doi:10.1016/j.compag.2012.03.013
- Lynch, M., & Walsh, B. (1998). *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer. <https://pdfs.semanticscholar.org/aa15/68743b58f93ca1cb46bccf7925160ec37635.pdf>

- Mackay, T. F. C. (2001). THE GENETIC ARCHITECTURE OF QUANTITATIVE TRAITS. *Annual Review of Genetics*, 35(1), 303–339. doi:10.1146/annurev.genet.35.102401.090633
- Mackay, T. F. C. (2004). The genetic architecture of quantitative traits: Lessons from *Drosophila*. *Current Opinion in Genetics and Development*, 14(3), 253–257. doi:10.1016/j.gde.2004.04.003
- Maher, B. (2008). Personal genomes: The case of the missing heritability. *Nature*, 456(7218), 18–21. doi:10.1038/456018a
- Marguerit, E., Bouffier, L., Chancerel, E., Costa, P., Lagane, F., -Marc Guehl, J., et al. (2014). The genetics of water-use efficiency and its relation to growth in maritime pine. *Journal of Experimental Botany*, 65(17), 4757–4768. doi:10.1093/jxb/eru226
- Markussen, T., Fladung, M., Achere, V., Favre, J. M., Faivre-Rampant, P., Aragonés, A., et al. (2003). Identification of QTLs controlling Growth , Chemical and Physical Wood Property Traits in *Pinus pinaster* (Ait .) Identification of QTLs Controlling Growth , Chemical and Physical Wood Property Traits in *Pinus pinaster* (Ait .). *Silvae Genetica*, 52(1), 8–15.
- Marron, N., Bastien, C., Sabatti, M., Taylor, G., & Ceulemans, R. (2006). Plasticity of growth and sylleptic branchiness in two poplar families grown at three sites across Europe, 935–946.
- McSteen, P., & Leyser, O. (2005). Shoot Branching. *Annual Review of Plant Biology*, 56(1), 353–374. doi:10.1146/annurev.arplant.56.032604.144122
- Meadows, J. S., & Burkhardt, E. C. (2001). Epicormic branches affect lumber grade and value in willow oak. *Southern Journal of Applied Forestry*, 25(3), 136–141.
- Meier, A. R., Saunders, M. R., & Michler, C. H. (2012). Epicormic buds in trees: a review of bud establishment, development and dormancy release. *Tree physiology*, 32(5), 565–84. doi:10.1093/treephys/tps040
- Meier, A., & Saunders, M. R. (2013). Assessing internal epicormic dynamics in *Quercus alba* L. using CT scanning: the strong effects of shoot development and tree growth relative to progeny level genetic variation. *Trees*, 27(4), 865–877. doi:10.1007/s00468-013-0840-x
- Monclus, R., Leplé, J.-C., Bastien, C., Bert, P.-F., Villar, M., Marron, N., et al. (2012). Integrating genome annotation and QTL position to identify candidate genes for productivity, architecture and water-use efficiency in *Populus* spp. *BMC Plant Biology*, 12(1), 173. doi:10.1186/1471-2229-12-173
- Morisset, J. B. (2012). *Tomographie à rayons X; analyse et modélisation de l'ontogénèse des épïcormiques du chêne sessile (Quercus petraea (L.) Matt.)*. AgroParisTech.
- Morisset, J. B., Mothe, F., Bock, J., Bréda, N., & Colin, F. (2011). Epicormic ontogeny in *Quercus petraea* constrains the highly plausible control of epicormic sprouting by water and carbohydrates. *Annals of botany*, 109(2), 365–77. doi:10.1093/aob/mcr292

- Morisset, J. B., Mothe, F., & Colin, F. (2012). Observation of *Quercus petraea* epicormics with X-ray CT reveals strong pith-to-bark correlations: Silvicultural and ecological implications. *Forest Ecology and Management*, 278, 127–137. doi:10.1016/j.foreco.2012.05.015
- Müller, D., Schmitz, G., & Theres, K. (2006). Blind homologous R2R3 Myb genes control the pattern of lateral meristem initiation in *Arabidopsis*. *The Plant cell*, 18(3), 586–597. doi:10.1105/tpc.105.038745
- Neale, D. B., Devey, M. E., Jermstad, I. D., Ahuja, M. R., Alosi, M. C., & Marshall, K. A. (1992). Use of DNA markers in forest tree improvement research. *New Forests*, 6, 391–407. doi:10.1007/BF00120654
- Negrón, C., Contador, L., Lampinen, B. D., Metcalf, S. G., Guédon, Y., Costes, E., & DeJong, T. M. (2014). Differences in proleptic and epicormic shoot structures in relation to water deficit and growth rate in almond trees (*Prunus dulcis*). *Annals of botany*, 113(3), 545–54. doi:10.1093/aob/mct282
- Nguyen, V.-T., Constant, T., Elhareth, D., Piboule, A., & Colin, F. (2015). Analysis of roundwood surface for detection of inner defects. In *Analysis of roundwood surface for detection of inner defects* (p. 257). https://silvilaser2015.teledetection.fr/files/Proceedings_Silvilaser_22_09_2015_2.pdf
- Nicolini, E., Barthélémy, D., & Heuret, P. (2000). Influence de la densité du couvert forestier sur le développement architectural de jeunes chênes sessiles, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae), en régénération forestière. *Canadian Journal of Botany*, 78(12), 1531–1544. doi:10.1139/b00-125
- O'Hara, K. L., York, R. A., & Heald, R. C. (2008). Effect of pruning severity and timing of treatment on epicormic sprout development in giant sequoia. *Forestry*, 81(1), 103–110. doi:10.1093/forestry/cpm049
- Orr, H. A. (1998). The Population Genetics of Adaptation: The Distribution of Factors Fixed during Adaptive Evolution. *Evolution*, 52(4), 935–949. doi:10.2307/2411226
- Otsuga, D., DeGuzman, B., Prigge, M. J., Drews, G. N., & Clark, S. E. (2001). REVOLUTA regulates meristem initiation at lateral positions. *Plant Journal*, 25(2), 223–236. doi:10.1046/j.1365-313X.2001.00959.x
- Otto, S. P., & Jones, C. D. (2000). Detecting the undetected: estimating the total number of loci underlying a quantitative trait. *Genetics*, 156, 2093–2107. doi:10.1007/s001220050781
- Paterson, A. H., Damon, S., Hewitt, J. D., Zamir, D., Rabinowitch, H. D., Tanksley, S. D., et al. (1991). Mendelian Factors Underlying Quantitative Traits in Tomato: Comparison Across Species, Generations, and Environments. *Genetics Society of America*, (127), 181–197.
- Paterson, A. H., Lander, E. S., Hewitt, J. D., Peterson, S., Lincoln, S. E., & Tanksley, S. D. (1988). Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete

linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature*. doi:10.1038/335721a0

