



HAL
open science

Étude du déterminisme et de l'architecture génétique de la réponse au stress hydrique de l'Eucalyptus par l'analyse des micro-fluctuations du rayon du tronc

Marc-Antoine Villechanoux

► To cite this version:

Marc-Antoine Villechanoux. Étude du déterminisme et de l'architecture génétique de la réponse au stress hydrique de l'Eucalyptus par l'analyse des micro-fluctuations du rayon du tronc. Sciences du Vivant [q-bio]. 2021. dumas-03522915

HAL Id: dumas-03522915

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-03522915>

Submitted on 12 Jan 2022

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.

AGROCAMPUS OUEST

CFR Angers CFR Rennes

<p>Année universitaire : 2020 - 2021.</p> <p>Spécialité : Horticulture</p> <p>Spécialisation (et option éventuelle) : Science et Ingénierie du Végétal, option Génétique et Amélioration des Plantes</p>	<p>Mémoire de fin d'études</p> <p><input checked="" type="checkbox"/> d'ingénieur d'AGROCAMPUS OUEST (École nationale supérieure des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage), école interne de L'institut Agro (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)</p> <p><input type="checkbox"/> de master d'AGROCAMPUS OUEST (École nationale supérieure des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage), école interne de L'institut Agro (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)</p> <p><input type="checkbox"/> de Montpellier SupAgro (étudiant arrivé en M2)</p> <p><input type="checkbox"/> d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)</p>
--	--

Etude du déterminisme et de l'architecture génétique de la réponse au stress hydrique de l'*Eucalyptus* par l'analyse des micro-fluctuations du rayon du tronc.

Par : Marc-Antoine VILLECHANOUX

Soutenu à Rennes le 15/09/2021

Devant le jury composé de :

Président : A. Laperche

Maître de stage : J-M Gion, A Bosc

Enseignant référent : C. Bissuel

Autres membres du jury (Nom, Qualité) :

M. Manzanares-Dauleux (Examinatrice)

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST

Ce document est soumis aux conditions d'utilisation
«Paternité-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France»
disponible en ligne <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.fr>



Sommaire

Abréviations.....	3
Introduction.....	5
Matériel et méthode	13
A. Présentation des deux dispositifs	13
B. Traitement des données climatiques	13
C. Traitement des données micro-dendrométriques et choix des variables phénotypiques à étudier.....	15
D. Analyse des données	17
1) Description des traits et valeurs clonales (dispositif portugais)	17
2) Etude des héritabilités journalières	17
3) Normes de réaction	17
4) Recherche QTL (dispositif congolais).....	19
Résultat	23
A. Description des données.....	23
1) Caractérisation des variables climatiques	23
2) Caractérisation des valeurs phénotypiques	23
3) Normes de réaction	31
B. Dispositif portugais : héritabilité et valeurs clonales	33
1) Analyse de variance et héritabilité au sens large (H^2)	33
2) Description des valeurs clonales.....	35
3) Etude des IGE	37
4) Corrélation des valeurs clonales entre traits de micro-fluctuations et traits classiques	39
C. Dispositif congolais.....	41
1) Héritabilité au sens strict (h^2_{ss})	41
2) Analyse QTL (dispositif congolais).....	43
Discussion.....	47
1) Choix des traits de micro-fluctuations au regard des résultats obtenus.....	47
2) Déterminisme génétique	49
3) Etude des IGE	51
4) Corrélations traits classiques « intégrateurs » / traits de micro-fluctuations	53
5) Architecture génétique des traits de micro-fluctuations	53
Conclusion	55
Bibliographie	57
Annexe	61

Abréviations

AIC : critère d'information d'Akaike

BIC : critère d'information bayésien

DS/RS : saison sèche (« dry season »)/ saison humide (« wet season ») (dispositif congolais)

E/NE : saison estivale/saison non estivale (dispositif portugais)

ETP : Evapo-transpiration potentielle (mm/unité de temps)

I/NI : Irrigué/non irrigué

IGE : interaction génotype × environnement

QTL : Quantitative trait loci (locus d'un trait quantitatif)

Ψ_{sol} : Potentiel hydrique du sol (en kPa)

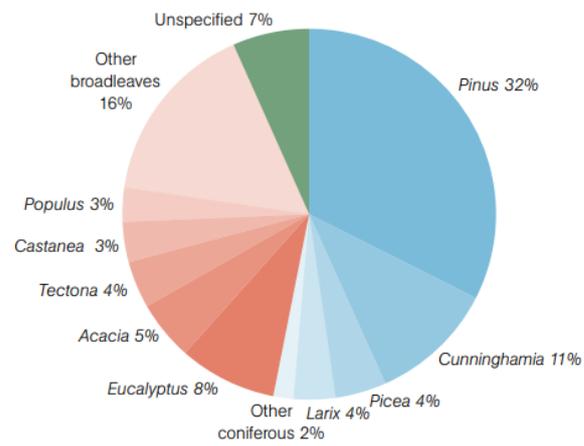


Figure 1 : Répartition des genres plantés en 2005 en vue d'une production de bois (FAO 2007) – (Ces chiffres concernent les « forêts plantées productives » par rapport à la classification FAO).

Introduction

Le projet H2020 "B4EST" (N° 773383) se donne pour objectif d'augmenter la résilience des forêts dans des conditions climatiques plus contraignantes. Pour atteindre cet objectif, une partie importante des travaux vise à étudier des interactions génotype × environnement (IGE), en caractérisant notamment les normes de réaction. Au total, 8 espèces d'intérêts économique, environnemental et sociétal majeurs sont étudiées dans ce projet : *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Pinus pinaster*, *Pouulus nigra*, *Pseudotsuga menziesii*, *Pinus pinea*, *Fraxinus excelsior* et l'*Eucalyptus sp.* Pour ce dernier genre, deux objectifs ont été définis : améliorer notre compréhension sur la tolérance face au froid et au stress hydrique, et proposer de nouveaux outils de sélection adaptés à ce contexte (projet B4EST).

Les caractères cibles des programmes d'amélioration génétique des arbres forestiers sont, en général, les caractères de croissance de l'arbre (hauteur, diamètre, et volume du fut). Cependant, les contraintes majeures liées à ces traits quantitatifs sont les faibles corrélations juvénile-adultes. C'est-à-dire que le classement des individus varie particulièrement au cours du premier tiers de la rotation. C'est pour cela que la sélection des essences forestières, y compris pour l'eucalyptus a lieu au tiers de la rotation seulement (15 ans pour le pin maritime, 5 ans pour le peuplier ou encore 3 ans pour l'eucalyptus (Gion 2018)). Dans ce contexte, l'utilisation de données temporelles et /ou longitudinales, à haute résolution, devient primordiale pour appréhender ces IGE.

Contexte socio-économique des eucalyptus

L'*Eucalyptus* est le genre le plus planté au monde parmi les feuillus (25 millions d'ha) et la troisième production forestière derrière le genre *Pinus* et *Cunninghamia* (Araucaria de Chine) et devant le genre *acacia* (Figure 1) (Bouvet 2013). Le genre *Eucalyptus* constitue l'essence forestière la plus productive en terme de production de bois par hectare et par an (FAO, UNEP 2020) : son accroissement annuel moyen est compris entre 8,7 et 70 m³/ha/an au maximum selon les zones géographiques et selon les espèces. A titre de comparaison, l'accroissement annuel moyen pour le pin maritime en Europe, serait au maximum de 14 m³/ha/an (FAO 2006) et celui des forêts naturelles/semi-naturelles, de 4 m³/ha/an (Libby, Palmberg-Lerche 2002). En effet, une croissance rapide et continue explique cette productivité chez l'eucalyptus, avec une durée de rotation de 7 à 10 ans en plantations industrielles.

Le bois d'eucalyptus est utilisé majoritairement comme bois d'énergie, bois de trituration (pâtes à papier, panneaux), poteaux et dans certains cas en tant que bois d'œuvre. Les premières introductions d'eucalyptus ont consisté à prendre quelques graines sur des arbres de différentes espèces dans les zones d'origine (Australie, Tasmanie, Nouvelle-Guinée, Indonésie) et d'évaluer ces provenances dans les zones d'introduction (Gion 2018 ; Martin 1987). L'engouement pour les plantations d'eucalyptus dans le monde a démarré dans les années 50/60. Dans les années 60/70, la maîtrise du bouturage et la pollinisation croisée ont permis le développement de sa production et des programmes d'amélioration souvent basés sur la création d'hybrides interspécifiques (ex : *E. urophylla* × *E. grandis*) déployé ensuite sous forme de clones ou la sélection de clones directement (ex : *E. globulus*). Les hybrides interspécifiques permettent de combiner des caractéristiques différentes et de gagner en productivité (hétérosis). Au Brésil, par exemple, la productivité des plantations d'eucalyptus a doublé depuis les années 70 grâce au déploiement d'hybrides en passant de 13 à 40 m³/ha/an (FAO, UNEP 2020 ; Gonçalves et al. 2013). Nous pouvons aussi donner l'exemple du 'Gundal' qui est un croisement entre *E. gunnii* et *E. dalrympleana* permettant de combiner une meilleure tolérance au froid pour *E. gunnii* et une rapidité de croissance pour *E. dalrympleana* (Melun, FCBA 2011). Aussi, *E. urophylla* est une espèce très utilisée en croisement avec *E. grandis* ou encore *E. camaldulensis* car elle présente une bonne adaptation vis-à-vis des conditions tropicales (Gion 2018).

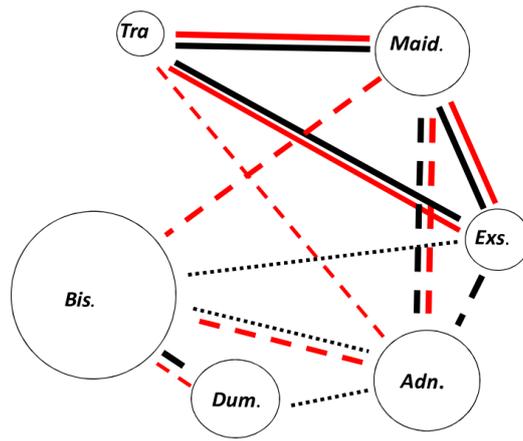


Figure 2 : Hybridations naturelles (en noire) et artificielles (en rouge) possibles entre les principales sections du sous genre *Symphyomyrtus* (Tra : *Transversaria*, Maid : *Maidenaria*, Exs : *Exsertaria*, Adn : *Adnataria*, Dum : *Dumaria*, Bis : *Bisectaria*) (Vignerot, Bouvet 1997)

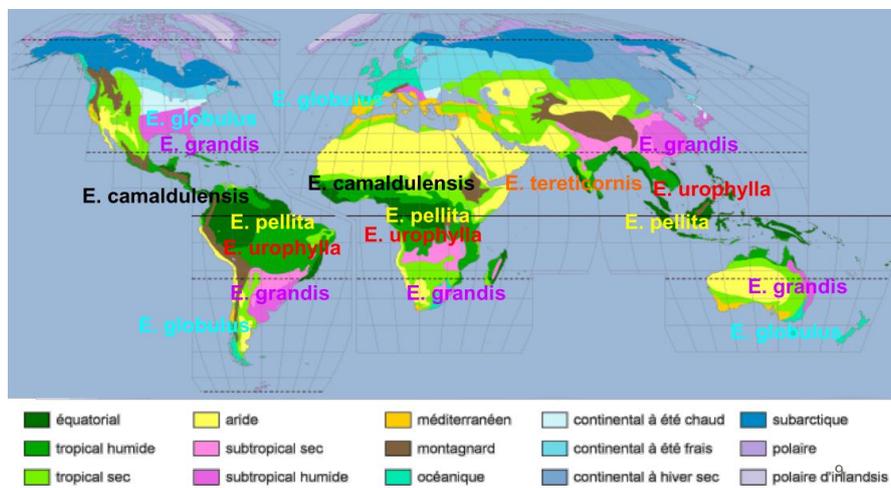


Figure 3 : Répartition des principales espèces d'eucalyptus cultivées dans le monde selon différent climat (Bouvet 2013)

Quelques généralités sur les eucalyptus

Le genre *Eucalyptus* (ordre : *Myrtales* – famille : *Myrtaceae* - tribu : *Eucalypteae*) regroupe environ 700 espèces, et se subdivise en dix sous-genres dont le sous-genre *Symphyomyrtus* est le plus important avec 550 espèces (Vigneron, Bouvet 1997). Le sous-genre *Symphyomyrtus* se subdivise en 8 sections (variables selon les auteurs) dont les trois principales sont : *Transversaria*, *Exsertaria*, *Maidenaria* (Gion 2018). Les croisements possibles entre les différentes sections ont été décrits par Vigneron et Bouvet (1997) (Figure 2). Les trois espèces étudiées dans ce rapport sont *E. globulus*, *E. urophylla* et *E. grandis*. *E. globulus* appartient à la section *Maidenaria* tandis qu'*E. urophylla* et *E. grandis* appartient à la section *Latoangulatae* (*Transversaria*). Les eucalyptus, comme la plupart des espèces forestières, sont allogames préférentielles. La dépression de consanguinité est très forte avec l'obtention d'individus nains et des baisses de production de 60%, ce qui est courant chez les allogames pérennes (Martin 1987). Les feuilles présentent une hétérophyllie et peuvent être très caractéristiques d'une espèce pendant la phase juvénile (Wiltshire et al. 2007).

Le genre *Eucalyptus* est présent sur une large de gamme de conditions environnementales allant de sols volcaniques riches à des sols sableux profonds, et du niveau de la mer à 3000 mètres d'altitude (Grattapaglia et al. 2012 ; Mandrou 2010) (Figure 3). Les eucalyptus présentent des caractéristiques très intéressantes en sylviculture : une croissance rapide et continue (pas de phase de dormance des apex caulinaires), une bonne aptitude au bouturage (Gion 2018), une exploration racinaire profonde et très rapide (jusqu'à 16 mètres en 3 ans et demi (Christina et al. 2011)) lui permettant de croître là où d'autres espèces sont incapables d'explorer suffisamment de sol pour faire face au stress hydrique, une faible allocation de biomasse dans le houppier, une compétitivité vis-à-vis des autres espèces indirectement par l'eau et les éléments minéraux mais aussi par des effets allopathiques (composés phénoliques des feuilles) (Bouvet 2013).

Génétique, génome et programme d'amélioration de l'eucalyptus

Les espèces du genre *Eucalyptus* possèdent en grande majorité 11 paires de chromosomes ($2n=2x=22$) (Grattapaglia et al. 2012). Le génome de référence de l'eucalyptus a été publié en 2014 (Myburg et al. 2014), pour l'espèce *E. grandis*. Il s'agit de la deuxième essence forestière à avoir été séquencée derrière le peuplier en 2006. La taille du génome de référence est de 640 Mb. Plus récemment une puce SNP 72K a été développée lors de l'ESAI (Eucalyptus SNP Array Initiative), consortium de 17 partenaires publics et privés (IUFRO 2019).

Le principal objectif des programmes d'amélioration génétique chez l'eucalyptus est, en général, la productivité (m^3 de bois/ha/an). Les autres objectifs d'amélioration sont les traits d'intérêts commerciaux et la tolérance/résistance face aux facteurs biotiques et abiotiques. Pour les traits d'intérêts commerciaux, il y a des propriétés mécaniques (densité, retrait au séchage, module d'élasticité, ...), des propriétés chimiques (teneur en cellulose/lignine, ...), des propriétés anatomiques (types de fibre, ...). Ces critères de qualité du bois sont pleinement dépendants de la destination finale du produit. Pour les tolérances aux stress abiotiques, on a principalement la résistance au stress hydrique, aspect sur lequel porte le stage, mais aussi la résistance au froid. Concernant les stress biotiques, on peut donner l'exemple de *Gonipterus scutellatus*, ou encore *Ctenarytaina eucalypti* et *C. spatulata* (provoquant des décolorations/déformations du feuillage, voire un dépérissement des jeunes pousses) (Brennan et al. 2001).

Les enjeux liés aux IGE et à l'adaptation locale

Aujourd'hui, la prise en compte des IGE au sens large devient une préoccupation majeure pour le développement de la culture dans des contextes climatiques plus contraints. Par exemple, la société portugaise Altri, partenaire privée dans le cadre de ce stage, possède des plantations d'eucalyptus à travers tout le Portugal. La pression foncière et les politiques forestières obligent aujourd'hui Altri à déployer ses variétés dans des zones moins favorables, où le stress hydrique peut être une contrainte majeure. Ainsi, quatre zones géographiques au Portugal ont été définies par Altri selon un gradient de température (par rapport au froid) et un gradient d'aridité.