- Plomion, C., Aury, J., Elle, J. O., Belser, C., El, H., Boury, C., et al. (2016). Decoding the oak genome: public release of sequence data, assembly, annotation and publication strategies. *Molecular Ecology Resources*, *16*, 254–265. doi:10.1111/1755-0998.12425
- Plomion, C., Durel, C. E., & OMalley, D. M. (1996). Genetic dissection of height in maritime pine seedlings raised under accelerated growth conditions. *Theoretical and Applied Genetics*, *93*(5–6), 849–858. doi:10.1007/BF00224085
- Ponton, S., Dupouey, J.-L., Bréda, N., & Dreyer, E. (2002). Comparison of water-use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: genotype x environment interactions. *Tree physiology*, *22*(6), 413–422. doi:10.1093/treephys/22.6.413
- Rabot, A., Henry, C., Baaziz, K. Ben, Mortreau, E., Azri, W., Lothier, J., et al. (2012). Insight into the role of sugars in bud burst under light in the rose. *Plant and Cell Physiology*, *53*(6), 1068–1082. doi:10.1093/pcp/pcs051
- Rae, A. M., Pinel, M. P. C., Bastien, C., Sabatti, M., Street, N. R., Tucker, J., et al. (2008). QTL for yield in bioenergy Populus: Identifying GxE interactions from growth at three contrasting sites. *Tree Genetics and Genomes*, *4*, 97–112. doi:10.1007/s11295-007-0091-3
- Rae, A. M., Robinson, K. M., Street, N. R., & Taylor, G. (2004). Morphological and physiological traits influencing biomass productivity in short-rotation coppice poplar. *Canadian Journal of Forest Research*, *1498*(7), 1488–1498. doi:10.1139/X04-033
- Rameau, C., Bertheloot, J., Leduc, N., Andrieu, B., Foucher, F., & Sakr, S. (2015). Multiple pathways regulate shoot branching. *Frontiers in plant science*, *5*(January), 741. doi:10.3389/fpls.2014.00741
- Rérat, B. (2017). Valoriser sa forêt - cours du bois. *Forêts de France*.
- Robert, C., & Généré, B. (2010). Valoriser la production de chêne: des marchés exigeants, une sylviculture appropriée. *Rendez-Vous techniques, hors-série n° 5*, 29–35.
- Rohde, A., Storme, V., Jorge, V., Gaudet, M., Vitacolonna, N., Fabbrini, F., et al. (2011). Bud set in poplar - genetic dissection of a complex trait in natural and hybrid populations. *New Phytologist*, *189*(1), 106–121. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03469.x
- Romberger, J. A. (1963). Meristems, Growth, and development in woody plants: An Analytical Review of Anatomical, Physiological, and Morphogenic Aspects, (1293), 180 pp.
- Saintagne, C. (2003). *Distribution des régions génomiques différenciant deux espèces proches: le chêne sessile (Quercus petraea) et le chêne pédonculé (Q. robur)*. Université Henri Poincaré Nancy-I. Retrieved from <http://www.theses.fr/2003NAN10059>
- Saintagne, C., Bodénès, C., Barreneche, T., Pot, D., Plomion, C., & Kremer, A. (2004).

- Distribution of genomic regions differentiating oak species assessed by QTL detection. *Heredity*, 92(1), 20–30. doi:10.1038/sj.hdy.6800358
- Savill, P. S., & Kanowski, P. (1993). Tree improvement programs for European oaks: goals and strategies. *Annales Forest Science*, 50(Supplement), 368s–383s. doi:10.1051/forest:19930741
- Scotti-Saintagne, C., Bodénès, C., Barreneche, T., Bertocchi, E., Plomion, C., & Kremer, A. (2004). Detection of quantitative trait loci controlling bud burst and height growth in *Quercus robur* L. *Theor Appl Genet*, 109(8), 1648–1659. doi:10.1007/s00122-004-1789-3
- Segura, V., Denancé, C., Durel, C. E., & Costes, E. (2007). Wide range QTL analysis for complex architectural traits in a 1-year-old apple progeny. *Genome*, 50(2), 159–171. doi:10.1139/G07-002
- Segura, V., Durel, C. E., & Costes, E. (2009). QTL Analysis for Growth and Branching Traits Annually Assessed along the Trunk of Three-Year-Old Apple Hybrids. *Acta Horticulturae*, (814), 669–674. doi:10.17660/ActaHortic.2009.814.114
- Shepherd, M., Cross, M., Dieters, M. J., & Henry, R. (2002). Branch architecture QTL for *Pinus elliottii* var. *elliottii* x *Pinus caribaea* var. *hondurensis* hybrids. *Annals of Forest Science*, 59(5–6), 617–625. doi:10.1051/forest
- Shimizu-Sato, S., Tanaka, M., & Mori, H. (2009). Auxin–cytokinin interactions in the control of shoot branching. *Plant Molecular Biology*, 69(4), 429–435. doi:10.1007/s11103-008-9416-3
- Socquet-Juglard, D., Christen, D., Devènes, G., Gessler, C., Duffy, B., & Patocchi, A. (2013). Mapping Architectural, Phenological, and Fruit Quality QTLs in Apricot. *Plant Molecular Biology Reporter*, 31(2), 387–397. doi:10.1007/s11105-012-0511-x
- Song, J., Brendel, O., Bodénès, C., Plomion, C., Kremer, A., & Colin, F. (2017). X-ray computed tomography to decipher the genetic architecture of tree branching traits: oak as a case study. *Tree Genetics & Genomes*, 13(1), 5. doi:10.1007/s11295-016-1083-y
- Spiecker, H. (1991). Zur Steuerung des Dickenwachstums und der Astreinigung von Trauben- und Stieleichen (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. und *Quercus robur* L.). *Schriftenreihe der Landesforstverwaltung*, 150.
- Teichmann, T., & Muhr, M. (2015). Shaping plant architecture. *Frontiers in Plant Science*, 6(April), 1–18. doi:10.3389/fpls.2015.00233
- Vanderzande, S., Hias, N., Edge-garza, D., Costes, E., Davey, M. W., & Keulemans, J. (2016). Syllaptic branching in winter-headed apple (*Malus × domestica*) trees: accession-dependent responses and their relationships with other tree architectural characteristics. *Tree Genetics & Genomes*. doi:10.1007/s11295-016-1046-3
- Voorrips, R. E. (2002). Computer Note MapChart : Software for the Graphical Presentation of Linkage Maps and QTLs. *The Journal of Heredity*, 93(1), 77–78.

- Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., Vandele, T., Hornes, M., et al. (1995). Aflp - a New Technique for DNA-Fingerprinting. *Nucleic Acids Research*, 23(21), 4407–4414. doi:10.1093/nar/23.21.4407
- Wang, J., Zhang, K., Zhang, X., Yan, G., & Zhou, Y. (2015). Construction of Commercial Sweet Cherry Linkage Maps and QTL Analysis for Trunk Diameter. *PLoS one*, 10, 1–15. doi:10.1371/journal.pone.0141261
- Weller, J. L., Perrotta, G., Schreuder, M. E. L., Van Tuinen, A., Koornneef, M., Giuliano, G., & Kendrick, R. E. (2001). Genetic dissection of blue-light sensing in tomato using mutants deficient in cryptochrome 1 and phytochromes A, B1 and B2. *Plant Journal*, 25(4), 427–440. doi:10.1046/j.1365-313X.2001.00978.x
- Wernsdörfer, H., Chaumet, M., Lenglet, J., Remy, Q., Andrianantenaina, A., Ayari, N., et al. (2016). Analyse comparative des enjeux de la filière Chêne auprès d'acteurs de la première transformation et de gestionnaires forestiers dans le nord-est de la France et le sud-ouest de l'Allemagne. *Revue Forestière Française*, d(1), 143–152. doi:10.4267/2042/61863
- Wignall, T. A., Browning, G., & Mackenzie, K. A. D. (1987). The physiology of epicormic bud emergence in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) responses to partial notch girdling in thinned and unthinned stands. *Forestry*, 60(1), 45–56. doi:10.1093/forestry/60.1.45
- Wignall, T. A., Browning, G., & Mailing, E. (1988). Epicormic Bud Development in *Quercus robur* L. Studies of Endogenous IAA, ABA, IAA Polar Transport and Water Potential in Cambial Tissues and Effects of Exogenous Hormones on Bud Outgrowth from Stem Explants, 39(209), 1667–1678.
- Williams, J. G., Kubelik, A. R., Livak, K. J., Rafalski, J. A., & Tingey, S. V. (1990). DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research*, 18(22), 6531–6535.
- Wilson, B. F. (1979). Epicormic shoot growth in striped maple. *Canadian Journal of Forest Research*, 9(1), 110–113. doi:10.1139/x79-018
- Wu, R., & Stettler, R. F. (1998). Quantitative genetics of growth and development in *Populus*. III. Phenotypic plasticity of crown structure and function. *Heredity*, 81, 299–310.
- Yang, H., Liu, T., Xu, B., Liu, C., Zhao, F., & Huang, S. (2015). QTL detection for growth and form traits in three full-sib pedigrees of *Pinus elliottii* var. *elliottii* × *P. caribaea* var. *hondurensis* hybrids. *Tree Genetics and Genomes*, 11(6), 1–9. doi:10.1007/s11295-015-0954-y
- Yazdani, R., Nilsson, J.-E., & Plomion, C. (1999). Genetic Determinism of Autumn Frost Hardiness and Growth Phenology During Seedling Stage in Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). In *25th Southern Forest Tree Improvement Conference*. New Orleans.
- Yoder, J. (2013). Where's the heritability? Right where you'd expect—if you look close enough. <http://www.molecularecologist.com/2013/02/wheres-the-heritability-right-where-you-d-expect-if-you-look-close-enough/>

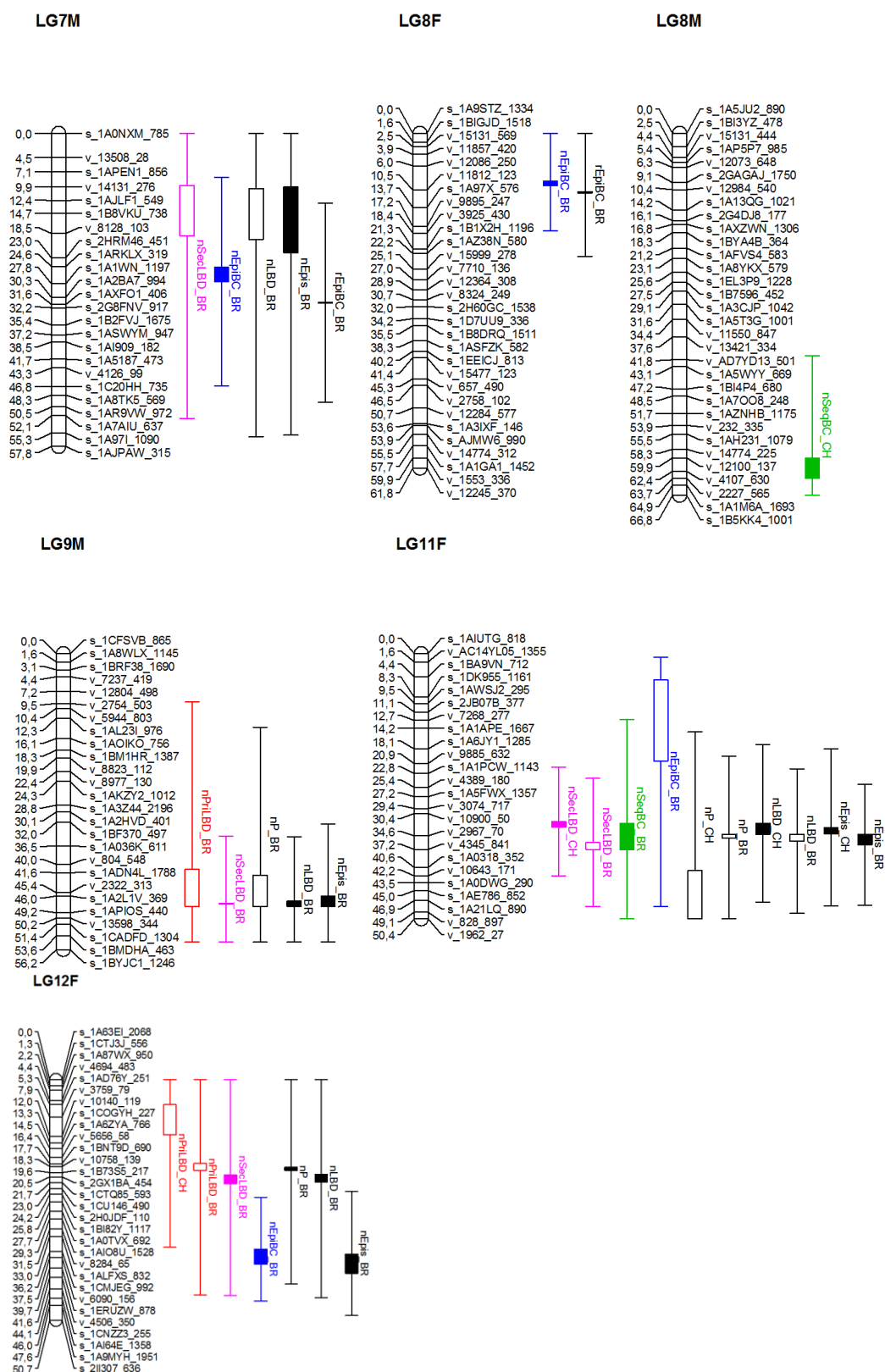
Zeng, Z. (1994). Precision Mapping of Quantitative Trait Loci. *Genetics Society of America*, 1468, 1457–1468.

8 Annexes

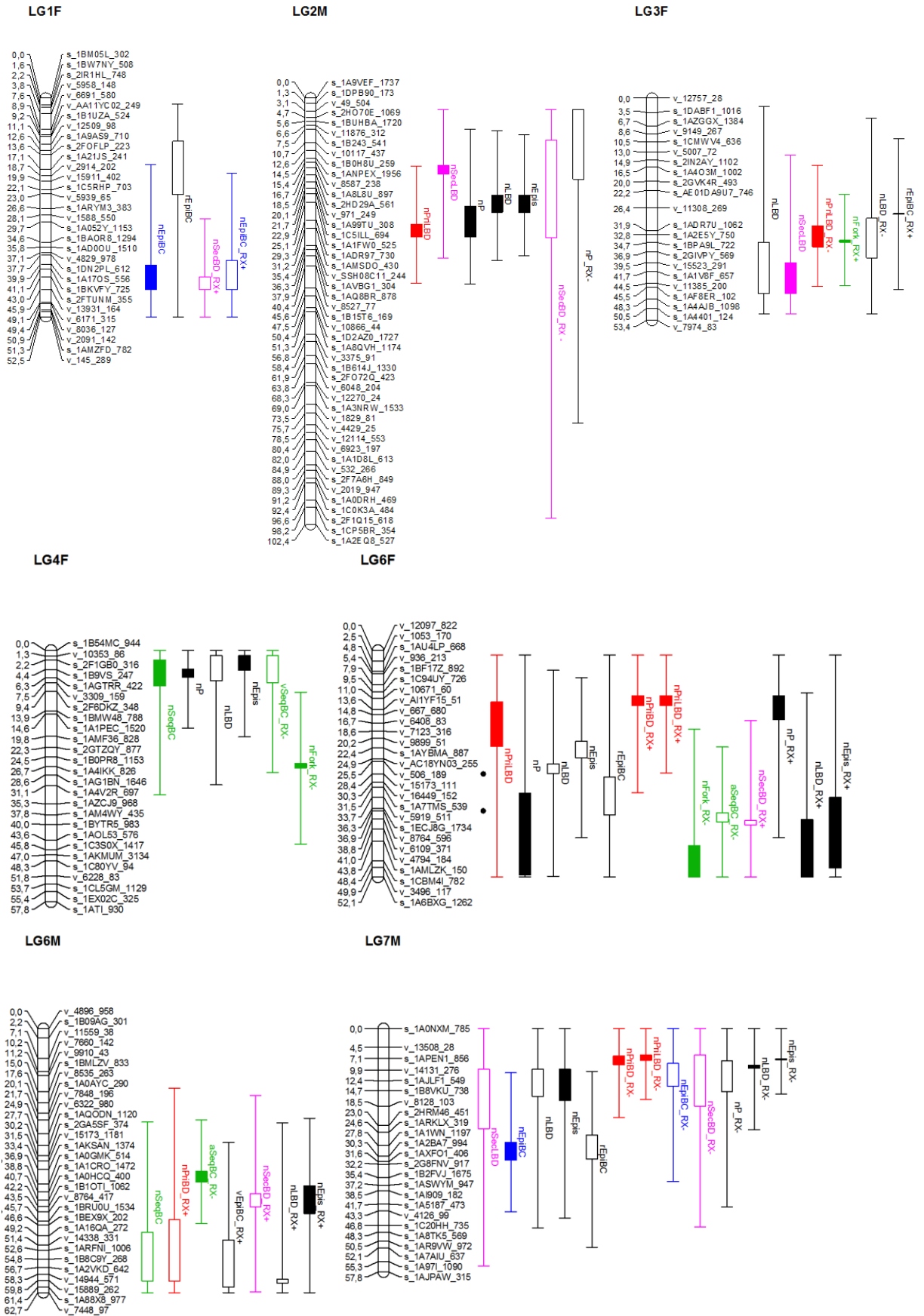
GENE	name complet	plant	related t	description	REF	
GA2OX6	GIBBERELLIN 2-OXIDASE 6					AT1G02400.1
D27	DWARF27	Os	SL	Encodes the ortholog of rice D27. It is plastid-localized and is required for the inhibition of	Lin et al. 2009	AT1G03055.1
IAA3	INDOLE-3-ACETIC ACID INDUCIBLE 3, SHY2					AT1G04240.1
AXR3	AUXIN RESISTANT 3 IAA17	At				AT1G04250
CRY2	Cryptochromes 2					AT1G04400
AXR1	AUXIN RESISTANCE 1	At	Auxin		Stirnberg et al. 1999	AT1G05180
PIF3	Phytochrome-Interacting Factor 3					AT1G09530
PHYA	Phytochrome A	Ps	light	response of bud outgrowth to light, plant-dependent	Weller et al 1997	AT1G09570
PGP10	P-glycoproteins PGP/MDR					AT1G10680
SPS1	SUPERSHOOT	At		attenuation of cytokinin levels at sites of bud initiation	Tantikanjana et al. 2001; Ehrenreich et al. 2007	AT1G16410
BUD1	BUSHY AND DWARF1, ATMKK7	At	Auxin	BUD1/MAPKK7 gene negatively regulates polar auxin transpor	Dai et al. 2006	AT1G18350
MP	ARF5/IAA24/MONOPTEROS	At			M.Ehrenreich et al 2007	AT1G19850
SUT1	SUCROSE TRANSPORTER 1/SUC2	Jr/Rh	sugar	supply of sucrose to bursting vegetative apical buds/sucrose transporter	Decourteix 2008/Henry et al 2011	AT1G22710
TEM1		Cs		syllaptic branching	Moreno-Cortés et al. 2012	AT1G25560
CAL	CAULIFLOWER, AGL10	At			M.Ehrenreich et al 2007	AT1G26310
DRM1	DORMANCY-ASSOCIATED PROTEIN 1	Sb		axillary bud dormancy induced by shade and defoliation signals in the grasses		AT1G28330
SEU	SEUSS	At			M.Ehrenreich et al 2007	AT1G43850
LAS	LATERAL SUPPRESSOR	At	axillary me	Encodes a member of the GRAS family of putative transcriptional regulators. It is involved in	Greb et al. 2003	AT1G55580.1
STM	SHOOT MERISTEMLESS			shoot meristemless	Alonso et al. 2007	AT1G62360
CLV2	CLAVATA2/RLP10	At				AT1G65380
BRC2	BRANCHED2	At				AT1G68800
RAV2		cs			Aguilar-Martinez et al. 2007; Kebrom et al. 2006	AT1G68840
AP1	APETALA1 AGAMOUS-LIKE 7	At			Moreno-Cortés 2012	AT1G69120
PIN3	PINFORMED-3	Vr	Auxin	Auxin flux	M.Ehrenreich et al 2007	AT1G70940
TIR	TRANSPORT INHIBITOR REPOSE 1/TN10	At			He et al. 2012	AT1G72930
PIN	PIN-FORMED 1	Ps	Auxin	Auxin flux	M.Ehrenreich et al 2007	AT1G72930
CLV1	CLAVATA1	At			Kreck et al. 2009	AT1G73590
CUC3	CUP-SHAPED COTYLEDON3	At			Alonso et al. 2007	AT1G75820
SDG8	SET DOMAIN GROUP 8/CCR1	At		Histone N-Methyltransferase	Dong et al. 2008	AT1G77300
CRE1	CYTOKININ RESPONSE 1	At			M.Ehrenreich et al 2007	AT2G01830.2