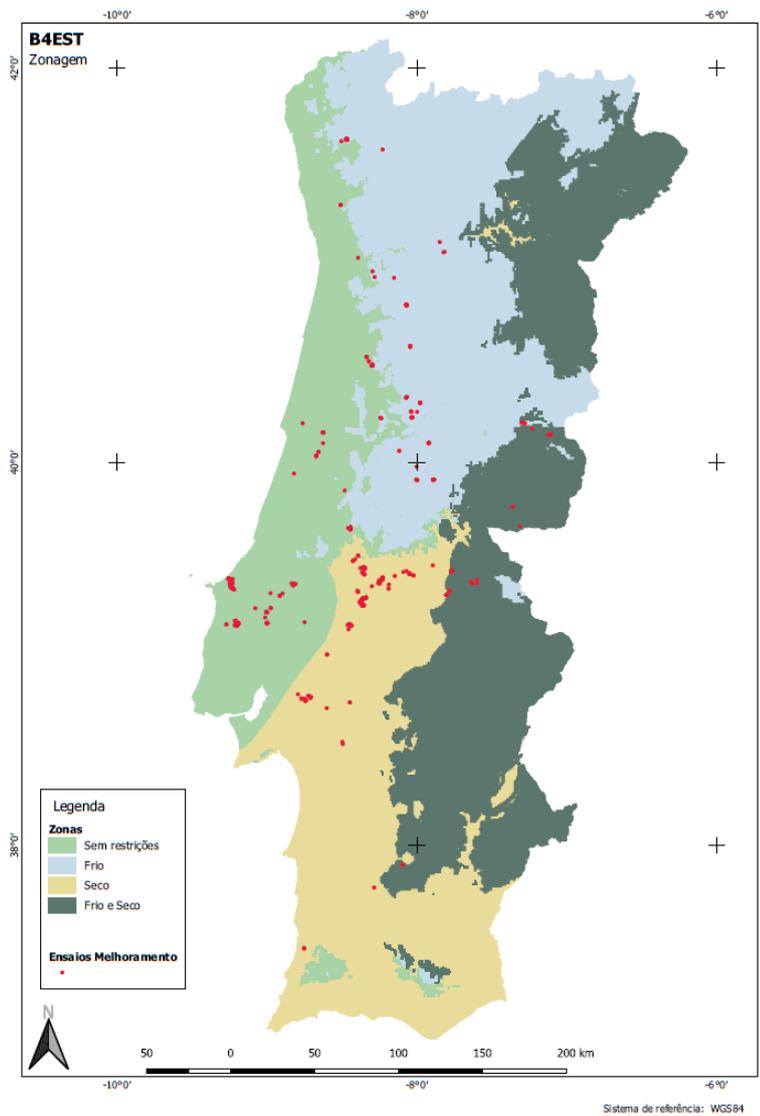


Figure 4 : Division en 4 zones climatiques du Portugal pour le choix des clones à planter (source : Altri)

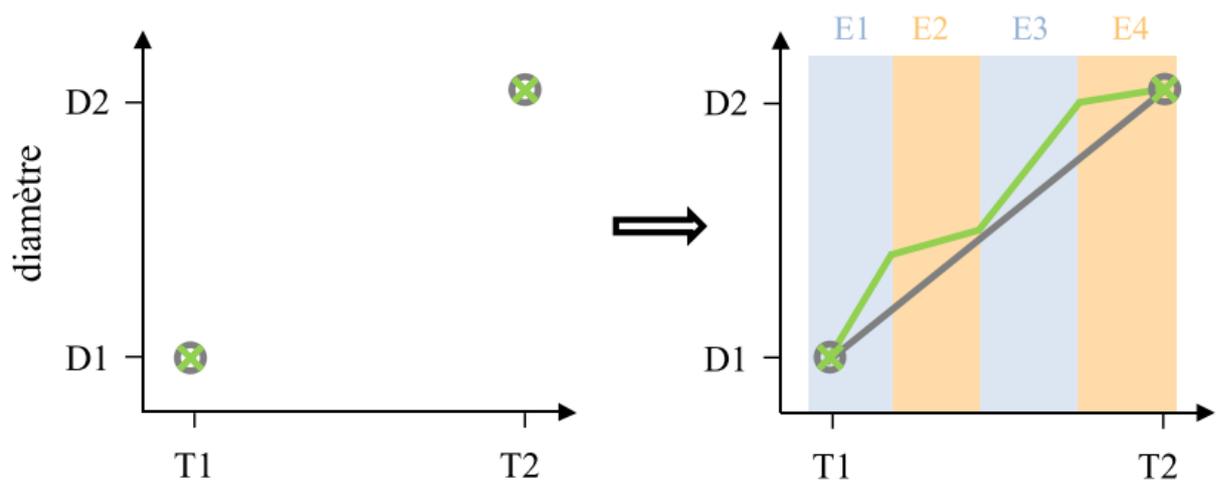


Figure 5 : Représentation montrant l'intérêt de la mesure d'un trait en temps continu par rapport à un pas de temps long pour notamment l'évaluation des IGE (Bartholomé 2014).

En fonction de ces zones géographiques, des clones *E. globulus* pourraient être plus adaptés que d'autres (Figure 4). Ces éléments expliquent l'intérêt d'Altri à mieux caractériser la réponse de leurs ressources génétiques d'eucalyptus à la contrainte hydrique et la tolérance au froid.

L'adaptation locale des arbres forestiers à un environnement variable et plus contraignant va dépendre de leur plasticité phénotypique, i.e. leur capacité à modifier leur phénotype en fonction de l'environnement. Cette plasticité phénotypique a deux composantes : l'une purement environnementale (E) et l'autre sous déterminisme génétique (IGE). La plasticité phénotypique peut aussi varier au cours de la vie de l'arbre et/ou entre les générations. Pour des espèces pérennes à longue durée de rotation comme les arbres, étudier l'évolution de la plasticité phénotypique dans le temps semble pertinent pour préciser les déterminants génétiques sous-jacents. En effet, pour ce type d'approche, l'objectif est de dresser une trajectoire de croissance et non plus d'avoir deux points qui intègrent une multitude de facteurs qui ont influencé la plante au cours du temps et dont on ne peut discerner les effets de chacun (Figure 5). Pour ce faire, cela nécessite un suivi en continu de la réponse de l'arbre à l'environnement. Étudier la plasticité phénotypique à un pas de temps court sur un grand nombre d'individus simultanément (approche génétique) suppose un dispositif relativement bon marché par arbre, entièrement automatisable, et suffisamment informatif pour étudier à la fois le fonctionnement hydrique de l'arbre (approche écophysiological) et comparer les individus (approche génétique).

Le signal micro-dendrométrique

Pour étudier le fonctionnement hydrique de la plante au sens large, il existe une multitude de mesures possibles en lien avec le fonctionnement hydrique : la mesure de potentiel (chambre de Scholander), la mesure de conductance stomatique (poromètre) (Loustau et al. 1998), la mesure des micro-fluctuations du rayon (micro-dendromètres) ou encore des mesures plus indirectes, la teneur en eau du sol par masse dans des dispositifs spécifiques ou par des sondes de teneur en eau du sol. Ces différents appareils n'apportent évidemment pas la même information, leur coût de mise en place n'est pas le même et enfin la durée et la fréquence des mesures sont différentes. L'expérience des écophysiologicalistes dans le matériel de mesure des micro-fluctuations du rayon en temps quasi-continu permet maintenant de les mesurer sur plusieurs centaines d'arbres à des coûts abordables. Les dispositifs étudiés pendant ce stage ont donc été mis en place avec des micro-dendromètres pour caractériser la plasticité phénotypique face à la contrainte hydrique (avec d'autres mesures en parallèle bien sûr).

Le signal micro-dendrométrique correspond à la mesure du rayon (ou du diamètre) du tronc avec une précision de l'ordre du micromètre (Figure 6). A long terme, cette mesure nous donne la même information que des mesures classiques au mètre ruban (par exemple) mais avec une précision supérieure. Cependant, à court terme, on peut observer la contraction des tissus périphériques du tronc (principalement le cortex) au cours d'une journée correspondant à un stockage/déstockage d'eau dans ces tissus. Ce stockage/déstockage est en lien avec le fonctionnement hydrique de la plante : au lever du soleil, les stomates s'ouvrent, la plante commence à transpirer, le potentiel hydrique foliaire chute (potentiel de base) ce qui entraîne un flux d'eau dans la plante selon le gradient de potentiel entre le sol et l'atmosphère. Selon la demande évaporative d'un côté et la disponibilité en eau de l'autre, ce flux va augmenter jusqu'après le midi solaire puis rediminuer progressivement jusqu'à ce que les potentiels entre la plante et le sol se rééquilibrent pendant la nuit (si le sol le permet). Ces flux hydrauliques s'inscrivent dans ce qu'on appelle le continuum sol-plante-atmosphère (Raven et al. 2008). Ce flux d'eau passe principalement par le xylème mais n'est pas complètement en « flux tendu ». Les approches considérant la plante comme une résistance (modèle résistif - (van den Honert 1948)) ne sont pas suffisantes pour expliquer les flux d'eau dans la plante. L'ensemble des tissus de la plante dont les parois ne sont pas lignifiées entre-autre, ont la capacité de s'allonger et de se rétrécir selon leur teneur en eau. Ainsi, l'ensemble de ces tissus vont avoir tendance à tamponner ou du moins être dépendant des variations du flux xylémien d'où les analogies électriques employées pour parler de ces tissus (notion de capacitance). Pour être plus précis par rapport à la notion de capacitance, on peut parler de flux de

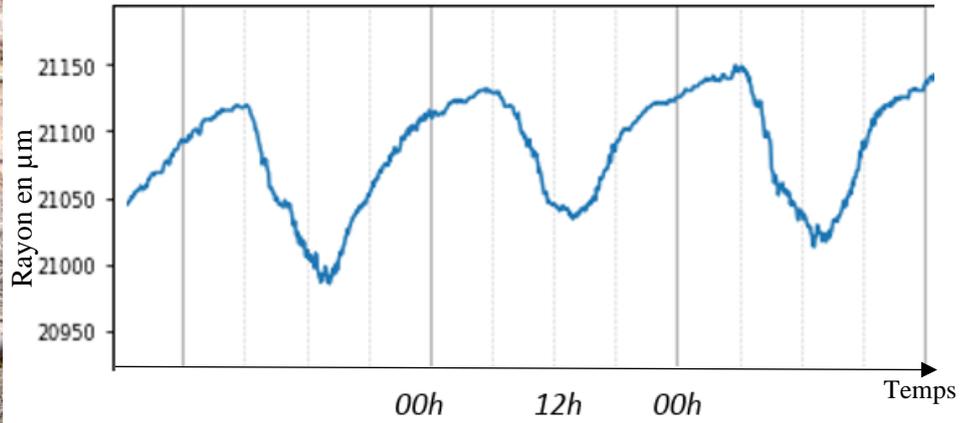


Figure 6 : Micro-dendromètre (potentiomètre linéaire) (Bartholomé 2014) (à gauche) et le signal mesuré (à droite) (graphique issu des données du stage)

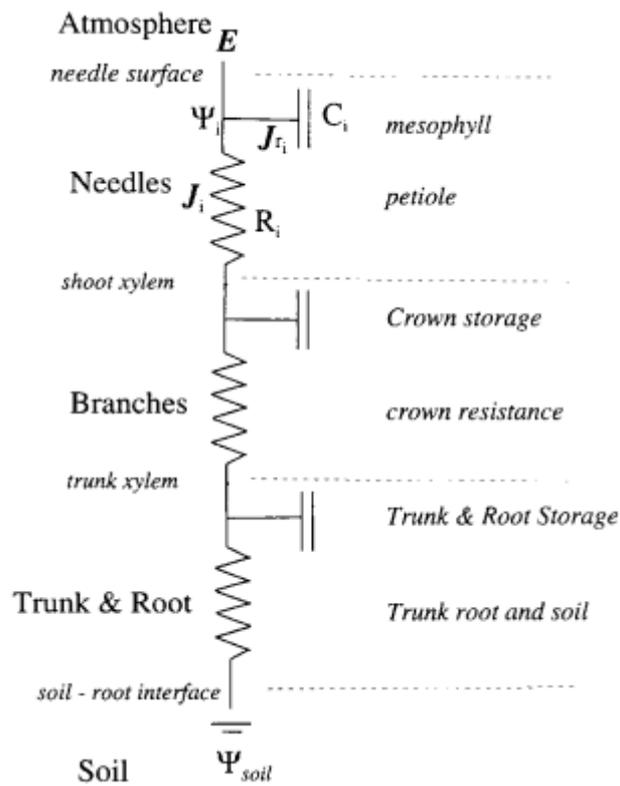


Figure 7 : Exemple de modèle employé pour modéliser les flux d'eau dans la plante (Loustau et al. 1998).

stockage/déstockage qui varient comme non pas les variations du flux xylémien mais les variations du potentiel hydrique du xylème à proximité de ces tissus (dU/dt qui devient $d\Psi/dt$ - Figure 7) (Loustau et al. 1998 ; Steppe et al. 2006a ; Zweifel et al. 2016 ; King et al. 2013). De ce fait, à un pas de temps journalier, un signal micro-dendrométrique informe localement la teneur en eau au niveau de ces tissus dont les variations correspondent principalement à la dérivée temporelle du potentiel xylémien à ce niveau-là. La régulation du flux hydrique de la plante essentiellement par le contrôle de l'ouverture stomatique à court terme, et par l'exploration racinaire à moyen terme représentent en partie sa plasticité/son adaptation face à aux contraintes abiotiques à un moment donné. Le signal micro-dendrométrique est donc en quelque sorte un trait fonctionnel de la plante quand on le regarde à court terme et un trait de croissance à moyen/long terme. On distingue, par ailleurs, le comportement isohydrique pour un individu qui régule son ouverture stomatique selon la disponibilité en eau, du comportement anisohydrique, où il n'y a pas de régulation de l'ouverture stomatique.

Exploitation du signal micro-dendrométrique en génétique

A ce jour, très peu d'études associant suivi des micro-fluctuations du rayon en continu et génétique ont eu lieu. Seules deux thèses ont effectué cette démarche sur des populations F1' de pin maritime et d'eucalyptus (Lagraulet 2015 ; Bartholomé 2014). Pour la population QTL d'eucalyptus, le croisement était *E. urophylla* x *E. grandis*, *E. urophylla* présentant un comportement anisohydrique et *E. grandis* étant isohydrique. Le traitement des données de micro-fluctuations a porté sur deux traits : la croissance journalière et l'amplitude journalière de contraction. Pour ces deux variables, des QTL d'amplitude et croissance journalière ont pu être détectés. D'autres approches ont aussi pu être effectuées : i/ étude des corrélations avec les variables environnementales : l'amplitude journalière est plus corrélée aux variables environnementales, lorsque l'échelle d'intégration est petite, que la croissance et inversement, ii/comparaison des QTL obtenus entre 2 semaines contrastées : on met en évidence des interactions QTL x environnement, iii/ comparaison avec d'autres traits classiques (micro-densitométrie et la discrimination du ^{13}C) : des colocalisations ont été trouvées témoignant d'un intérêt potentiel à sélectionner au jeune âge des traits de réponse au stress hydrique pouvant correspondre à des traits de propriétés mécaniques du bois à l'âge mature (Bartholomé 2014), iv/ évolution de l'héritabilité au sens strict : il a été montré que les héritabilités de l'amplitude et de la croissance journalière étaient variables en fonction du temps, v/ enrichissement en termes « GO » (Gene Ontology) : pour l'amplitude journalière chez le parent *E. grandis*, la division cellulaire, la réponse au stress, changement rapide des flux d'eau et ion (K^+/Ca^{2+}) sont des termes qui ressortent principalement, tandis que pour le parent *E. urophylla*, les termes majoritaires sont la croissance racinaire, la réponse à l'ABA, l'élongation cellulaire, fonction stomatique et la biosynthèse des parois cellulaires (Bartholomé et al. 2020).

Objectifs

Les résultats de ces précédents travaux montrant qu'il y a un effet génétique sur des traits de réponse journaliers de micro-fluctuations, sont encourageants pour poursuivre les recherches. Cependant, dans ces précédents travaux, seuls deux traits ont été étudiés, nous nous sommes donnés donc comme objectif premier d'approfondir l'analyse du signal avec davantage de traits mais aussi en allant étudier les normes de réaction c'est-à-dire mettre un phénotype étudié au regard d'un gradient environnemental. Ce qui n'avait pas été réalisé auparavant. Ensuite, nous avons quantifié le déterminisme génétique de ces nouveaux traits, caractérisé leur architecture génétique (analyse QTL) et identifié des interactions QTL x E.

Pour atteindre ces objectifs nous avons deux dispositifs : un dispositif clonal d'*E globulus* (30 clones répétés 5 fois) permettant d'étudier des valeurs clonales et des héritabilités au sens large ; et une population en ségrégation (240 hybrides interspécifiques entre un clone d'*E. urophylla* et *E. grandis*) nous permettant de réaliser des analyses QTL principalement.

		Dispositif congolais	Dispositif portugais
Contexte	<i>Type de population</i>	F1' <i>E. urophylla</i> (14.144) × <i>E. grandis</i> (9.21)	30 Clones : 24 clones d' <i>E. globulus</i> 6 clones d'hybrides interspécifiques
	<i>Nombre d'individus/clones total (/modalité)</i>	3000	30 clones × 5 répétitions × 2 modalités d'irrigation (I/NI) (= 300 individus)
	<i>Densité de plantation</i>	802 arbres/ha	1100 arbres/ha
	<i>Date de plantation</i>	Novembre 2010	Juillet 2018
	<i>Projet</i>	Projet FEDER Abiogen	Projet B4EST
	<i>Partenaire en charge du dispositif</i>	Centre de Recherche sur la Durabilité et la Productivité des Plantations Industrielles (CRDPI - Congo)	Société portugaise Altri Forestal
	<i>Coordonnées GPS</i>	4,75°S, 12°E	39,42° N, 8,07° O
Données de suivi classique	<i>Type de trait</i>	Hauteur, diamètre	Hauteur, diamètre, suivi sanitaire
	<i>Date de début/fin</i>	Février 2011 – Oct. 2013	Hauteur : Nov. 2018 – Mars 2021 Diamètre : Juil. 2020 – Mars 2021
	<i>Fréquence</i>	Tous les 3 mois	Mensuelle
Données sur le signal micro-dendrométrique	<i>Nombre d'individus/clones appareillés de micro-dendromètres</i>	240	30 clones × 3 répétitions × 2 modalités (I/NI) (=180 individus)
	<i>Date de début/fin</i>	21 mai 2011 - 27 janvier 2014	15 juillet 2019 - 31 mai 2021
	<i>Fréquence</i>	5 minutes	10 minutes
Données météorologiques	<i>Type de mesure</i>	Température Humidité Rayonnement global Vitesse/direction du vent Précipitation Teneur en eau du sol (sonde TDR (time domain reflectometry))	Température Humidité Rayonnement global Vitesse/direction du vent Précipitation Teneur en eau du sol (sonde TDR – marque EnviroPro)
	<i>Fréquence</i>	5 minutes	Horaire
	<i>Profondeur de mesure de la teneur en eau du sol</i>	15, 50, 100 et 200 cm (×4 répétitions)	Tous les 10 cm sur 80 cm (une sonde par modalité d'irrigation)
Données moléculaires	<i>Marqueurs</i>	Puces SNP 6K	Puce SNP 72 K
	<i>Nombre d'individus/clones génotypés appareillés</i>	210 (pour l'analyse QTL)	30 (non exploité dans le rapport)
	<i>Nombre d'individus génotypés pour la réalisation de carte génétique</i>	1025 (Bartholomé 2014)	/

Tableau 1 : Caractéristiques des deux dispositifs étudiés

Matériel et méthode

A. Présentation des deux dispositifs

Nous disposons de deux dispositifs : une population clonale d'*E. globulus* installée au Portugal et une population d'hybrides interspécifiques *E. urophylla* x *E. grandis* (population 'uro-grandis F1') plantée au Congo.

La population d'eucalyptus du Portugal totalise 30 clones composée de 24 *E. globulus* et six hybrides interspécifiques. Pour ce dispositif, retenons que nous avons 30 clones répétés 5 fois dans deux modalités d'irrigation (irriguée I et non irriguée NI). Seules 3 répétitions par modalité ont été appareillées de micro-dendromètres, soit 180 arbres au total. Les traits de croissance « classiques » (hauteur/diamètre) sont quant à eux, disponibles pour les 5 répétitions de chaque clone. En complément du tableau 1, précisons que l'irrigation est de type goutte à goutte et que les répétitions pour un même clone sont dans le même rang (tuyau d'irrigation perpendiculaire au rang). Nous disposons de deux ans de données pour ce dispositif. Ce test clonal permettra d'estimer les valeurs clones individuelles dans deux situations d'irrigation contrastées. Aussi, nous devions disposer de données d'une puce 72K dans le cadre de la thèse de Geoffrey Haristoy, mais des retards dans le génotypage ne nous ont pas laissé le temps pour exploiter ces données.

La famille hybride est issue du croisement entre la mère *E. urophylla* 14.144 et le père *E. grandis* 9.21, deux géniteurs issus du programme d'amélioration génétique au Congo, et totalise 3000 descendants plein-frères. Parmi ces descendants, 1025 ont été génotypés avec une puce 6K SNP, et ont permis la construction des cartes génétiques parentales à haute résolution (Batholomé et al. 2014). Sur les 6000 marqueurs, après suppression des marqueurs totalement liés, nous disposons de trois lots de marqueurs : i/ 1353 SNP hétérozygotes chez le parent *E. urophylla* et homozygotes chez le parent *E. grandis* et présentant une ségrégation de type 1:1, ii/ 1429 SNP homozygotes chez le parent *E. urophylla* et hétérozygotes chez le parent *E. grandis* avec une ségrégation 1:1, et iii/ 724 SNP hétérozygotes chez les deux parents avec une ségrégation de type 1:2:1. Parmi les hybrides génotypés, 210 ont été appareillés de micro-dendromètres (Figure 6). Nous avons environ 3 ans de données de micro-fluctuations pour le dispositif congolais. Là encore, les traits classiques de croissance (hauteur et diamètre) sont disponibles pour l'ensemble du dispositif. Cette population est destinée à caractériser l'architecture génétique des caractères, grâce à une recherche de QTL.

Les données ont été traitées (et analysées) par des scripts python 3, avec principalement les packages pandas (1.2.4), numpy(1.20.1) et matplotlib (3.3.4).

B. Traitement des données climatiques

Plusieurs variables climatiques étaient disponibles à la même fréquence de mesure que les données de micro-fluctuations, grâce à des stations météo proches de chacun des deux dispositifs : température, humidité de l'air, rayonnement global, humidité du sol... Pour faciliter les analyses par la suite, nous avons résumé les facteurs abiotiques en deux variables bien connues : l'évapotranspiration potentielle (ETP) caractérisant la demande en eau et le potentiel hydrique du sol (Ψ_{sol}) caractérisant la disponibilité en eau. Nous avons estimé ces deux variables à partir des formules suivantes :

$$- \quad ETP_{horaire} = \frac{0.408\Delta(Rn-G) + \frac{37}{T+273.15}W \times DPV}{\Delta\gamma(1+0.34W)} \quad \text{Equation FAO56-PM (Allan et al. 1998)}$$

avec W , la vitesse du vent (m/s), T , la température horaire en °C, $\Delta = \frac{4098e_s}{(T+273.15)^2}$, γ , la constante psychométrique (0.065 kPa/°C), Rn , le rayonnement net tel que $Rn = RG - Rr - Rb$, G le flux de chaleur en surface ($MJ.m^{-2}.h^{-1}$) tel que $G = Rn(0.5 - 0.4N)$, DPV , le déficit de pression de vapeur (kPa) tel que $DPV = (1 - RH)e_s$; et $e_s = 0.611e^{\frac{17.27T}{273.15+T}}$,

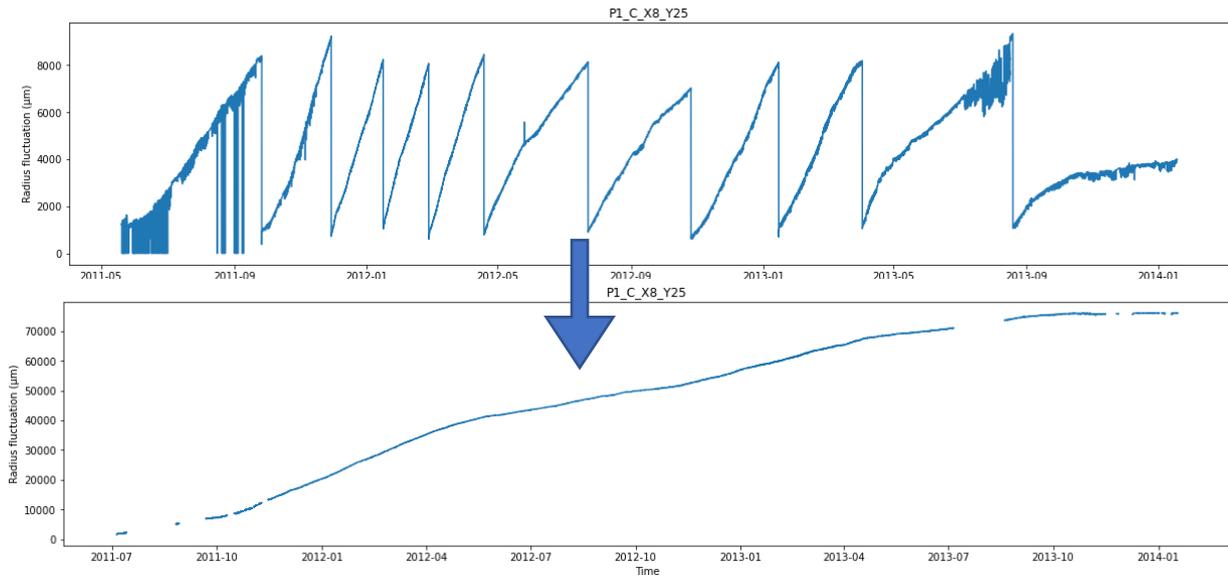


Figure 8 : Traitement automatique du signal micro-dendrométrique (exemple pour un arbre sur le dispositif congolais).
Les sauts correspondent à une remise à zéro puisque le capteur n'a une course que d'1 cm

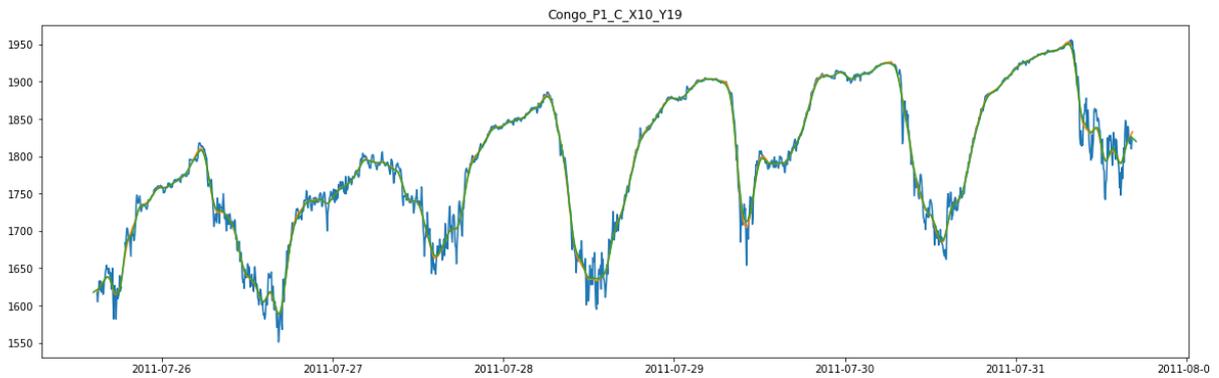


Figure 9 : Exemple de lissage du signal sur données relativement bruitées. En bleu, le signal brut, et en vert et orange (dessous la courbe verte) deux types de lissage testés (Le lissage orange est celui qui a été conservé)

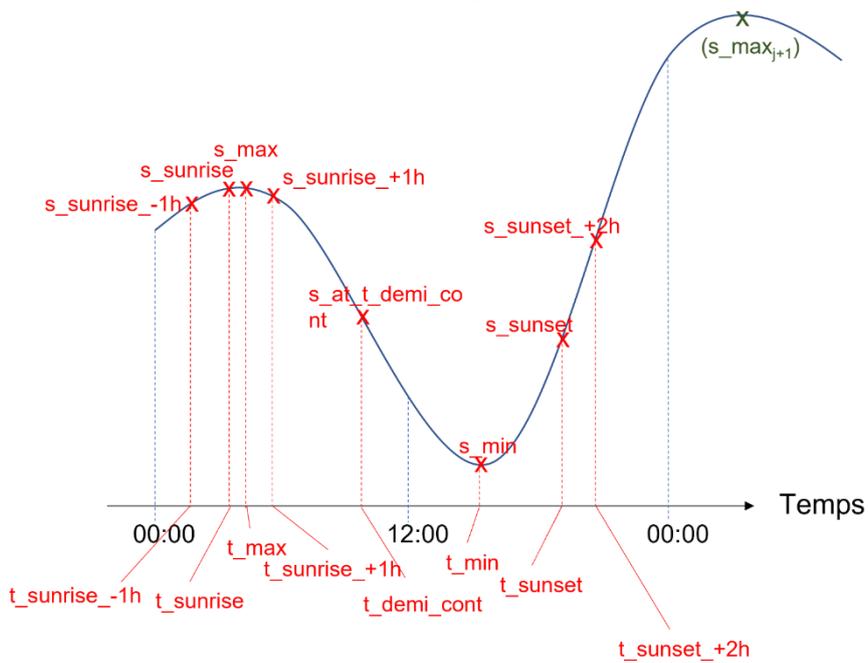


Figure 10 : Paramètres de base extraits du signal

RG , le rayonnement global ($MJ.m^{-2}.h^{-1}$), Rr , le rayon réfléchi ($MJ.m^{-2}.h^{-1}$), Rb , le rayon émis ($MJ.m^{-2}.h^{-1}$) et N , l'exposition au soleil au niveau horaire (variable binaire $[0,1]$).

$$\Psi_{sol} = \frac{1}{\alpha} \left[\left(\frac{\theta - \theta_r}{\theta_s - \theta_r} \right)^{\frac{-1}{m}} - 1 \right]^{1-m} \quad \text{Equation de Van Genuchten (1980) (Guber et al. 2010).}$$

Avec θ , la teneur en eau mesurée, θ_s , la teneur en eau à saturation, estimée lors d'un important épisode pluvieux à partir des données, et θ_r , la teneur en eau résiduelle que l'on a posée comme étant égale à la teneur en eau minimale en période de stress hydrique. Pour le paramètre, nous avons pris $m = 0.6$ (Hodnett, Tomasella 2002) pour le dispositif congolais étant donnée texture sableuse ($>80\%$), et pour le dispositif portugais, $m = 0.254$ pour les 20 premiers cm du sol et 0.346, au-delà (Tóth et al. 2015).

Notons que nous ne prétendons pas accéder à la vraie valeur d'ETP et de Ψ_{sol} . Nous sommes dans une démarche comparative entre individus et il nous faut représenter la contrainte hydrique avec un gradient entre disponibilité et demande suffisamment cohérent. Remarquons aussi qu'il est difficile de faire un bilan hydrique du sol exploré par les racines de l'Eucalyptus, étant donné i) que nous sommes incapables de connaître la profondeur de sol explorée par les racines sachant qu'elles peuvent descendre à plusieurs dizaines de mètres, ii) que la texture du sol est très hétérogène pour le Portugal et qu'elle est très sableuse pour le Congo, iii) et que nous sommes aussi incapables sur ces dispositifs « génétiques » de définir un coefficient cultural approprié.

C. Traitement des données micro-dendrométriques et choix des variables phénotypiques à étudier

Une fois les données des différentes stations d'acquisition agglomérées (enregistrement mensuel des données), les bruits du signal ont été retirés par des scripts automatiques (Figure 8) puis par un contrôle manuel (10 jours par 10 jours) de l'ensemble des données. Un lissage du signal a ensuite été effectué afin de limiter les bruits sur les valeurs extraites en un point précis (Figure 9). Enfin, une quinzaine de paramètres caractéristiques du signal ont été extraits par jour pour pouvoir calculer des traits représentatifs de ce signal (Figure 10).

A partir des différents paramètres que nous avons extraits sur le signal, nous avons calculé différentes variables qui sont donc des traits à l'échelle journalière, en lien avec la croissance radiale ainsi qu'avec les propriétés hydrauliques de l'arbre. La description, la formule et les hypothèses sous-jacentes pour ces traits sont données dans le tableau 2. Nous avons donc un découpage plus important de la phase de contraction que la phase de « remplissage » des tissus (Figure 11). Nous avons mis une « * » pour dire que DG, « daily growth » est un terme un peu abusif pour désigner la croissance en rayon puisque ce trait peut être négatif. Nous avons donc rajouté un trait DG2 qui est égal à DG lorsque DG supérieur sinon 0. Nous avons conservé DG* car il représente tout de même un état de gonflement/contraction entre deux journées. Par ailleurs, nous distinguons dans ce rapport de stage les traits classiques (hauteur, diamètre) des traits de micro-fluctuations ici présents. Nous regroupons aussi parfois les traits DC, Scont, DdemiC et Sdemi_cont, sous le nom de « traits de contraction » et les traits deltaT_min, deltaT_start, deltaT_cont sous le nom de « traits de temporalité ».

Le manque de temps nous a empêché d'aller sur des approches inter-journalières, mais nous avons tout de même testé de faire des moyennes et des écart-types sur fenêtre glissante du trait DC pour l'analyse QTL. Ces traits sont « DC_rolling_mean », « DC_rolling_mean_m » et « DC_rolling_std » (« rolling » pour fenêtre glissante – tableau 3).

Tableau 2 : Description et calcul de traits journaliers de micro-fluctuations

Abréviations	Nom complet	Unité	Formule (s : signal, t : temps)	Hypothèse sous-jacente/objectif
DG*	« Daily growth (1) » Différence en deux max consécutifs	µm	$S_{maxj+1} - S_{maxj}$ j : jour	Correspond à la croissance secondaire du rayon lorsque positif et relate d'un remplissage des tissus inférieur au jour précédent lorsque négatif
DG2	« Daily growth 2 » Croissance en rayon (Croissance secondaire du tronc)	µm	$\begin{cases} DG * si DG^* > 0 \\ sinon 0 \end{cases}$	Correspond à la croissance secondaire du rayon
DC	« Daily contraction » Contraction journalière (des tissus)	µm	$S_{min} - S_{max}$	Représente une perte en eau journalière
Scont	Pente de contraction	µm/min	$\frac{DC}{\Delta T_{min}}$	Chute de potentiel hydrique au niveau du xylème à proximité
DdemiC	Contraction à la moitié du temps de contraction	µm	$S_{demi_cont} - S_{max}$	(En complément de DC et Scont, à un temps intermédiaire)
S_demi_cont (S_demiC)	Pente à la demi-contraction	µm/min	$\frac{2 \times DdemiC}{\Delta T_{cont}}$	
Acont	Ratio de contraction (accélération)	s.u.	$\frac{Scont}{S_{demi_cont}}$	« Force de contraction » puisqu'une accélération est homogène à une force en mécanique
Ssunset	Pente au coucher du soleil	µm/min	$\frac{S_{sunset+2h} - S_{sunset}}{t_{sunset+2h} - t_{sunset}}$	Une vitesse de remplissage
Ssunrise	Pente au lever du soleil	µm/min	$\frac{S_{sunrise+1h} - S_{sunrise-1h}}{t_{sunrise+1h} - t_{sunrise-1h}}$	Une vitesse d'ouverture stomatique
deltaT_cont	Temps de contraction	min	$t_{min} - t_{max}$	Représente le déphasage du signal et donc indirectement les capacités (et résistances) des autres parties de l'arbre, en particulier la partie aérienne
deltaT_min	Moment du minimum	min	$t_{min} - 00h00_j$	
deltaT_start	Délai entre le maximum et le lever du soleil	min	$t_{max} - t_{sunrise}$	
FL	Déficit de remplissage	µm	$\begin{cases} S_{max} - S_{max} \\ si S_{max} > S_{max} \\ sinon 0 \end{cases}$ Avec S_{max} le maximum atteint au préalable par le signal depuis le début du jeu de données	Représente le niveau de « stress hydrique de l'arbre ». Il ne se recharge plus

Tableau 3 : Description et calcul des traits calculés au moyen d'une fenêtre glissante

Abréviations	Synonymes	Unité	Fenêtre	Fonction	Hypothèse sous-jacente/objectif
DC_rolling_mean	DC_moyenne(7 jours)	µm	7 jours	Moyenne	Eviter les bruits et capter les grandes tendances
DC_rolling_mean_m	DC_moyenne(1 mois)	µm	31 jours	Moyenne	
DC_rolling_std	DC_écart-type(21 jours)	µm	21 jours	Ecart_Type	Etudier la variabilité de réponse en particulier dans les périodes aux conditions climatiques variables

D. Analyse des données

1) Description des traits et valeurs clonales (dispositif portugais)

Pour tester l'effet de la saison sur les traits ou les valeurs clonales, nous avons réalisé une ANOVA (package statsmodels 0.12.2) lorsque les postulats de normalité et d'hétéroscédasticité étaient validés, une Welch ANOVA en cas d'hétéroscédasticité mais de normalité, et un test de Kruskal-Wallis quand aucun des postulats n'était validé (package pingouin 0.3.12). Pour les tests de comparaisons multiples, nous avons réalisé un test de Tukey ou un test de Games-Howell en cas d'hétéroscédasticité (package pingouin). Pour comparer l'effet du bloc, nous avons réalisé un test de student (package statsmodels).

Pour décrire la proximité des individus entre une multitude de variables, nous avons effectué des ACP (package FactoMineR 2.4 et factoextra 1.0.7) et des dendrogrammes (package scipy 1.6.2).

2) Etude des héritabilités journalières

a) *Héritabilité au sens large (dispositif portugais)*

Pour estimer la part de la variance génétique dans la variance totale, nous avons effectué une analyse de variance à deux facteurs avec interaction sur toutes les journées. Un modèle intégrant le temps aurait été relativement complexe avec beaucoup de terme d'interaction et nécessite de fait des ordinateurs ayant la capacité de traiter des jeux de données aussi grands. Par ailleurs, comme nous avons un jeu de données potentiellement non-équilibré sur certaine journée, nous avons réglé les « contrastes » sur « somme » afin de faire une ANOVA de type 3 (package statsmodels).