WUS	WUSCHEL			a key factor promoting stem cell identity	Alonso et al. 2007	AT2G17950
PHYB	Phytochrome B	At	light	promotes bud outgrowth through the sensing to R:FR	Kebrom et al 2006	AT2G18790
PIF1	Phytochrome-Interacting Factor 1		light		Leduc et al 2014	AT2G20180
SUR1	Superroot1/RTY1	At	Auxin	key enzymes in glucosinolates biosynthesis, mutant auxin overproduction	Boerjan 1995, Zhao 2008	AT2G20610
MAX1	MORE AXILLARY GROWTH 1, CYP711A1, CYTOCHROME P450		SL		Challis et al. 2013	AT2G26170
ER	ERECTA	At			M.Ehrenreich et al 2007	AT2G26330.1
CLV3	CLAVATA3	At			Green et al. 2005	AT2G27250
LOG1	LONELY GUY1	At Os	CK	Cytokinin-activation enzyme	Kuroha et al. 2009	AT2G28305
COP1	Photomorphogenesis Protein 1		light		Leduc et al 2014	AT2G32950
PID/BIF2	PINOID/barren inflorescence 2	At/Zm	Auxin	axillary meristem initiation	McSteen et al. 2007	AT2G34650
LOG2	LONELY GUY2	At Os	CK	Cytokinin-activation enzyme	Kuroha et al. 2009	AT2G35990
RAX2	MYB38					AT2G36890
PGP1	P-glycoproteins PGP/MDR	At	Auxin	mammalian multidrug-resistance(MDR)	Blakeslee et al 2005. Geisler et al 2006	AT2G36910
LOG3	LONELY GUY3					AT2G37210
CKX1	CYTOKININ OXIDASE/DEHYDROGENASE1; 2	Ps Os AT?	CK	CK degradation		AT2G41510
MAX2	MORE AXILLARY GROWTH 2/ORE9/PLEIOTROPIC PHOTOSIGNALING		SL		Ehrenreich et al. 2007	AT2G42620
PIF4	Phytochrome-Interacting Factor 4					AT2G43010
CCD7	CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE 7/ MAX3				Agarwal et al.2013; T.Vogel et al 2010	AT2G44990.1
SPA1	Suppressor of Phytochrome A		light	post-transcriptional regulation of gene expression under blue light	Leduc et al 2014	AT2G46340
TAC1	Tiller Angle Control 1	Ppe		branching angle	Dardick et al 2013	AT2G46640
PGP4	P-glycoproteins PGP/MDR					AT2G47000
CKI1	CYTOKININ-INDEPENDENT 1	At			M.Ehrenreich et al 2007	AT2G47430
MBD9	METHYL CPG BINDING 9	At		CpG-binding domain (MBD)-containing protein	Peng et al. 2006	AT3G01460
D14	DWARF14	AT Pt			Agarwal et al.2013; ZHENG et al 2016	AT3G03990.1
CUC1	CUP-SHAPED COTYLEDON1	At			Raman et al. 2008	AT3G15170
GA2OX5	GIBBERELLIN 2-OXIDASE 5	Os	GA	Inactivating endogenous bioactive Gas, GA negatively regulated expression of TB1	Martinez-Bello et al. 2015; Lo et al. 2008	AT3G17203.1
BRC1	BRANCHED1					AT3G18550
AXR2	AUXIN RESISTANT 2 IAA7	At			M.Ehrenreich et al 2007	AT3G23050
ABI3	ABA INSENSITIVE 3	At	ABA		M.Ehrenreich et al 2007	AT3G24650

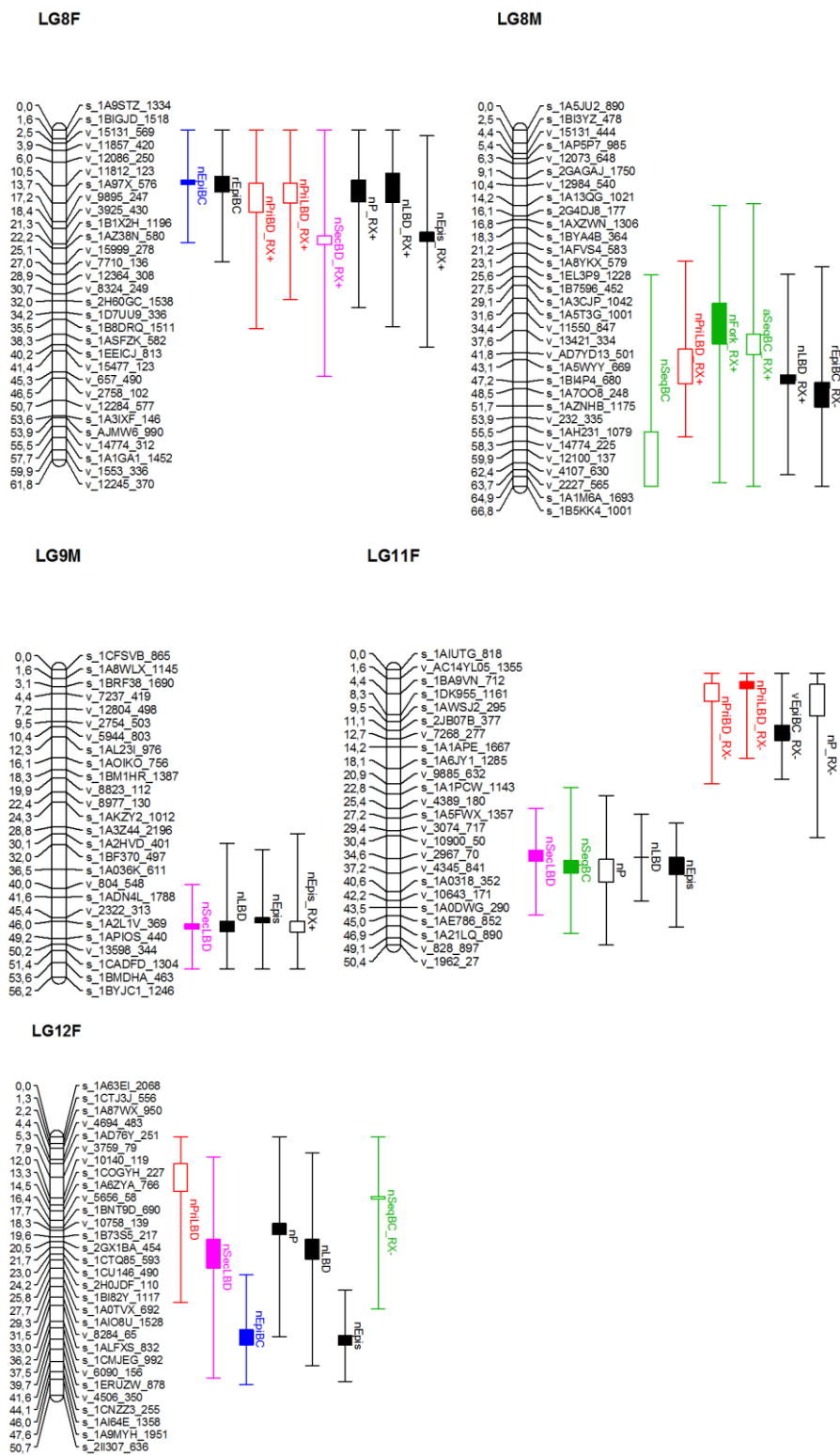
PGP19	P-glycoproteins PGPs/MDR					AT3G28860
RAX3	MYB84					AT3G49690
LOG4	LONELY GUY4					AT3G53450
AMP1	ALERTED MERISTEM PROGRAM 1	At		Glutamate carboxypeptidase	M.Ehrenreich et al 2007	AT3G54720
PIF5	Phytochrome-Interacting Factor 5					AT3G59060
ARGOS	ARGOS AUXIN-REGULATED GENE INVOLVED IN ORGAN SIZE	At			M.Ehrenreich et al 2007	AT3G59900
AXR6	AUXIN RESISTANT 6 CUL1	At				AT4G02570
BP1	BREVIPEDICELLUS	At		Homeobox protein knotted-1 like 1	M.Ehrenreich et al 2007	AT4G08150
CRY1	Cryptochromes 1	Sl	light	photoreceptor bleu light, 1 promote bud outgrowth, 2 stimulate axillary branches	Weller et al 2001	AT4G08920
YUC2	YUCCA 2					AT4G13260
IAA1	INDOLE-3-ACETIC ACID INDUCIBLE 1, AXR5			Auxin		AT4G14560.1
PGP2	P-glycoproteins PGPs/MDR					AT4G25960
SUR2	Superroot2/CYP83B1					AT4G31500
YUC1	YUCCA 1	At		Auxin	Gallavotti et al. 2008	AT4G32540
CCD8	MORE AXILLARY BRANCHING 4/MAX4				Agarwal et al.2013	AT4G32810.1
LOG5	LONELY GUY5					AT4G35190
ANT	AINTEGUMENTA	At			M.Ehrenreich et al 2007	AT4G37750
LOG6	LONELY GUY6					AT5G03270
TFL1	TERMINAL FLOWER 1	At		poplar CEN1 CENTRORADIALIS	M.Ehrenreich et al 2007	AT5G03840
D3	DWARF 3				Agarwal et al.2013	AT5G05690.1
LOG7	LONELY GUY7					AT5G06300
FLC	AGAMOUS-LIKE 25, AGL25	At				AT5G10140
YUC4	YUCCA 4					AT5G11320
EMF1	EMBRYONIC FLOWER 1	At			M.Ehrenreich et al 2007	AT5G11530.1
LOG8	LONELY GUY8					AT5G11950
LAZY1				branching angle		AT5G14090
BUD2	BUSHY AND DWARF2	At			Ge et al. 2006	AT5G18930
RAX1	REGULATOR OF AXILLARY MERISTEMS1/MYB37	At		axillary me defects in lateral bud formation in overlapping zones along the shoot axis	Müller et al. 2006	AT5G23000
YUC6	YUCCA 6					AT5G25620
IAA28	INDOLE-3-ACETIC ACID INDUCIBLE 28, IAR2					AT5G25890.1
LOG9	LONELY GUY9					AT5G26140
ERA1	ENHANCED RESPONSE TO ABA 1	At			M.Ehrenreich et al 2007	AT5G40280.1
PNH	PINHEAD/AG10/ ZWILLE	At			M.Ehrenreich et al 2007	AT5G43810
CUC2	CUP-SHAPED COTYLEDON2	At				AT5G53950
REV	REVOLUTA	At		axillary me homeodomain/leucine zipper transcription factor	Otsuga et al. 2001	AT5G60690
PIF7	Phytochrome-Interacting Factor 7					AT5G61270
IPK2B	INOSITOL POLYPHOSPHATE KINASE 2 BETA	At		Auxin axillary shoot branching	Zhang et al. 2007	AT5G61760.1
LFY	LEAFY	At			M.Ehrenreich et al 2007	AT5G61850.1
UVR8	UV RESISTANCE LOCUS 8			UV	Robson et al.2015	AT5G63860
AMI1	AMIDASE	Vr		Auxin and cytokinin related gene expression during active shoot growth and latent bud	He et al. 2012	
LAX	LAX PANICLE	Os		Basic helix-loop-helix transcription factor	Oikawa et al. 2009	
MdDAM1-4	PpDAM 1 5 6	Md		Bud and seed dormancy regulation	Porto et al. 2016	
HT1	HEXOSE TRANSPORTER 1 . 2	Vr, Jr	sugar	carbon demand required for radial growth of walnut stems in May	He et al. 2012, Decourteix 2008	
IPT	ADENOSINE PHOSPHATE-ISOPENTENYL TRANSFERASE 1; 2	Ps	CK	CK biosynthesis	Tanaka et al. 2006	
IPT	ISOPENTENYL TRANSFERASE	Vr	CK	CK biosynthesis	He et al. 2012	
CIB1	Cryptochrome-Interacting Basic-helix-loop helix		light	interacts with CRY2 under blue light and binds to the promoter of certain genes to activate	Leduc et al 2014	
TB1		Os		maïwe branching	Agarwal et al.2013	
roiD	???			Promotes axillary bud in AT	Falasca et al. 2010	
EBB1	EARLY BUD-BREAK 1	Ppe	Ethylene	putative APETALA2/Ethylene reponsive factor transcription factor	Yordanov et al. 2014	
RMS1	RAMOSUS/MAX			RAMOSUS gene branching gene	Johnson et al.2006; Foo et al. 2005	
RMS2	RAMOSUS			RAMOSUS gene branching gene	Johnson et al.2006; Foo et al. 2005	
RMS3	RAMOSUS			RAMOSUS gene branching gene	Johnson et al.2006; Foo et al. 2005	
RMS4	RAMOSUS			RAMOSUS gene branching gene	Johnson et al.2006; Foo et al. 2005	
RMS5	RAMOSUS			RAMOSUS gene branching gene	Johnson et al.2006; Foo et al. 2005	
MADS3		Zm		reduce node number	Agarwal et al.2013	
RTL1		Ci		regulation shoot branching chinses fir	Li et al. 2015	
VI2	Vacuolar invertase	Rh	sugar	reponsive later stem leaf	Rabot et al 2012	
VI1	Vacuolar invertase	Rh	sugar	Up-regulation in bud reponsive early bud	Rabot et al 2012	
AGP-1	ARABINO GALACTAN PROTEIN - 1	Le			Sun et al. 2004	
Cg1	CONGRASS1	pt			Rubinelli et al 2013	