A partir du modèle appliqué par jour, nous pouvons déterminer une héritabilité au sens large journalière. Nous avons deux environnements donc nous avons utilisé l'équation suivante : $H^2 = \frac{\sigma^2_c}{\sigma^2_c + \sigma^2_{C \times I} + \sigma^2_e}$ (Muranty et al. 1996). Comme nous sommes sur un modèle avec des contrastes spécifiques, nous n'avons pas pu réaliser de modèle aléatoire directement pour extraire les variances dans R. Nous avons donc calculé les termes de variance à partir d'un modèle fixe, avec les formules suivantes : $\sigma^2_e = CM_e$; $\sigma^2_{C \times I} = \frac{CM_{C \times I} - CM_e}{n}$; $\sigma^2_c = \frac{CM_c - CM_{C \times I}}{n \times R}$ avec n le nombre moyen de répétitions par clone et par bloc et R le nombre de modalité d'irrigation soit 2. (On retrouve les valeurs d'un modèle aléatoire lorsque que la journée testée présente un jeu de données équilibré. Ce qui confirme les formules.)

b) *Héritabilité au sens strict (dispositif congolais)*

Nous avons estimé la matrice d'apparentement ainsi que les valeurs génétiques additives à partir des fonctions A.mat et kin.blup du package rrBLUP (4.6.1). La matrice d'apparentement permet en effet d'accéder à la covariance entre les individus et d'en déduire une valeur additive. L'héritabilité au sens strict a ensuite été estimée à partir de l'équation suivante :

$$h^2_{ss} = \frac{\sigma_g^2(1+f)}{\sigma_g^2(1+f) + \sigma_e^2} \quad \text{avec } f \text{ le coefficient moyen de consanguinité (Endelman, Jannink 2012).}$$

Les marqueurs utilisés pour la matrice d'apparentement sont les jeux de marqueurs 1:1 pour les deux parents. Nous avons aussi estimé une matrice d'apparentement à partir des deux jeux de marqueurs afin d'avoir un apparentement moyen.

3) Normes de réaction

Pour étudier l'effet des variables climatiques sur un trait observé (normes de réaction), nous avons dans un premier temps réalisé des modèles linéaires à une variable explicative et une constante pour visualiser et caractériser facilement les tendances. Les variables explicatives sont l'ETP, le Ψ_{sol} et le temps. Nous avons déjà justifié le choix des deux premières variables précédemment, nous ne reviendrons pas dessus. En revanche pour le temps, on admet que la structure/la morphologie de l'arbre évolue au cours du temps (nous avons observé qu'il y a un

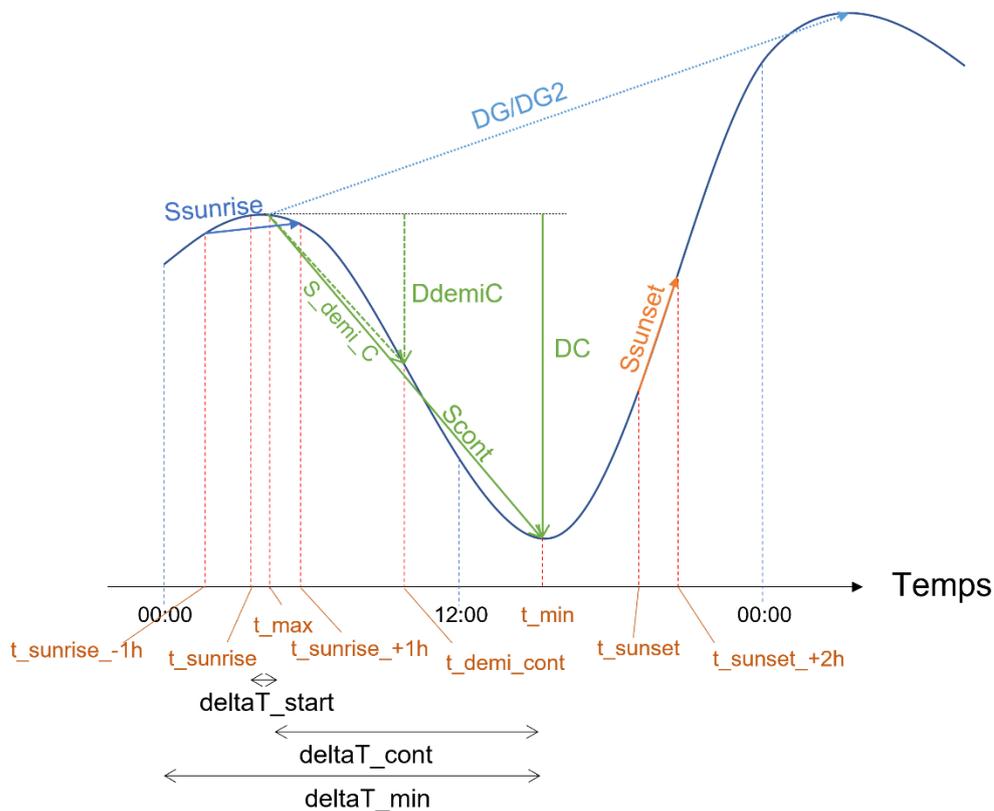


Figure 11 : Représentation des traits de micro-fluctuations (Il manque FL et Acont)

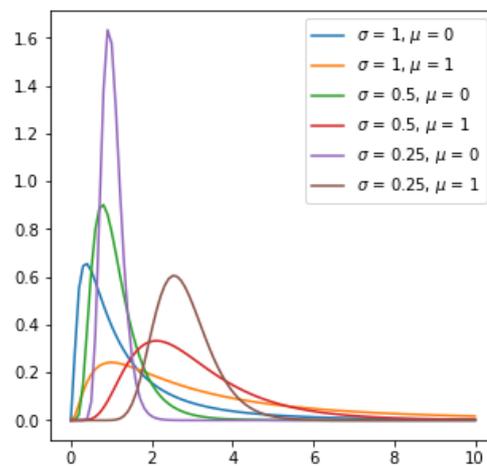


Figure 12 : Simulation d'une fonction de distribution log-normale

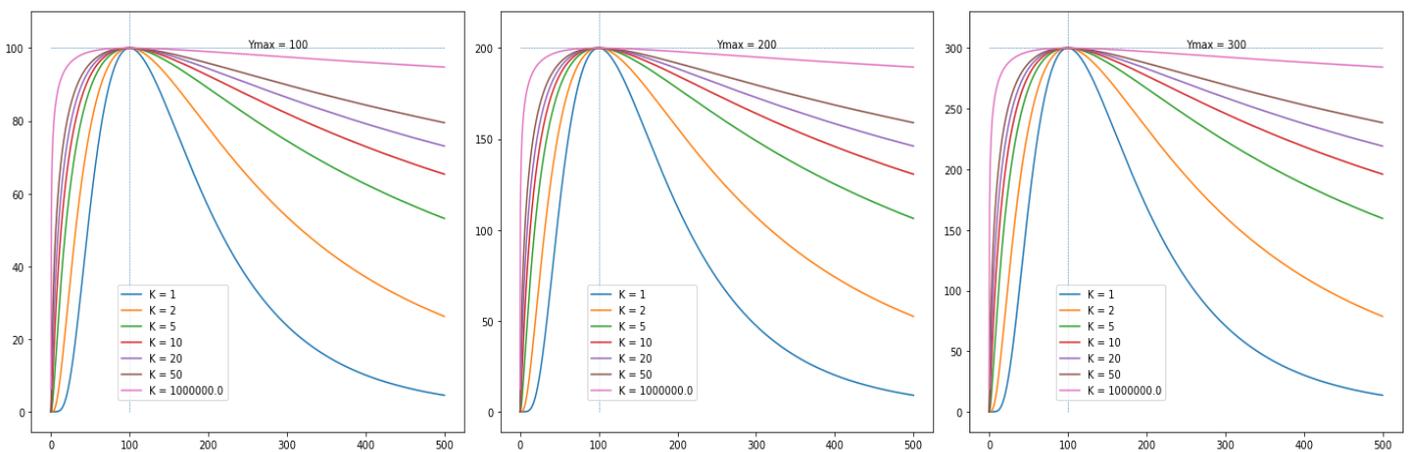


Figure 13 : Simulation selon différents K et Y_{max} de l'équation log-normale transformée ($x_{max} = 100$). On peut imaginer en x une variable de forçage (ex : Ψ_{sol}) et y un trait journalier (ex : DC). Ces différentes simulations nous montrent que K est indépendant de Y_{max}

effet de l'année sur certains traits de micro-fluctuations) donc nous avons rajouté le temps dans nos modèles.

Après avoir visualiser graphiquement les normes facteurs par facteurs, nous sommes passés sur des modèles complets avec ces 3 variables explicatives ainsi que l'interaction ETP*Ψsol. Le premier modèle testé est un modèle linéaire de la forme :

$$y_i(t) = \beta_{0,i} + \beta_{1,i}ETP(t) + \beta_{2,i}\Psi sol(t) + \beta_{3,i}ETP * \Psi sol(t) + \beta_{4,i}t + \epsilon_i(t)$$

Cependant, pour le Ψsol, nous avons constaté qu'une régression linéaire simple ne représentait absolument pas le jeu de données pour certains traits, en particulier les traits de contraction. Il a donc fallu trouver un modèle ayant une forme en cloche allongée mais surtout que ses paramètres soient facilement interprétables. De plus, pour les traits de contraction, on a émis l'hypothèse que ceux-ci sont nuls lorsque Ψsol vaut 0 (l'arbre a les pieds dans l'eau donc pas de contraction) ou encore lorsque Ψsol tend vers plus l'infini (à partir d'un certain point, il y a plus de contraction possible parce que les tissus sont rétractés de manière trop importante). Nous avons donc choisi de nous baser sur une fonction log-normale (Figure 12) et de la transformer pour qu'elle soit facilement applicable sur nos données (Figure 13 – démonstration en Annexe 1) :

$$f(x) = \frac{K \times Y_{max} \times C}{x \sqrt{2\pi W \left(\frac{1}{2\pi x_{max}^2 \left(\frac{1}{KC} \right)^2} \right)}} \exp \left(- \frac{\left(\ln \frac{x}{x_{max}} - W \left(\frac{1}{2\pi x_{max}^2 \left(\frac{1}{KC} \right)^2} \right) \right)^2}{2W \left(\frac{1}{2\pi x_{max}^2 \left(\frac{1}{KC} \right)^2} \right)} \right)$$

avec W la fonction de Lambert et où on ajuste les paramètres K , Y_{max} et x_{max} .

L'ajustement du modèle est réalisé avec le package lmfit (1.0.2 – moindres-carrés). Enfin, pour passer à un modèle à plusieurs variables explicatives, nous ajoutons au précédent modèle des termes sous la forme $\beta_i X_i$ comme pour une régression linéaire. Le modèle prend donc la forme :

$$y_i(t) = f\left(K_i, Y_{max_i}, x_{max_i}, \Psi sol(t)\right) + \beta_{1,i}ETP(t) + \beta_{2,i}ETP * \Psi sol(t) + \beta_{3,i}t + \epsilon_i$$

Remarquons que nous n'ajoutons pas de constante car sur plusieurs simulations, celle-ci biaise l'ajustement de la partie non linéaire en particulier le Y_{max} et K (corrélation de 0.99 et -0.98 lors de l'ajustement). Nous émettons donc l'hypothèse qu'à n'importe quel temps, lorsque ETP et Ψsol valent 0, alors la variable de contraction vaut 0. Aussi, comme cette fonction n'est utilisable que pour des valeurs positives, nous avons mis en absolue le Ψsol avant l'ajustement de ce modèle. Et pour être cohérent entre les modèles, nous l'avons aussi fait pour le modèle linéaire complet (nous ne l'avons pas fait lorsque nous regardions individuellement les variables de forçage). De plus, les variables strictement négatives (traits de contraction) ont été mises en absolue pour le modèle log-linéaire spécifiquement.

4) Recherche QTL (dispositif congolais)

Avec le package Rqtl (1.48-1), nous avons réalisé des analyses QTL par jour sur les traits journaliers, ainsi que sur les paramètres des normes de réaction et les traits classiques de croissance. Pour ces deux derniers types de traits, nous avons réalisé un simple intervalle mapping (SIM) suivi d'un composite intervalle mapping (CIM). Pour les analyses QTL journalières, étant donné que nous avons une répétition dans le temps, nous avons employé une stratégie un peu plus complexe en 2 temps. D'abord nous faisons une analyse en SIM puis en CIM par jour comme on le ferait classiquement (chaque jour est traité indépendamment). Ensuite, nous avons synthétisé les résultats pour visualiser les zones qui s'expriment un certain de nombre de fois au cours du temps, on sélectionne ensuite au maximum 5 zones majeures (correspond à 2% de présence environ) et on refait une analyse QTL par jour en mettant en covariable cette région majeure. Nous avons fait cette procédure afin de faire des analyses plus ciblées sur des

→ Estimation pour toutes les journées de la part de variance expliquée par les régions majeures

→ Normes de réaction de la part de variance expliquée des régions majeures

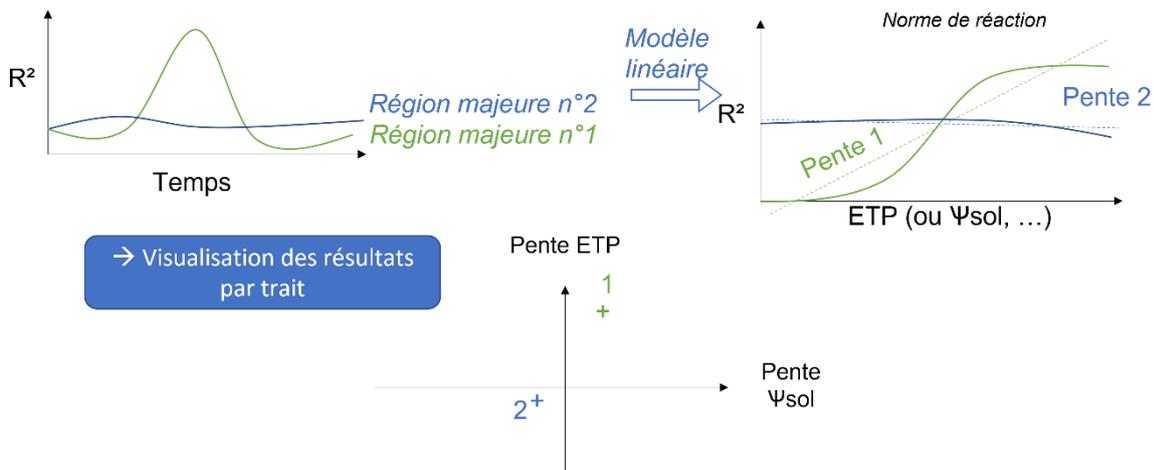


Figure 14 : Schéma illustrant la stratégie employée pour étudier les interactions $QTL \times E$.

chromosomes où on soupçonnait la présence de plusieurs QTL liés qui pourraient être en phase ou en opposition de phase. Nous avons fait cela avec la fonction *scanone()* et l'argument *addcovar*. Nous avons adopté cette procédure car la recherche QTL avec la fonction *scantwo()* aurait été trop consommatrice de temps.

Pour les paramètres employés dans Rqtl, nous avons estimé les probabilités des génotypes tous les 2 cM avec la fonction *calc.genoprob* avec une probabilité d'erreur de génotypage de 0.001 et une cartographie de type 'Kosambi' comme cela a été fait lors de la réalisation des cartes. La méthode de recherche QTL est 'Haley Knott', dans un souci de rapidité encore. Pour l'estimation du lod seuil, nous avons fait 5000 permutations. Pour les intervalles de confiance des QTL, nous avons utilisé l'intervalle correspondant au lod seuil moins un.

Pour étudier la part de variance expliquée par un ou plusieurs QTL (R^2), nous n'avons pas utilisé la fonction *fitqtl* de Rqtl, car on ne pouvait pas estimer les R^2 de QTL de cartes différentes avec cette fonction de manière conjointe. Ainsi, à partir des matrices de génotypage issues de la fonction *calc.genoprob*, nous avons ajusté un modèle linéaire sans interaction de la forme (package statsmodels 0.12.2) :

$$Y = \mu + \sum_q \alpha_q M_q + \varepsilon$$

avec M, la matrice de probabilité des individus de posséder l'allèle AB au QTL_q.

Une analyse de variance (SCE de type II) a ensuite été réalisée (package statsmodels 0.12.2).

Nous avons enfin réalisé les normes de réaction des parts de variance expliquées par QTL avec un modèle linéaire identique à celui utilisé pour les normes de réaction et positionné nos QTL selon leur pente de part de variance expliquée (R^2) par rapport à l'ETP et le Ψ_{sol} (Figure 14).

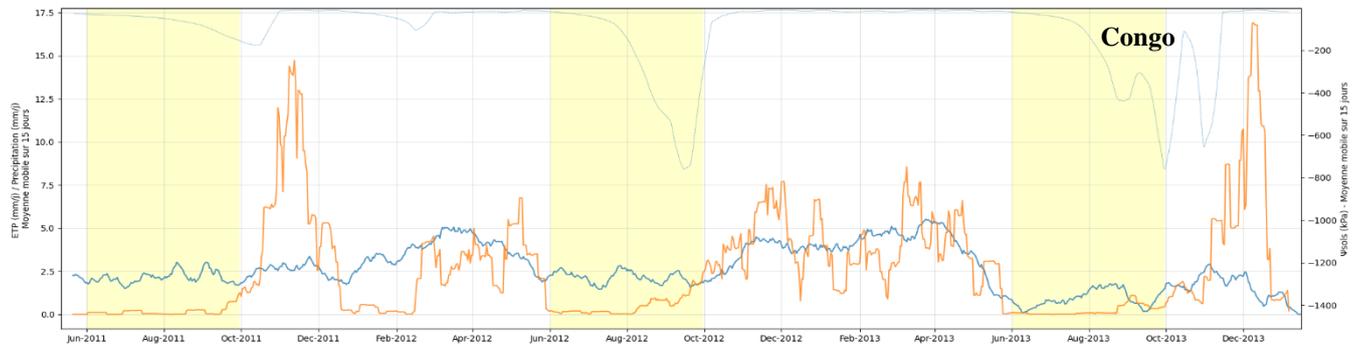


Figure 15 : Evolution de l'ETP (bleu), des précipitations (orange) et du potentiel hydrique du sol (bleu pointillé) sur le dispositif congolais. Les saisons sèches sont indiquées par des barres verticales jaunes

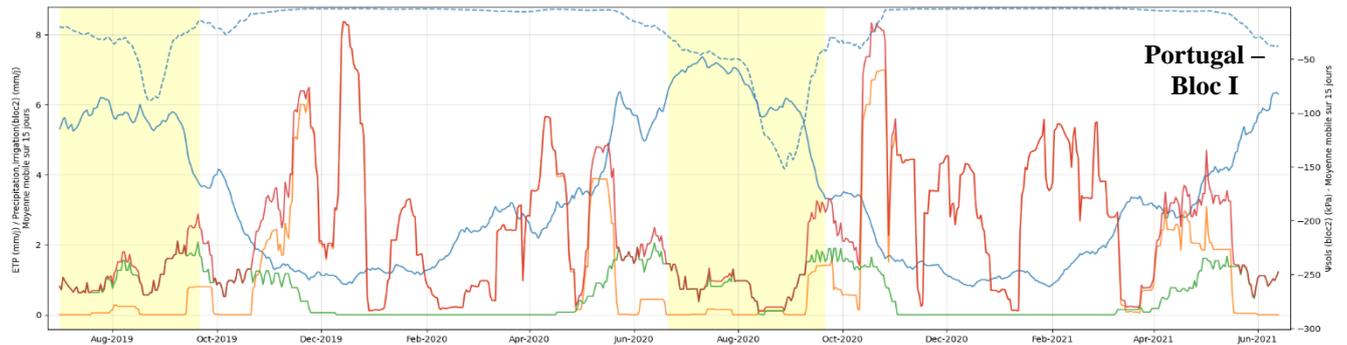


Figure 16 : Evolution de l'ETP (bleu), des précipitations (orange), de l'irrigation (vert) et du potentiel hydrique du sol (bleu pointillé) sur le dispositif portugais (Modalité I). La courbe rouge correspond à la somme de l'irrigation et des précipitations. Les saisons estivales (E) sont indiquées par des barres verticales jaunes