Annexe 1 Exemples de gène candidat recensés par l'analyse bibliographique.



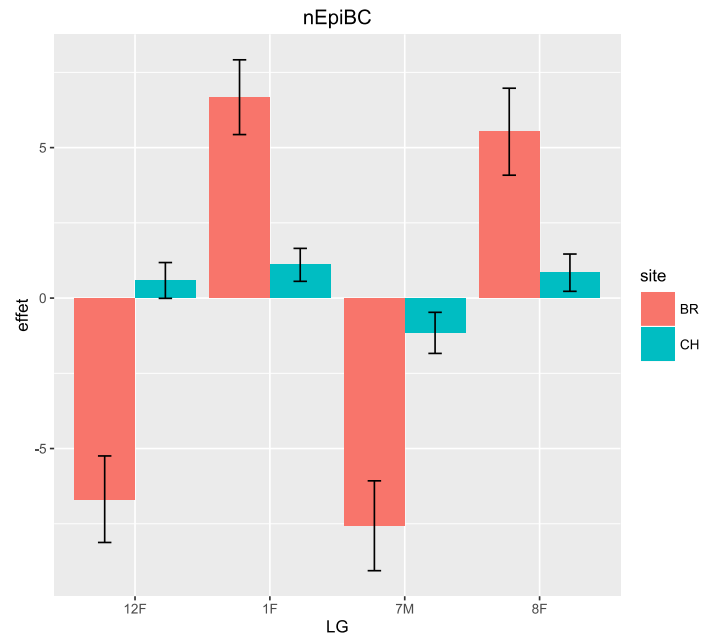
Annexe 2 QTLs détectés respectivement sur le site CH et sur le site BR par le modèle un-environnement. Les couleurs des barres indiquent les différents types de ramification : bourgeons primaires latents (en rouge), branches séquentielles (en vert), branches épécormiques (en bleu) et bourgeons secondaires latents (en rose). Les barres noires représentent les QTLs des traits composites. Les barres pleines représentent les QTLs significatifs tandis que les barres vides représentent les QTLs putatifs. Les QTLs détectés sur le site CH et sur le site BR sont respectivement identifiés avec « _CH » ou « _BR » .