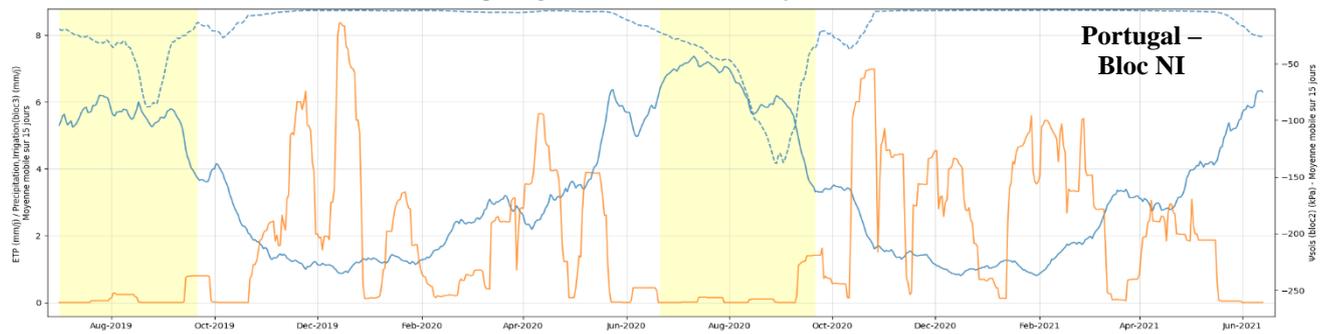


Figure 17 : Evolution de l'ETP (bleu), des précipitations (orange) et du potentiel hydrique du sol (bleu pointillé) sur le dispositif portugais (Modalité NI)

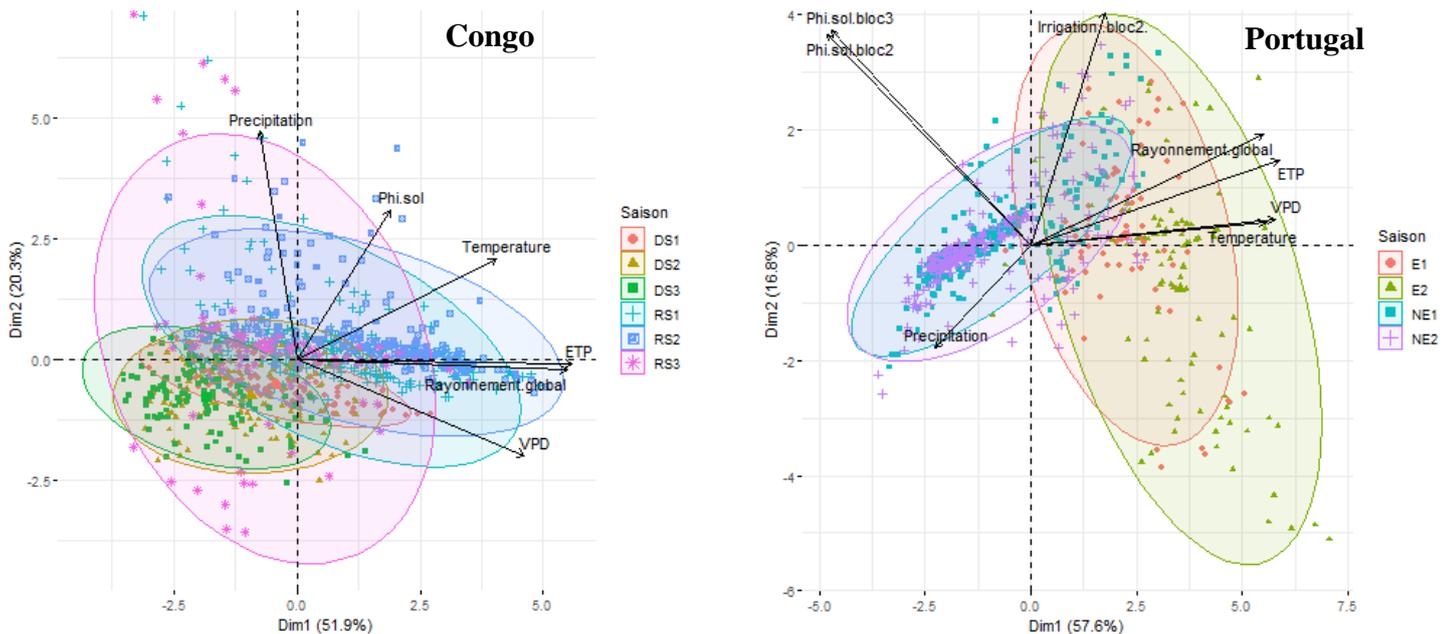


Figure 18 : Graph combiné des individus et des variables de l'ACP des données climatiques du dispositifs congolais (à gauche) et du dispositif portugais (à droite) (Rappelons que le Ψ_{sol} varie entre -1500 kPa et 0 kPa)

Résultat

A. Description des données

1) Caractérisation des variables climatiques

Dans un premier temps, nous avons fait un état des lieux des variables climatiques et notamment les spécificités des deux climats dans lesquels se trouvent nos deux dispositifs.

Sur le dispositif congolais, en climat tropical, les précipitations sont en moyenne de 900 mm/an, contre 650 mm/an au Portugal. La température moyenne au Congo est 8°C supérieure au-dessus de celle du Portugal (Annexe 2 et 3) : 23.9 °C contre 16.4°C. De plus, au Congo, la température est relativement stable au cours de l'année, ce qui permet une croissance beaucoup plus homogène dans le temps qu'au Portugal où on a des températures moyennes hivernales descendant à 11,2 °C. De même l'ETP est légèrement plus stable au Congo qu'au Portugal (Figure 15 et Figure 16). Les saisons sèches au Congo ou encore les saisons estivales au Portugal se caractérisent par une disponibilité en eau plus faible : -177 kPa (saison sèche - DS) contre -64 kPa (saison humide - RS), et -55 kPa (été - E) contre -8 kPa (période non estivale - NE) au Portugal. Au Congo, il faut aussi remarquer que bien qu'il y ait une grande tendance entre saison sèche et saison humide, il y a aussi ce qu'on appelle la « petite saison sèche » qui peut se produire de manière plus ou moins marquée (ici, elle s'observe en 2012 - Figure 15) et caractérisée par des précipitations inférieures.

Les figures 15, 16 et 17, illustrent aussi en quelque sorte un bilan hydrique simplifié du dispositif si on regarde la position relative des apports d'eau au regard de la demande évaporative (ETP). De cette manière, on visualise très rapidement les saisons excédentaires et déficitaires en eau. Cela confirme, la distinction en RS/DS et E/NE pour le Congo et le Portugal respectivement (annexes 2 et 3).

Par ailleurs, en climat tropical, on observe une décorrélation entre la demande évaporative (ETP) et disponibilité en eau (Ψ_{sol} ou encore les précipitations) comme on peut le voir sur les figures 15 et 16, alors qu'en climat tempéré, c'est beaucoup plus corrélé (négativement). En effet, au Congo, l'axe 1 de l'ACP (Figure 18) représente entre-autre la demande évaporative (ETP) et l'axe 2 représente plus ou moins la disponibilité en eau (avec les précipitations principalement et un peu moins la teneur en eau du sol). Au Portugal, on observe cette fois-ci, une corrélation négative plus ou moins marquée entre ces variables. L'axe 1 semble correspondre à la demande évaporative (ETP) et partiellement de manière inverse à la disponibilité en eau (Ψ_{sol}). Pour le second axe, on aurait l'apport d'eau par l'irrigation et partiellement la disponibilité en eau. Concernant la distribution des journées selon les saisons au Congo, on remarque i/que la RS3 est d'une part plus courte (jeu de données qui s'arrête en milieu de RS3), ii/qu'elle est empiétée par la DS2 sur au moins un mois, iii/que de fortes précipitations (Figure 15) surviennent après et iv/qu'elle présente une ETP relativement faible comparée aux autres saisons. Au Portugal, il faut remarquer la forte corrélation entre les Ψ_{sol} du bloc I et bloc NI qui est due au fait que la levée de contrainte hydrique par l'irrigation espérée au début du projet, n'est que partielle. Comme on peut voir sur la Figure 16, l'irrigation n'a pu avoir lieu qu'en fin de printemps/début-été et en fin d'été en raison d'une disponibilité en eau limitée dans le secteur. Ainsi, on se serait attendu à une variable irrigation plutôt vers la droite en bas dans le sens du nuage de point des étés et une variable Ψ_{sol} bloc I plus verticale pour être plus indépendante de l'ETP.

2) Caractérisation des valeurs phénotypiques

a) *Trait de croissance « classique »*

Au Congo (Figure 19), on observe une croissance en hauteur continue des arbres avec des accroissements oscillant entre 30 et 70 cm/mois mais cette croissance semble suivre un cycle annuel avec un accroissement maximum généralement atteint en fin de saison humide et un accroissement minimum en fin de saison sèche. Sur le long terme, il y a aussi le fait que pendant la phase juvénile, la vitesse de croissance est généralement très forte au début puis ralentit

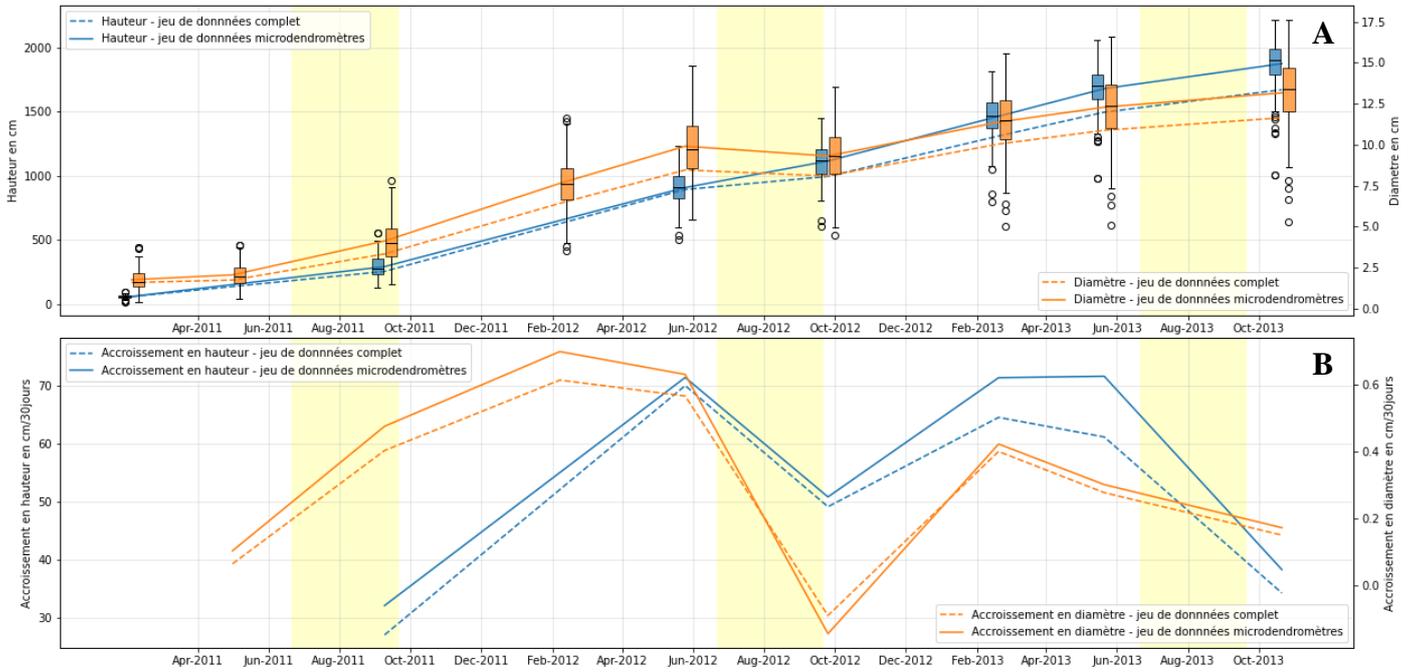


Figure 19 : Evolution de la hauteur moyenne et du diamètre moyen des arbres du dispositif congolais (A) et évolution de l'accroissement de la hauteur moyenne et du diamètre moyen (B) selon le jeu de données. Les saisons sèches sont indiquées par des barres verticales jaunes.

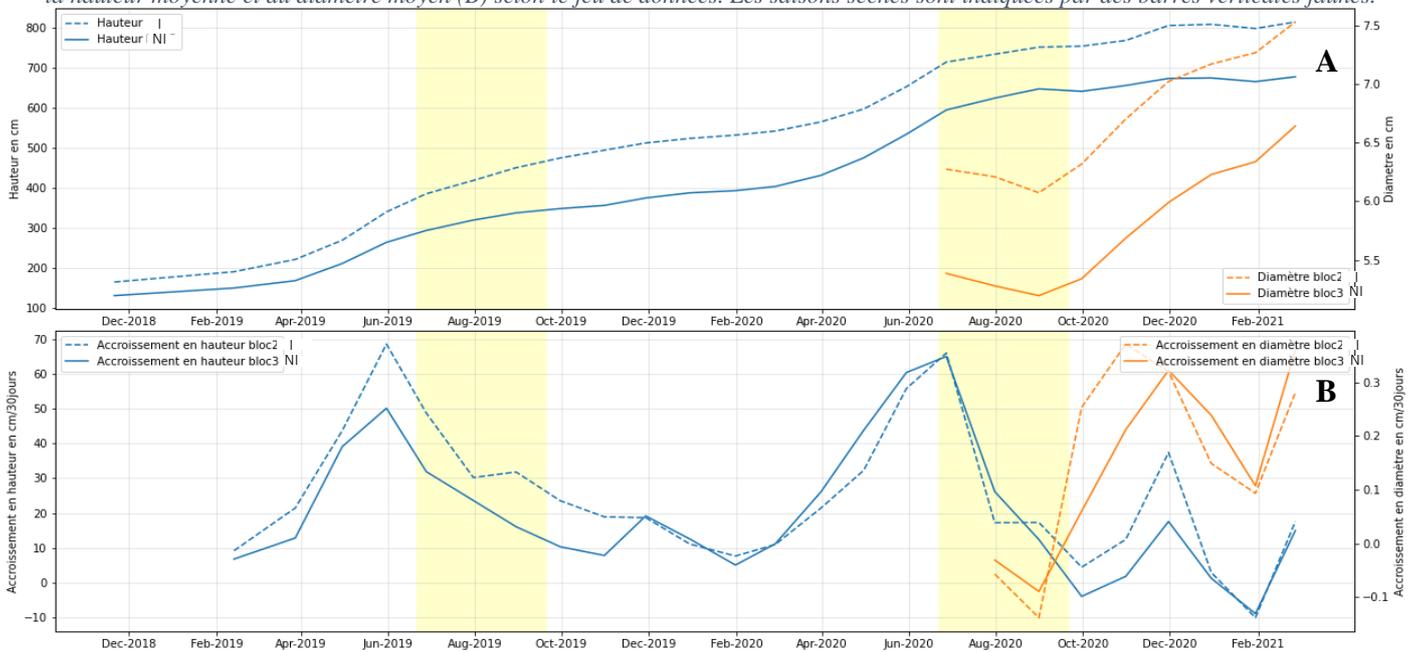


Figure 20 : Evolution de la hauteur moyenne et du diamètre moyen des arbres du dispositif portugais (A) et évolution de l'accroissement de la hauteur moyenne et du diamètre moyen (B) selon le bloc irrigué ou non. Les saisons estivales sont indiquées par des barres verticales jaunes.

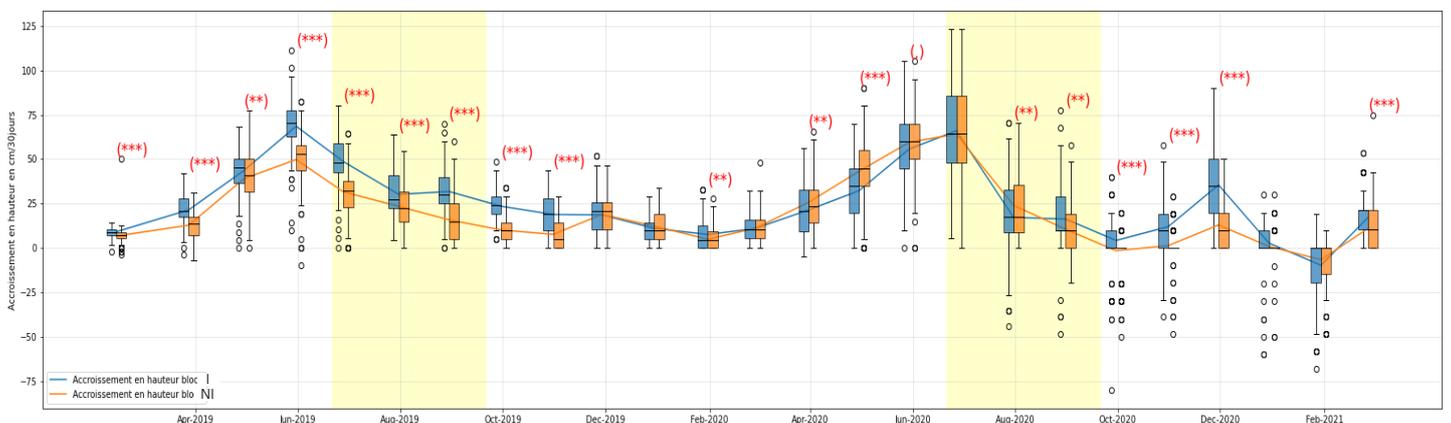


Figure 21 : Evolution de l'accroissement en hauteur moyenne ainsi que la distribution de valeurs au cours du temps pour le dispositif portugais selon la modalité irriguée ou non. Le niveau de significativité du test de comparaison de moyenne (Student) entre les blocs est indiqué par les symboles habituels. Les saisons estivales sont indiquées par des barres verticales jaunes

progressivement. Pour la croissance en diamètre, on peut voir que celle-ci est relativement beaucoup plus affectée par les saisons sèches que la hauteur. On peut même constater, une légère contraction du tronc en DS2, en passant de 9.9 cm à 9.3 cm en moyenne entre le 25 mai et le 25 septembre 2012 (soit -0.14 cm/mois). Cette contraction est cohérente avec les valeurs de Ψ_{sol} pendant la même période (Figure 15) qui sont plus faibles cette année-là et sur une période plus prononcée que les autres années.

Au Portugal (Figure 20), on observe de manière beaucoup plus marquée une croissance en hauteur cyclique mais qui n'est pas seulement conditionnée par la teneur en eau mais aussi par la température puisqu'on observe un ralentissement pendant les périodes estivales mais aussi pendant les périodes hivernales. Les accroissements en hauteur marquent encore plus ces deux effets avec d'abord un accroissement maximum en fin de période printanière, un minimum en fin de période estivale, un petit pic en saison automnale puis rapidement la période hivernale entraîne à nouveau un ralentissement. Pour les mesures de diamètre, sur la période sur laquelle nous avons des données, nous observons aussi, une contraction du tronc durant la période estivale (-1 cm/mois).

Concernant les valeurs d'accroissements entre les deux dispositifs, on observe des taux de croissance en hauteur similaires (au maximum 70 cm/mois) en dehors des arrêts de croissances au Portugal. Il en est de même pour l'accroissement en diamètre même si la figure 19 pourrait laisser penser que l'accroissement au Congo est supérieur, comme le diamètre n'a pas été mesuré dès le début au Portugal, on ne peut rien dire (les mesures micro-dendrométriques pourront éventuellement nous le préciser). Au Portugal, les accroissements en hauteur négatifs sur les 6 derniers mois sont liés à un dysfonctionnement de l'appareil de mesure dont on ne sait pas précisément quand et sur quel arbre, le dysfonctionnement a eu lieu. Il faut donc être prudent avec les données de ces 6 derniers mois.

Pour l'effet de l'irrigation (modalité I), dès le début des mesures (décembre 2018 pour une plantation en juillet 2018), les arbres présentent une hauteur significativement supérieure aux arbres de la modalité NI (Annexe 4A). Les accroissements, qui permettent de retirer partiellement cet effet, nous montrent que l'accroissement en hauteur (Figure 21) du bloc I est la majorité du temps significativement supérieur à celui du bloc NI. Seul au printemps 2020, l'accroissement du bloc NI dépasse significativement celui du bloc I. La levée de contrainte (partielle) se constate beaucoup plus durant l'été 2019 que l'été 2020 (Figure 20) avec un accroissement en hauteur du bloc NI qui rattrape celui du bloc I seulement à la reprise des précipitations. Pour l'accroissement en diamètre (Annexe 4C), sur la courte période pour laquelle nous avons les données, on observe que celui-ci est supérieur pour le bloc I juste après la saison estivale. Ce redémarrage plus fort peut être mis en lien avec la reprise de l'irrigation en fin de période estivale (Figure 16).

b) Traits journaliers issus du signal micro-dendrométrique

i. Dispositif congolais

Le Tableau 4 recense les moyennes globales et par saison ainsi que les écart-types des traits issus du signal micro dendrométrique pour le Congo. La DS1 est relativement mal estimée en général puisque seulement 39 journées en moyenne composent le jeu de données. L'effet de la saison sur un trait donné est significatif pour tous les traits sauf pour DdemiC. La croissance journalière en rayon est de 67 μm en moyenne. Si on compare, avec la croissance en diamètre mesurée au mètre à ruban, on aurait une croissance en diamètre de 0.39 cm/jour, ce qui est cohérent. On observe aussi deux effets qui semblent se cumuler pour la croissance journalière : l'effet saison et l'âge. En effet, entre la première saison sèche et la première saison humide, on observe une hausse significative de la croissance en rayon alors qu'à partir de la deuxième année, on observe

Tableau 4 : Moyenne et écart-type des traits journaliers extraits du signal microdendrométrique (dispositif congolais). La colonne p_valeur* correspond à la p-valeur d'un test de Fisher d'une ANOVA ou d'une Welsh ANOVA (en cas d'hétéroscédasticité) sur le facteur saison (anova à un facteur sans interaction) . Les lettres indiquent les groupes issus d'un test de comparaison multiple de Tukey ou de Games-Howell (hétéroscédasticité).

Congo		Global			DS1		RS1		DS2		RS2		DS3		RS3		Effet Saison
	unité	eff. (arbres)	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	p_valeur*
DG*	µm	213	66	42	73 d	16	116 e	32	61 c	22	59 c	24	30 b	15	21 a	25	0.0E+00
DG2	µm	213	67	41	73 c	16	116 e	32	62 b	20	60 b	23	31 a	13	25 a	20	0.0E+00
FL	µm	201	-6	10.5	-1 def	1.5	-0.7 ef	1	-1.9 de	2.5	-5.1 c	2.2	-8.5 b	6	-25.4 a	19.1	2.1E-07
DC	µm	214	-107	51	-121 ab	49	-103 ab	50	-95 b	51	-110 ab	50	-107 ab	47	-117 a	56	5.9E-03
Scont	µm/min	212	-0.26	0.1	-0.31 ab	0.12	-0.27 abcd	0.1	-0.23 de	0.1	-0.27 bcd	0.1	-0.24 bcde	0.09	-0.26 abcde	0.1	2.6E-05
deltaT_cont	min	214	405	88	399 abcd	82	379 ab	97	390 abc	81	408 bc	83	436 d	66	443 d	84	1.3E-11
deltaT_min	min	214	852	62	809 a	55	838 bc	63	858 bcd	58	846 bc	60	880 de	48	878 cde	61	4.8E-16
deltaT_start	min	214	76	63	34 a	62	92 de	65	90 cde	55	69 bc	60	66 bc	59	68 bcd	63	4.6E-09
DdemiC	µm	214	-51	28	-63 a	28	-52 ab	29	-46 b	26	-49 b	26	-51 ab	25	-54 ab	32	1.3E-02
SdemiC	µm/min	212	-0.25	0.11	-0.33 a	0.13	-0.27 bc	0.12	-0.22 cd	0.11	-0.24 cd	0.11	-0.23 bcd	0.1	-0.24 bcd	0.12	1.5E-07
Acont	s.u.	212	1.83	1.73	1.69 ab	1.56	1.51 a	1.41	2.0 ab	3.03	1.93 b	1.28	1.96 ab	1.48	1.98 ab	1.5	1.1E-02
Ssunrise	µm/min	214	0.07	0.06	0.05 a	0.06	0.11 c	0.07	0.08 b	0.05	0.05 a	0.04	0.05 a	0.04	0.05 a	0.05	4.7E-25
Ssunset	µm/min	214	0.22	0.09	0.25 bcd	0.09	0.26 cd	0.09	0.2 ab	0.09	0.21 abc	0.09	0.22 abc	0.09	0.2 ab	0.09	1.9E-10
Effectif (journées) moyen par saison					39		226		115		236		118		103		

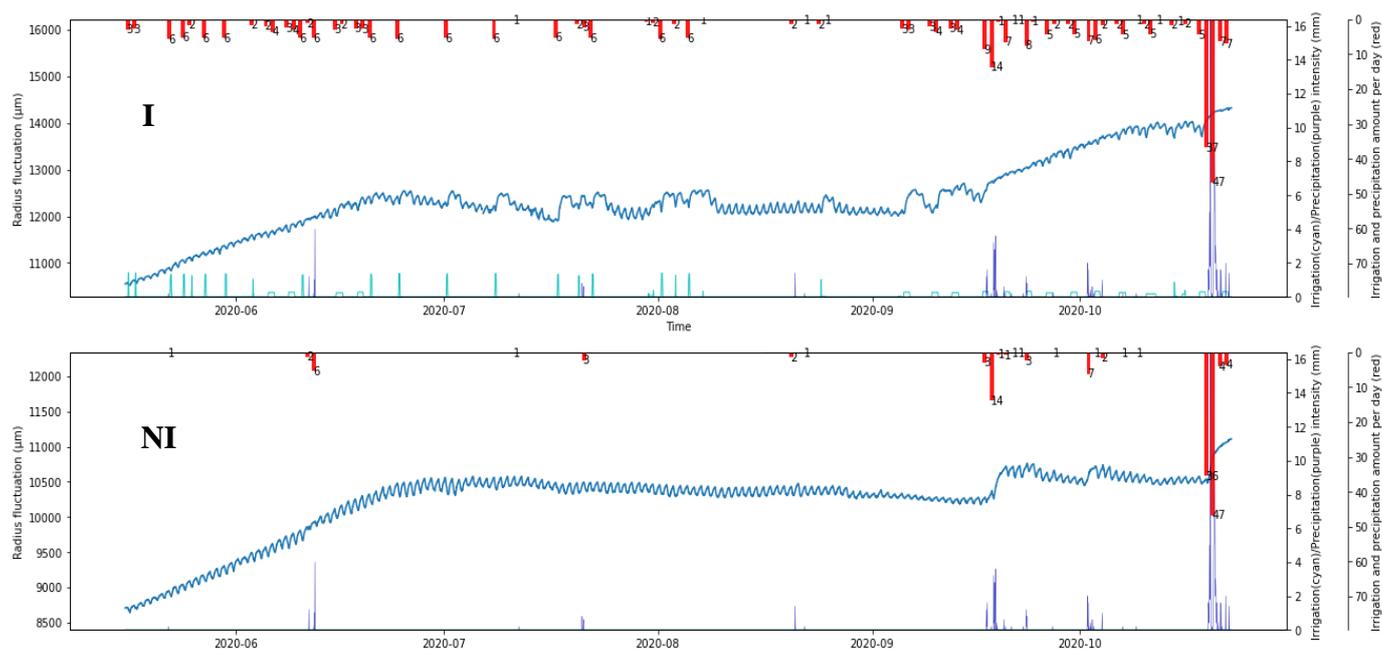


Figure 22 : Evolution du signal micro-dendrométrique (bleu - µm) au regard des apports d'eau par l'irrigation (cyan - mm/heure), des précipitations (violet - mm/heure) et du cumul des deux par jour (rouge - mm/jour) pendant la deuxième période estivale (E2) (24 heures correspondent à une sinusoïde pour rappel). Le clone pris pour exemple est le clone 1 (répétition n°2 pour les deux modalités d'irrigation).

aucune différence significative entre les types de saison mais une baisse progressive de la croissance. Remarquons que la RS3 est assez particulière comme nous en avons pu en parler lors de l'analyse des variables climatiques. La distinction entre DG* et DG2, nous confirme le fait qu'on ait eu une fin de saison sèche qui se soit rallongée puisque lorsque le sol ne permet pas un reemplissage des tissus au matin, on observe une valeur négative pour DG*, ce qui baisse la moyenne. De plus, le trait FL nous le confirme. Les valeurs de DG2 sont comprises entre 0 et 473 μm (soit presque 1 mm en diamètre -Annexe 7). Des valeurs très importantes sont notamment obtenues à la suite d'une forte pluie entraînant des gonflements très francs.

Concernant la contraction journalière du rayon (DC) considérée comme une perte en eau, la valeur moyenne est de 107 μm (ou -107 μm si on considère l'axe de référence vers l'extérieur du tronc). La contraction journalière est comprise entre 0 et 566 μm (Annexe 6-A). On ne distingue pas de tendance concernant l'effet du type de saison sur ce trait comme pour la pente de contraction (Scont). Pour le temps de la contraction (deltaT_cont), on observe une hausse significative de celui-ci en troisième année bien qu'en DS1, il y ait une grande variabilité de celui-ci. Les traits deltaT_min (Annexe 6-B) et deltaT_start nous indique que ce n'est pas le moment du maximum qui a changé mais le moment du minimum qui semblerait de plus en plus tard. Pour les traits de la demi-contraction, nous observons les mêmes phénomènes : contraction relativement stable, pente de contraction relativement stable aussi mais un temps de contraction qui s'allonge au fil des saisons. En ce qui concerne le ratio de contraction (Acont), il aurait tendance à être plus faible en saison humide la première année bien que ce ne soit pas significatif. Cependant, l'écart de valeur entre Acont et le ratio que l'on ferait a posteriori entre Scont et SdemiC indique que des valeurs extrêmes ont tendance à biaiser la moyenne, en particulier lorsque SdemiC tend vers 0. Il faut donc prendre avec recul ce trait.

i. Dispositif portugais

Pour le dispositif portugais, nous nous focaliserons sur l'effet de l'irrigation avec la comparaison de manière qualitative de l'effet de l'irrigation sur le signal de micro-fluctuations après avoir rapidement commenté l'effet de la saison, puis par la comparaison des traits de manière quantitative entre les blocs et en fonction des saisons.

L'effet de la saison est significatif pour tous les traits (Annexe 9), c'est pour cela que pour la comparaison des blocs I et NI, il faut bien évidemment prendre en compte le type de saison et l'année. Pour la contraction journalière (DC) celle-ci diminue au cours du temps respectivement à la saison. On observe globalement les mêmes tendances pour les traits de la demi-contraction. Comme pour le dispositif congolais, les traits de temporalité augmentent au fil des ans (de manière significative ou non selon les traits). Pour le ratio de contraction (Acont) celui-ci a tendance à augmenter respectivement aux saisons. Ssunset diminue au cours du temps de manière significative.

Un focus sur le signal en pleine période estivale (E2) est donné sur la figure 22. Nous pouvons voir des différences très nettes sur le signal entre le bloc I et le bloc NI du dispositif portugais. L'apport d'eau en pleine période de stress hydrique entraîne un regonflement très soudain des tissus. Ce qui nous conduit à des valeurs de DG* ou DG2 très importantes pour le bloc I le jour ou le jour suivant l'irrigation (voir Annexe 8-A). On a une valeur maximale de DG2 de 677 μm . Le fait qu'on observe une alternance de gonflement soudain et contraction sur plusieurs jours montre à quel point la levée de contrainte hydrique est partielle du moins sur la période fin-juin/mi-septembre. En fait, on pourrait vraiment parler de lever de contrainte pour la période fin-mai/début-juin et pour la période fin-septembre/début-octobre, où pour cette dernière on constate une croissance presque printanière pour le bloc I (pour le clone étudié ici). Cela est aussi cohérent avec les graphiques d'accroissement des traits classiques (Figure 20-B). Nous pouvons aussi

Tableau 5 : Matrice de corrélation entre les traits issus du signal micro-dendrométrique sur le dispositif congolais (tableau du haut) et sur le dispositif portugais (bloc I : tableau du milieu, bloc NI : tableau du bas). Les niveaux de significativité sont indiqués dans la triangle supérieur par les symboles « *** » :0,001, « ** » :0,01, « * » :0,05 (Statistique de Student).

Congo	DG*	DG2	FL	DC	deltaT cont	Scont	deltaT min	deltaT start	Ddemi C	S demi cont	Acont	Ssunrise	Ssunset
DG	-	***	*	***	***	*	***	***	***		**	***	***
DG2	0.999	-		***	***		***	***	**		**	***	***
FL	0.238	0.149	-	***	**	*	**		**				*
DC	0.224	0.165	0.346	-	***	***	***	***	***	***	*	***	***
deltaT cont	-0.361	-0.331	-0.262	-0.647	-	***	***	***	***	***		***	***
Scont	0.072	0.02	0.23	0.91	-0.311	-		***	***	***	*		***
deltaT min	-0.361	-0.338	-0.311	-0.37	0.711	-0.065	-		***	**			***
deltaT start	0.183	0.165	0.007	0.542	-0.714	0.362	-0.029	-	***	***		***	***
DdemiC	0.156	0.1	0.267	0.899	-0.579	0.806	-0.344	0.476	-	***	***		***
S demi cont	0.032	-0.017	0.143	0.815	-0.306	0.866	-0.106	0.319	0.939	-	***	*	***
Acont	-0.11	-0.107	0.129	0.08	0.016	0.077	0.019	-0.005	0.256	0.272	-		**
Ssunrise	0.366	0.37	0.01	0.131	-0.366	-0.012	0.004	0.527	0.049	-0.077	-0.062	-	
Ssunset	0.126	0.172	-0.223	-0.815	0.551	-0.725	0.37	-0.412	-0.757	-0.678	-0.102	0.022	-

Portugal-bloc I	DG*	DG2	FL	DC	deltaT cont	Scont	deltaT min	deltaT start	Ddemi C	S demi cont	Acont	Ssunrise	Ssunset
DG	-	***		***	***	***	***	***	***	***		***	***
DG2	0.969	-	***		***	***	***	***		*		***	***
FL	0.014	-0.363	-		***		***				**		*
DC	0.434	0.058	0.039	-	***	***	***	***	***	***	***	***	***
deltaT cont	-0.577	-0.33	-0.407	-0.656	-	***	***	***	***	***		*	***
Scont	0.154	-0.157	-0.121	0.906	-0.354	-	***		***	***	***	***	***
deltaT min	-0.672	-0.515	-0.339	-0.526	0.817	-0.199	-	***	***	***			
deltaT start	0.234	0.143	-0.044	0.215	-0.553	0.075	-0.175	-	***	*	***	***	
DdemiC	0.491	0.079	0.093	0.963	-0.638	0.849	-0.526	0.192	-	***	***	***	***
S demi cont	0.266	-0.102	-0.041	0.904	-0.404	0.949	-0.26	0.091	0.929	-	***	***	***
Acont	0.023	-0.065	0.175	0.167	0.011	0.168	-0.074	-0.278	0.213	0.227	-	***	***
Ssunrise	0.153	0.21	-0.117	-0.194	-0.093	-0.261	0.05	0.595	-0.189	-0.248	-0.288	-	***
Ssunset	0.243	0.365	0.156	-0.652	0.186	-0.777	0.06	-0.055	-0.568	-0.693	-0.168	0.267	-

Portugal-bloc NI	DG*	DG2	FL	DC	deltaT cont	Scont	deltaT min	deltaT start	Ddemi C	S demi cont	Acont	Ssunrise	Ssunset
DG	-	***	**	***	***	***	***	***	***	***		***	
DG2	0.986	-		***	***	***	***	***	***	***		***	
FL	0.171	0.04	-		***	***	***	***		*	**	***	***
DC	0.393	0.289	-0.046	-	***	***	***	***	***	***	***	***	***
deltaT cont	-0.504	-0.36	-0.435	-0.678	-	***	***	***	***	***			***
Scont	0.283	0.238	-0.224	0.919	-0.405	-	***		***	***	***	***	***
deltaT min	-0.432	-0.311	-0.54	-0.485	0.77	-0.207	-		***	***		***	***
deltaT start	0.327	0.305	-0.253	0.17	-0.492	0.054	-0.049	-	***		***	***	
DdemiC	0.442	0.329	0.002	0.963	-0.648	0.876	-0.459	0.157	-	***	***	***	***
S demi cont	0.366	0.299	-0.141	0.905	-0.443	0.95	-0.238	0.079	0.944	-	***	***	***
Acont	-0.01	-0.041	0.177	0.172	-0.023	0.181	-0.053	-0.159	0.208	0.217	-	***	***
Ssunrise	0.148	0.22	-0.206	-0.358	0.037	-0.333	0.235	0.591	-0.351	-0.325	-0.213	-	***
Ssunset	0.056	0.071	0.305	-0.789	0.399	-0.772	0.292	-0.047	-0.735	-0.727	-0.182	0.374	-

remarquer les contractions journalières très faibles en fin de période de sécheresse (première moitié de septembre) pour le bloc NI par rapport au bloc I où on maintient des amplitudes minimums supérieures sauf pour une ou deux journées (attention aux effets d'échelles sur le graphique).