Annexe 3 QTLs détectés par observation extérieure en utilisant le modèle multi-environnements et par tomographie à rayon X en utilisant le modèle un-environnement.

les couleurs des barres indiquent les différents types de ramification : les bourgeons primaires latents (en rouge), les branches séquentielles (en vert), les branches épicromiques (en bleu) et les bourgeons secondaires latents (en rose). Les barres noires représentent les QTLs des traits composites. Les barres pleines représentent les QTLs significatifs, les barres vides représentent les QTLs putatifs. Les QTLs détectés par tomographie à rayon X sont repérés avec «_RX». +/- présente un effet du QTL respectivement positif ou négatif.



Annexe 4 Comparaison de l'effet de QTLs significatifs sur les deux sites.

LG : groupe de liaison. Chaque groupe de liaison représente l'effet d'un QTL détecté sur ce groupe de liaison pour le site BR (barre en orange) et le site CH (barre en vert-bleu). L'écart-type de l'effet de QTL est représenté par les barres d'erreur.

Title : Genetic architecture of growth and branching traits on oak

Keywords : pedunculate oak, computed tomography, epicormic, latent bud, rameal traces, QTL

Abstract :

Epicormics may seriously impair the wood quality of oaks which are the most important hardwoods in French forestry. Successive projects have been carried out to understand the ontogenic and silviculture effects on sequential and epicormic branching. Effects of environment and genetics have been reported in the literature, but the knowledge about the genetic architecture of branching on oak and on epicormics in general is still limited. This last project quantifies this genetic architecture on growth, branching and especially epicormics traits. It takes advantage of observations from computed tomography (CT) or externally recorded, the genetic map of oak being built and a full-sib progeny installed in two experimental designs.

The aim was to analyze and localize the Quantitative Trait Locus (QTLs) of the growth and branching traits on the genetic map of pedunculate oak, in order to contribute to characterize the genetic architecture of the sequential and epicormic branching on oak.

*A full-sibs offspring from an interspecific crossing of *Quercus robur* was planted at two sites in north-eastern France (CH) and south-western France (BR) with quite different environments and silvicultural intervention. In a first study, 1m-long logs from BR were scanned by CT; wood quality and branching traits were deduced on which a QTL analysis was performed. In a second study, QTL analysis was performed with traits deduced from external observation made on standing trees at the two sites. The QTL stability in two sites was evaluated. Finally, we questioned the impact of the tree growth on the branching through the QTLs detected.*

The QTL analysis revealed a moderate genetic control for latent bud production mainly. The interaction between the QTLs and the sites was highlighted especially concerning the development of epicormic branches. An independent genetic control was assumed for the sequential branches. Several "hot-spots" were identified on the genetic map of oak for the epicormic and growth traits. We suggest that some genetic controls of these regions are related to the axillary meristem initiation and that some genetic controls of the epicormic branching are probably involved also in the control of the tree growth.

These results showed that the genetic control of epicormic branching is moderate and that the environment effect is likely involved more in the fate of these latent buds in interaction with the genetic effect. Since the oak genome was recently sequenced, a bioinformatics analysis is being performed on these regions for testing whether the candidate genes involved in plant hormones could explain the genetic mechanisms underlying these genomic regions related to the epicormic branching traits of the oak.

Titre : Architecture génétique des traits de croissance et de ramification du chêne

Mots clés : chêne pédonculé, tomographie, épicromiques, bourgeon latent, traces raméales, QTL

Résumé :

Le chêne est la plus importante essence d'arbre de la forêt française. Malheureusement les épicromiques peuvent réduire considérablement la qualité de son bois. Des projets successifs ont été menés pour comprendre l'effet de l'ontogénie et de la sylviculture sur la ramification épicromique. Les effets génétique et de l'environnement ont été rapportés dans la littérature, mais très peu de connaissances sur l'architecture génétique de la ramification du chêne et de la ramification épicromique en général sont disponibles. Ce dernier projet vise à combler ces lacunes en quantifiant le contrôle génétique de traits de croissance et de ramification. Il tire profit de données observées extérieurement sur les troncs ou bien obtenues par tomographie à rayon X, de la carte génétique du chêne maintenant construite et d'une famille de pleins frères installée dans deux dispositifs expérimentaux.

L'objectif est d'analyser et localiser des loci de traits quantitatifs (QTL) de la croissance et de la ramification sur la carte génétique du chêne pédonculé, afin de contribuer à la caractérisation de l'architecture génétique des ramification séquentielle et épicromique chez le chêne.

*Des descendances de plein frère issues d'un croisement interspécifique de *Quercus robur* ont été plantées dans deux sites au nord-est (CH) et au sud-ouest (BR) de la France avec des environnements et interventions sylvicultures complètement différents. Dans un premier temps, des billons d'un mètre du site BR ont été scannés par tomographie à rayon X et des traits de ramification ont été déduits de l'interprétation des images pour faire l'objet d'une analyse QTL. Dans un second temps, une analyse QTL a été menée sur des traits de ramification observés à l'extérieur sur des arbres des deux sites. La stabilité des QTL détectés dans les deux environnements a été évaluée. A la fin, nous avons abordé l'impact de la croissance sur la ramification via les QTLs détectés.*

Les analyses QTL ont révélé un contrôle génétique modéré sur la production des bourgeons latents. L'interaction entre les QTLs et les sites a été mise en évidence principalement en ce qui concerne le développement de la branchaison épicromique. Un contrôle génétique indépendant est suggéré pour la production des branches séquentielles. Plusieurs « hot-spots » de QTL ont été identifiés sur la carte génétique du chêne concernant les traits liés aux épicromiques et à la croissance. Nous faisons également l'hypothèse qu'une partie des contrôles génétiques que ces régions assurent sont liés à l'initiation du méristème axillaire et par ailleurs que certains contrôles génétiques de la ramification épicromique pourraient être impliqués dans le contrôle de la croissance.

Nos résultats montrent que le contrôle génétique de la ramification épicromique est modéré et que l'effet de l'environnement intervient surtout dans le devenir des bourgeons latents en interaction avec l'effet génétique. Comme le génome du chêne a été séquencé récemment, des analyses bio-informatiques sont en cours pour tester si des gènes candidats liés aux phytohormones interviendraient sur les mécanismes génétiques dans ces régions génomiques identifiées comme liées aux traits de la ramification du chêne.