D'un point de vue quantitatif (annexes 5 et 6), on peut voir que l'irrigation a un effet globalement sur la croissance (DG2) au seuil de 5 %, et au seuil de 10 % sur le moment du minimum (ΔT_{\min}) et la pente au lever du soleil. La croissance est en moyenne plus faible pour la modalité NI que pour la modalité I. Le moment du minimum est plus tôt et la pente au lever du soleil est plus forte pour la modalité NI. Quant à la pente au lever du soleil, le fait que pour la modalité I, les arbres remplissent leurs tissus pendant la nuit, fait que la pente au lever du soleil est plus faible pour cette modalité que pour la modalité NI où les arbres sont encore en train de se « recharger ».

Nous avons aussi de l'interaction irrigation \times saison pour certains traits. Pour la croissance en rayon DG2, on peut remarquer la croissance plus élevée en moyenne pour le bloc NI en NE1 de manière significative et en NE2 de manière non significative. Pour la NE2, rappelons que des arbres sont morts notamment en fin d'E2 (20 arbres sur les 90 appareillés du bloc NI) et que la moyenne s'est faite sur les arbres restants. Pour la NE1, ces résultats rejoignent ceux obtenus avec les traits classiques. Il y a en effet en fin de NE1, une croissance plus forte pour la modalité NI (Annexe 8-C).

On confirme, aussi, que DC (et Scont) est en moyenne plus faible (en valeur absolue) pour la modalité NI pendant l'E2 (Annexe 8-B). Pour le trait FL, il faut préciser que FL est mal estimé en E1 puisque rappelons que notre jeu de données commence qu'à la mi-juillet 2019, on ne connaît donc pas le niveau maximal de remplissage que l'on obtiendrait normalement fin-juin si on fait un parallèle avec la figure 22. Ainsi, pour la modalité I, comme on a des alternances de remplissages/contractions sur plusieurs jours, le FL est presque correctement estimé alors que pour le bloc NI, on sous-estime largement sa valeur. C'est pour cela, qu'on observe des tendances inverses en E1. Pour la saison NE2, la reprise de l'irrigation explique que pour la modalité I, le FL est bien supérieur (moins négatif). Le ratio de contraction (Acont) est significativement inférieur pour le bloc NI en période estivale. Ce ratio de contraction, malgré ses biais liés à la méthode de calcul, reflète une pente de demi-contraction relativement plus forte (en absolue) que la pente globale (Scont) pour le bloc NI alors que c'est l'inverse pour le bloc I. Cela traduit une courbure du signal plus concave pour la modalité I.

i. Corrélation entre traits issus du signal (pour les deux dispositifs)

Les matrices de corrélation des traits sont données en Tableau 5 pour les deux dispositifs avec la distinction du bloc pour le dispositif portugais. En dehors des corrélations liées au fait qu'un trait est calculé à partir d'un autre, on distingue plusieurs tendances.

D'une part, plus le temps de contraction est long, plus les contractions (DC, DdemiC) et les pentes associées (Scont, SdemiC) sont fortes en valeur absolue (-0.6 et -0.3 pour les contractions et les pentes respectivement pour le dispositif congolais et -0.6 et -0.4 pour le Portugal en moyenne). Cela signifie soit que la longueur de la journée qui est corrélée avec la demande évaporative aussi au Portugal, entraîne une contraction plus forte, ou soit, dans l'autre sens, en particulier pour le Congo, qu'une demande en eau plus forte entraîne un décalage du point d'équilibre (demande/disponibilité) dans la journée. On constate aussi une corrélation négative entre ΔT_{cont} et ΔT_{start} qui est beaucoup plus forte au Congo qu'au Portugal (-0.7 contre -0.5). Cette corrélation plus forte au Congo, peut s'expliquer par le fait que la durée du jour est quasi constante, et qu'un retard dans le début de la contraction entraîne nécessairement un raccourcissement dans le temps de contraction. Par ailleurs, on a ΔT_{\min} qui est quasiment indépendant de ΔT_{start} suggérant des phénomènes sous-jacents indépendants. ΔT_{start} est aussi corrélé avec la pente au lever du soleil pour les deux dispositifs ce qui est logique mais pour le dispositif congolais, il est aussi corrélé négativement avec la pente au coucher du soleil.

Tableau 6 : Paramètres de la régression linéaire pour l'ensemble des traits selon deux variables de forçage pour le dispositif congolais

Variable forçage	Trait	Unité	Moyenne trait	Pente (unité trait /unité variable)	Intercept	R ²	AIC	BIC	p_valeur (pente)	p_valeur (intercept)
ETP (mm)	DG	µm	66	6.139	50.024	0.064	8606	8615	8.9E-14	2.2E-70
	DG2	µm	67	6.193	50.883	0.070	8547	8556	7.2E-15	1.4E-76
	DC	µm	-107	-17.677	-60.638	0.360	8861	8870	1.3E-85	3.6E-98
	deltaT_cont	min	405	13.507	369.615	0.069	10143	10152	3.6E-15	0.0E+00
	Scont	µm/min	-0.26	-0.036	-0.166	0.366	-1876	-1866	1.4E-86	1.5E-153
	DdemiC	µm	-51	-8.711	-28.025	0.294	7899	7909	4.4E-67	9.6E-70
	S_demi_cont	µm/min	-0.25	-0.035	-0.155	0.287	-1580	-1570	7.1E-65	1.2E-109
	Rcont	s.u.	1.83	-0.096	2.083	0.009	3365	3375	4.8E-03	9.8E-70
	Ssunset	µm/min	0.22	0.032	0.140	0.344	-1979	-1970	5.1E-81	6.9E-132
	Ssunrise	µm/min	0.07	0.001	0.067	0.001	-2451	-2442	3.4E-01	7.0E-64
	deltaT_start	min	76	-9.896	101.828	0.075	9537	9546	3.0E-16	8.9E-119
	deltaT_min	min	852	2.729	845.332	0.006	9576	9585	2.5E-02	0.0E+00
FL	µm	-6	1.126	-9.203	0.034	6479	6489	4.6E-08	5.2E-42	
Ψsol (kPa)	DG	µm	66	0.058	72.517	0.073	8598	8608	1.6E-15	2.7E-227
	DG2	µm	67	0.054	73.097	0.068	8549	8558	1.8E-14	4.4E-237
	DC	µm	-107	0.033	-103.455	0.016	9232	9242	1.8E-04	1.2E-271
	deltaT_cont	min	405	-0.046	400.061	0.010	10196	10205	2.7E-03	0.0E+00
	Scont	µm/min	-0.26	0.000	-0.257	0.002	-1488	-1478	1.5E-01	0.0E+00
	DdemiC	µm	-51	0.019	-48.786	0.019	8183	8193	5.5E-05	8.5E-232
	S_demi_cont	µm/min	-0.25	0.000	-0.244	0.005	-1294	-1284	3.9E-02	5.6E-283
	Rcont	s.u.	1.83	0.000	1.845	0.000	3373	3383	6.3E-01	1.5E-118
	Ssunset	µm/min	0.22	0.000	0.222	0.002	-1616	-1607	2.0E-01	6.0E-300
	Ssunrise_1_1	µm/min	0.07	0.000	0.068	0.001	-2452	-2442	2.7E-01	7.5E-136
	deltaT_start	min	76	-0.022	73.457	0.005	9600	9609	4.1E-02	1.8E-137
	deltaT_min	min	852	-0.070	844.930	0.049	9537	9547	4.5E-11	0.0E+00
FL	µm	-6	0.022	-3.861	0.168	6350	6360	2.3E-36	1.3E-23	

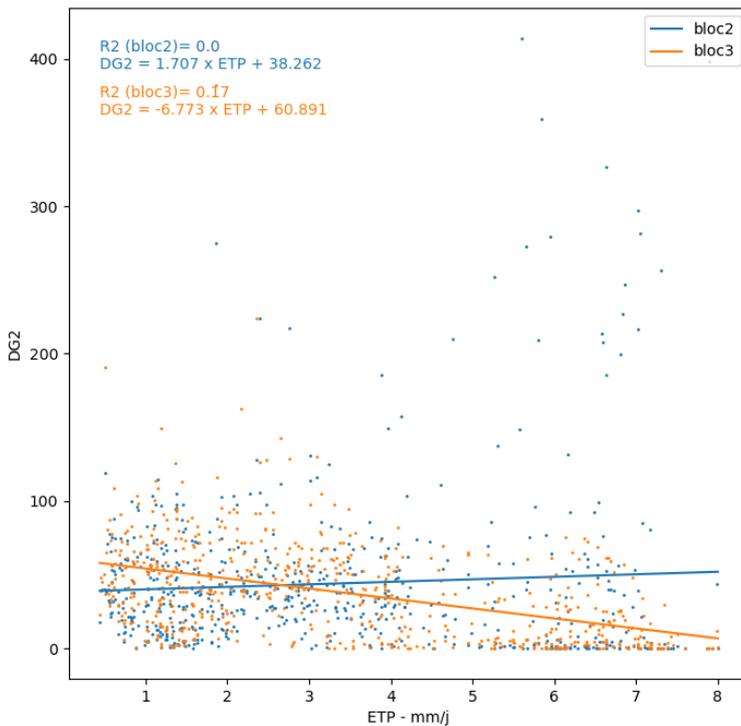


Figure 23 : Régression linéaire de la croissance en rayon DG2 en fonction de l'ETP (dispositif portugais)

D'autre part, on constate une corrélation négative relativement forte, quel que soit le dispositif entre les traits relatifs à la contraction et la pente au coucher du Soleil. Ensuite, pour DG*, on constate une corrélation négative avec le temps de contraction (ΔT_{cont}) et le moment du minimum (ΔT_{min}), qui est d'ailleurs plus forte au Portugal qu'au Congo (-0.55 contre -0.35 respectivement en moyenne sur les deux traits). Lorsqu'on passe sur le trait DG2, on voit cette corrélation diminuer surtout pour le Portugal. Cela indique que l'on capte l'effet de la saison : la saison estivale est corrélée avec une plus faible disponibilité en eau, de longue journée et une croissance plus faible. Enfin, on constate que le ratio de contraction, A_{cont} , n'est corrélé avec peu de trait.

3) Normes de réaction

Dans cette partie, nous présentons 4 modèles : les deux premiers sont des modèles à un facteur, linéaire et log-normal et les deux suivants sont les mêmes modèles mais avec l'ensemble des facteurs (cf Matériel et méthode). Nous présentons dans un premier temps les modèles simples pour visualiser plus facilement, en particulier pour le modèle log-normal, l'effet des variables forçages ETP et Ψ_{sol} sur un trait donné.

i. Modèle linéaire simple

Nous avons reporté dans le tableau 6 (dispositif congolais) et en Annexe 11 (dispositif portugais) l'ensemble des coefficients d'un modèle simple de la forme $y = ax + b$. Des exemples graphiques de régression sont donnés en annexe 10 (dispositif congolais). On constate des R^2 relativement faibles pour la plupart des traits ce qui témoigne le côté très multifactoriel de ces traits. Pour l'ETP, les régressions sont de meilleure qualité que pour le Ψ_{sol} globalement sauf pour le trait FL, où le R^2 pour ce trait est bien supérieur aux autres traits : 0.16 au Congo, 0.68 et 0.48 pour le bloc I et NI au Portugal. Remarquons comme on peut le voir en Annexe 10-F, beaucoup de journées ont un FL moyen proche de zéro, par conséquent, cela a tendance à minimiser les résidus. De plus, la régression ne repose que sur quelques dizaines de journées. Entre les deux modalités d'irrigation au Portugal, rappelons qu'il est difficile de se baser sur le Ψ_{sol} pour comparer les deux modalités ensemble comme nous avons pu l'expliquer précédemment.

Pour les traits de contraction, les résultats sont cohérents avec les attendus : plus la demande est forte, plus la contraction (en absolue) est importante (Annexe 10-A). Pour la croissance en rayon DG2, il est intéressant de constater que celle-ci a une légère tendance à augmenter avec l'ETP bien que le R^2 ne soit que de 0.07 au Congo (Annexe 10-C) alors que celle-ci est constante pour le bloc I et négative pour le bloc NI sur le dispositif portugais. On observe aussi des traits où le comportement est complètement indépendant des variables de forçage, en particulier les traits liés au lever du soleil (ΔT_{start} et $S_{sunrise}$ - Annexe 10-E). C'est donc peut-être au niveau individuel que se jouent les différences. Concernant S_{sunset} , il semblerait se comporter comme les traits de contraction. Nous avons montré précédemment qu'il était corrélé donc c'est cohérent.

ii. Modèle « log-normal » à une variable explicative

Dans un second temps nous nous sommes aperçus que pour le Ψ_{sol} en variable de forçage, pour les traits de contraction, on pouvait visualiser une tendance en cloche. Cette tendance est plus marquée au Portugal. Nous avons donc ajusté un modèle issu d'une fonction log-normale, nous permettant d'accéder à trois paramètres : le Ψ_{sol} critique (x_{max}), une contraction maximale Y_{max} et un coefficient K traduisant la forme de courbure (voir Matériel et Méthode).

Nous pouvons voir sur la figure 24, que l'ajustement d'un modèle log-normale « transformé » est de bien meilleure qualité pour le dispositif portugais que pour le dispositif congolais. Néanmoins, nous avons testé le modèle pour différents paramètres de départ sur le dispositif congolais et on arrive toujours à un maximum et un Ψ_{sol} critique qui est cohérent tout de même. Ainsi, nous avons utilisé ce type de modèle pour les traits de contraction.

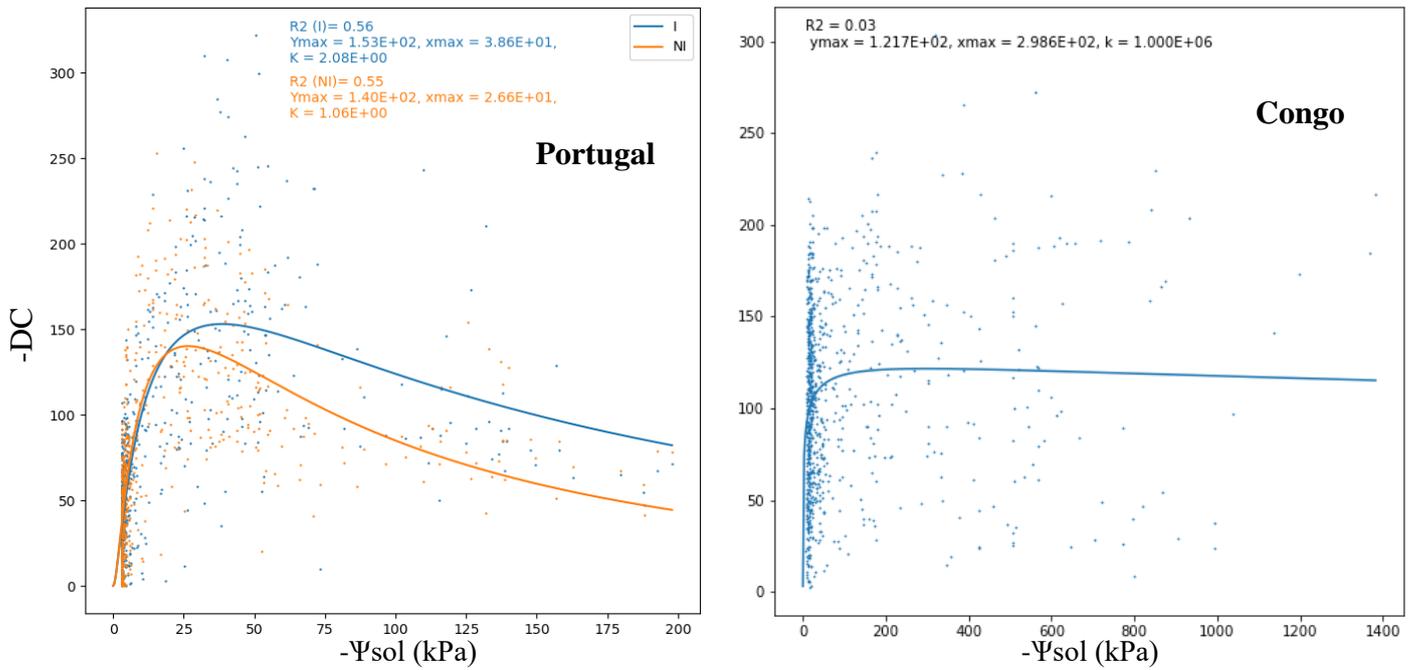


Figure 24 : Ajustement d'un modèle log-normal sur le trait DC en fonction du Ψsol (dispositif portugais à gauche et dispositif congolais à droite)

Tableau 7 : Résultats d'ajustement du modèle « log-normal – linéaire complet » pour les trois dispositifs pour les traits non linéaires (ETP en mm, Ψsol en kPa et le temps en nombre de jours depuis le début du jeu de données). Ψsol_Ymax est dans l'unité du trait, Ψsol_xmax est en kPa et Ψsol_k est sans dimension

Dispositif	Trait	Moyenne	Coefficients						R2	AIC	BIC	Comparaison modèle linéaire	
			ETP	Ψsol_Ymax	Ψsol_xmax	Ψsol_K	ETP*Ψsol	temps				Gain R2	Gain BIC
Congo	DC	107	21.0	56.9	119.2	2.8	0.033	0.045	0.63	5945	5974	+0.11	-2676
	DdemiC	51	10.1	32.8	109.8	2.6	0.019	0.014	0.55	5075	5103	+0.13	-2657
	S_demi_C	0.248	0.042	0.182	98.4	4.8	7.3E-05	2.9E-05	0.49	-4286	-4257	+0.12	-2597
	Scont	0.259	0.042	0.163	100.5	6.6	6.1E-05	6.0E-05	0.55	-4589	-4560	+0.10	-2591
Portugal I	DC	4513	14.6	172.4	197.9	25.5	-0.197	-0.005	0.63	4486	4513	+0.06	-1857
	DdemiC	3889	8.1	87.0	126.8	6.9	-0.090	-0.007	0.63	3862	3889	+0.08	-1882
	S_demi_C	-3120	0.018	0.416	197.9	112.4	-3.5E-04	-9.6E-05	0.66	-3146	-3120	+0.10	-1843
	Scont	-3322	0.017	0.373	197.9	172.9	-3.6E-04	-6.6E-05	0.65	-3348	-3322	+0.09	-1825
Portugal NI	DC	4208	14.9	69.9	20.2	0.6	-0.028	-0.022	0.69	4182	4208	+0.01	-1769
	DdemiC	3623	9.1	41.6	21.8	0.4	-0.009	-0.014	0.71	3596	3623	+0.03	-1807
	S_demi_C	-3145	0.024	0.249	31.0	5.0	-1.0E-04	-1.7E-04	0.66	-3172	-3145	+0.03	-1735
	Scont	-3415	0.018	0.219	24.3	4.4	-7.9E-05	-1.3E-04	0.62	-3442	-3415	+0.02	-1720

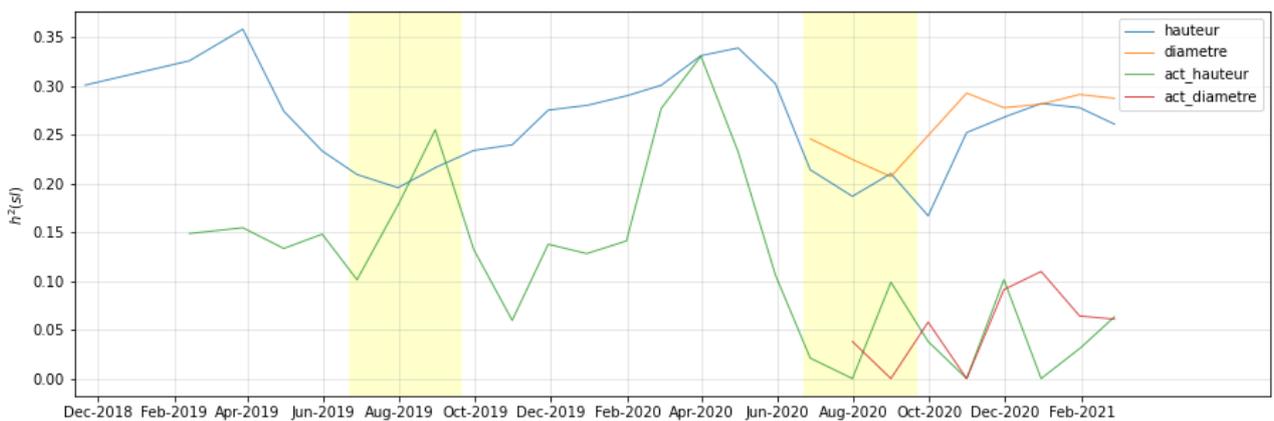


Figure 25 : Evolution de l'héritabilité au sens large pour les traits classiques (dispositif portugais)

iii. Modèle linéaire « complet »

Pour chaque trait nous avons testé le modèle linéaire avec ou sans le terme d'interaction et avec ou sans le temps pour confirmer s'il était plus pertinent de conserver ces termes sachant qu'il faut que cela soit le même modèle appliqué à tous les individus pour pouvoir les comparer ensuite dans les parties suivantes. Les résultats d'ajustement du meilleur modèle (en se basant sur le BIC ou le R^2 ajusté) parmi les 4 pour chaque trait sont indiqués en Annexe 12 pour les deux dispositifs. Rappelons que pour être homogène avec le modèle log-normal ensuite, nous avons mis la variable Ψ_{sol} en absolue. Globalement pour les variables Ψ_{sol} et ETP, on a les mêmes tendances, nous ne reviendrons pas dessus. En revanche pour l'interaction et le temps, on peut voir qu'il y a beaucoup de situations où ces variables sont significatives. Si on compare les coefficients du modèle complet avec le modèle mono-factoriel, on observe une diminution parfois importante de certains coefficients au profit de l'interaction et du temps, par exemple avec $DG^*/DG2$. Les R^2 du modèle sont au minimum de 0.12 pour le Congo sauf pour Acont, tandis que pour le Portugal, on a toujours des traits relativement mal expliqués avec DG pour le bloc I, deltaT_start et Acont. Sur ces résultats, nous avons donc décidé de conserver l'ensemble des termes du modèle linéaire tel que présenté dans le Matériel et Méthode pour continuer l'analyse des données.

iv. Modèle « log-normale – linéaire complet » pour les traits de contraction

Pour les traits pour lesquels nous avons identifié qu'un modèle log-normal transformé s'y adaptait davantage, nous avons rajouté de manière linéaire les autres variables explicatives ETP, $ETP*\Psi_{sol}$ et temps (Tableau 7) sans constante (voir Matériel et méthode). Nous pouvons voir qu'il y a un gain du R^2 jusqu'à 13 % (Annexe 12 et Tableau 7) et une baisse du BIC (par rapport à un modèle linéaire). Par ailleurs, nous avons regardé l'impact de la prise en compte d'une constante dans le modèle, pour le Portugal, le R^2 est même moins fort (de 1 à 2 %) avec la constante et pour le Congo, il y a une hausse de 1 % maximum. Cela conforte notre hypothèse de ne pas l'intégrer dans le modèle. On note aussi des coefficients bien meilleurs pour la partie non linéaire pour le Congo concernant le Ψ_{sol} , par rapport à un modèle à une variable explicative (en particulier le k qui ne tend plus vers $+\infty$). Il faut interpréter Ψ_{sol_Ymax} comme une contraction maximale lorsque $ETP = 0$. Si on considère une ETP de 3 mm, on a $DC_{max} \approx 21 \times 3 + 57 = 120 \mu m$, qui est atteint à Ψ_{sol_xmax} , pour le dispositif congolais par exemple (en négligeant le terme d'interaction et du temps), ce qui est cohérent.

Pour la suite des analyses, nous avons donc employé le modèle log-normal - linéaire complet (avec l'ETP et l'interaction) pour les traits de contraction spécifiquement

B. Dispositif portugais : hérabilité et valeurs clonales

1) Analyse de variance et hérabilité au sens large (H^2)

Avec un modèle appliqué journée par journée ou mois par mois pour les traits de croissance classique, nous avons pu obtenir une H^2 en fonction du temps (Figure 25 et Annexe 13 pour les traits de micro-fluctuations avec deux exemples). Pour les traits de croissance classique, en particulier la hauteur, on peut distinguer une certaine périodicité avec une H^2 qui atteint un maximum en fin de période printanière et un minimum en fin de période estivale. Ainsi, en bonne condition, les différences génétiques sur la hauteur s'exprimeraient davantage. Pour le diamètre, il semblerait qu'il y ait cette tendance bien que nous n'ayons pas beaucoup de données. Concernant l'accroissement en hauteur, difficile de faire un lien avec le moment de l'année. En revanche on constate, une baisse globale (à l'échelle de plusieurs années) de l' H^2 de l'accroissement en hauteur et de la hauteur.

Pour les traits de micro-fluctuations, les H^2 sont relativement faibles en moyenne (Tableau 8) : entre 0.03 et 0.13. Ensuite, il faut souligner la forte hétérogénéité de H^2 au cours du temps

Tableau 8 : Synthèse des résultats des ANOVA journalières de manière générale et par saison (ainsi que l'héritabilité moyenne). La moyenne des p-valeurs a été réalisée après transformation log ($Moyenne_{p\text{-valeur}} = e^{moy(\ln(p\text{-valeurs}))}$). (n.s. : non significatif)

Variable	General				Par saison											
	P_valeur			h ² _sl	P_valeur											
	Saison Trait	bloc	clone		bloc*clone	bloc				clone				bloc*clone		
E1				E2		NE1	NE2	E1	E2	NE1	NE2	E1	E2	NE1	NE2	
DC	2E-7	2E-4	2E-2	0.13	7E-20	1E-12	1E-5	6E-3	3E-7	4E-6	1E-4	3E-2	6E-4	7E-4	n.s.	n.s.
DG*	1E-14	2E-4	6E-3	0.09	1E-40	1E-25	7E-10	3E-7	3E-5	2E-5	6E-5	6E-3	3E-4	3E-5	2E-2	4E-2
DG2	2E-12	5E-4	2E-2	0.1	1E-35	2E-29	2E-9	8E-7	1E-3	1E-5	6E-5	8E-3	1E-3	2E-5	3E-2	n.s.
DdemiC	3E-6	1E-3	3E-2	0.1	6E-16	6E-10	2E-5	2E-2	3E-6	1E-5	2E-3	5E-2	1E-3	1E-3	n.s.	n.s.
FL	1E-13	2E-8	1E-5	0.11	4E-33	5E-10	5E-8	2E-9	1E-7	6E-14	1E-4	1E-3	4E-6	2E-8	2E-3	1E-2
Acont	2E-2	2E-1	2E-1	0.03	8E-5	9E-3	1E-2	n.s.	3E-2	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
S_demi_C	6E-5	2E-3	3E-2	0.09	5E-12	6E-7	1E-4	4E-2	8E-6	5E-5	3E-3	n.s.	1E-3	1E-3	n.s.	n.s.
Scont	1E-5	8E-4	3E-2	0.11	1E-13	1E-8	1E-4	1E-2	5E-6	5E-5	3E-4	4E-2	1E-3	1E-3	n.s.	n.s.
Ssunrise	2E-3	6E-3	9E-2	0.09	7E-5	1E-4	2E-3	7E-3	2E-4	1E-3	5E-3	3E-2	n.s.	6E-3	n.s.	n.s.
Ssunset	5E-6	5E-3	4E-2	0.08	9E-14	2E-8	1E-5	3E-3	8E-5	3E-4	5E-3	n.s.	1E-3	5E-3	n.s.	n.s.
deltaT_cont	7E-6	2E-2	1E-1	0.07	1E-15	6E-12	2E-3	9E-3	4E-4	3E-2	2E-2	n.s.	2E-2	5E-2	n.s.	n.s.
deltaT_min	2E-6	9E-3	9E-2	0.08	4E-15	3E-14	3E-4	1E-2	4E-5	8E-3	5E-3	n.s.	1E-2	1E-2	n.s.	n.s.
deltaT_start	3E-3	4E-2	2E-1	0.06	2E-7	1E-4	1E-2	n.s.	4E-3	n.s.	4E-2	n.s.	2E-2	n.s.	n.s.	n.s.

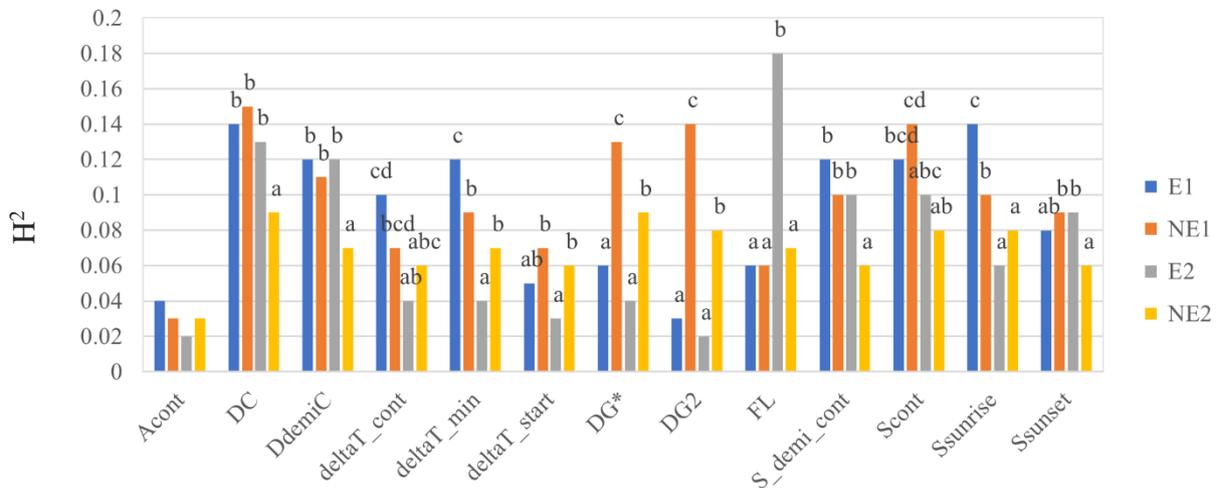


Figure 26 : Héritabilité des traits journaliers moyennée par saison. Les lettres indiquent les groupes issus d'un test de comparaisons multiples de Tukey ou de Games-Howell (hétéroscédasticité) lorsque l'analyse de variance était significative.

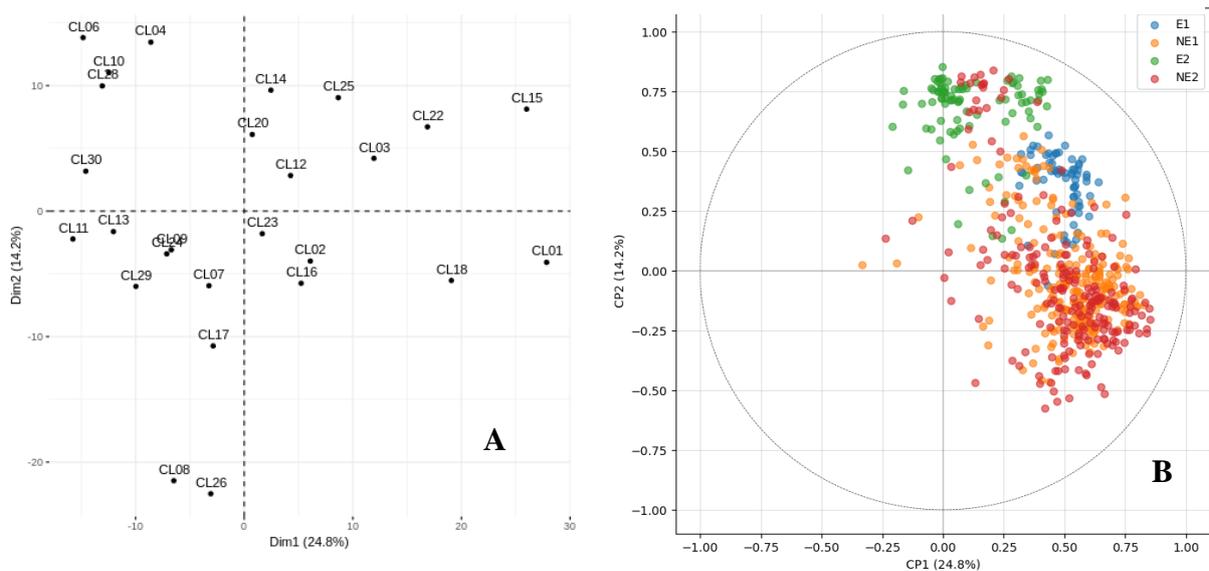


Figure 27 : Graph des individus (A) et des variables (B) d'une ACP sur les valeurs clonales journalières en modalité NI pour DC. Le graph des variables de l'ACP a été volontairement représenté par des points au lieu de flèches pour faciliter la visualisation. Les couleurs du graph B correspondent aux saisons.

(Annexe 13) où il est assez difficile de dégager des tendances. Rappelons que l' H^2 pour ce type de trait n'est estimée qu'à partir de 2 à 3 individus par bloc alors que pour les traits classiques, on avait de 3 à 5 individus par blocs (cf. Matériel et Méthode). Si on ne se concentre que sur les grandes tendances (Figure 26), on constate aussi une tendance à la baisse entre la deuxième et la première année (respectivement aux saisons ou non). En saison E, on a des H^2 moins fortes qu'en saison NE, pour DG* ou DG2, ce qui semble a priori cohérent avec les résultats précédents, mais aussi pour ΔT_{start} . Pour les traits de contraction, il y aurait soit aucun effet de la saison, soit une petite tendance à la baisse en période NE pour certains traits. Enfin pour le trait, FL, il est représenté en dehors des périodes estivales que par très peu de journées. Cependant, il indique qu'il y a des différences génétiques notables qui s'expriment en NE2. C'est à cette période que des clones sont morts en condition NI.

Concernant les facteurs testés (Tableau 8 et Annexe 14), nous pouvons voir que l'effet bloc est significatif pour tous les traits (classiques et de micro-fluctuations) dans la grande majorité des cas. Pour l'effet clone, c'est la même chose, à part en NE2, où celui-ci diminuerait, ce qui est cohérent avec une chute d' H^2 globale. Enfin pour l'effet de l'interaction, elle est bien plus significative en période E qu'en période NE, ce qui est cohérent avec le fait que c'est à cette période que les deux modalités se différencient. On peut cependant remarquer que pour l'accroissement en diamètre, *a contrario*, on a une interaction significative en période NE et non significative en E.

Nous avons aussi calculé les héritabilités sur les paramètres des normes de réaction (Annexe 15). Les H^2 les plus fortes sont obtenues pour les pentes par rapport à la variable de forçage ETP mais aussi avec la constante. On remarque aussi une héritabilité de plus de 0.2 avec le paramètre Ψ_{sol_xmax} (potentiel critique) pour Scont seulement.

2) Description des valeurs clonales

Nous avons calculé la matrice de distance entre les valeurs clonales par trait, par bloc ou non (Annexe 16). Sur les deux exemples, on peut déjà remarquer la structuration complètement différente entre les blocs pour un même trait et entre les traits. Avant d'aller plus loin dans ce type d'analyse, nous nous sommes interrogé sur ce que représentait notre valeur clonale étant donné que c'est une moyenne de 3 ou 5 individus (par modalité d'irrigation) pour les traits de micro-fluctuations et les traits classiques respectivement, ce qui est relativement faible. En Annexe 17, nous pouvons voir que pour DG2, il y a tout de même une plus forte proximité entre les individus de mêmes génotypes, mais pour certains génotypes, on a des individus qui ne ressemblent pas à leur clone respectif mais plus à d'autres ou du moins sont très distants entre eux (ex : CL23). De plus, la « distance limite » qui sépare les individus d'un même génotype des individus de génotypes différents est relativement difficile à visualiser, et aucun groupe de génotypes ne se distingue clairement pour l'ensemble des traits (résultats non montrés).

Aussi, on aurait pu envisager de faire une distance moyenne (des différents traits) entre les individus mais ce manque de clarté pour un même trait et surtout entre les traits dans la structuration des individus nous empêche de le faire (l'idéal aurait été d'avoir des comportements tranchés). Nous avons donc continué la suite de l'analyse des valeurs clonales trait par trait.

Pour chaque trait et modalités d'irrigation, nous avons réalisé une ACP afin de comprendre les spécificités (« comportement type ») des groupes de clones formés pour certains traits. Pour DC pour la modalité NI (Figure 27), on arrive à distinguer deux groupes d'individus dans les valeurs extrêmes : les clones 26 et 8, et les clones 6, 4, 10 et 28. Pour le reste, on aurait plutôt un gradient¹. Nous avons pris cet exemple, car c'est un des quelques cas où on arrive à donner un sens pour les axes. Nous avons en effet ségrégué les variables, correspondant à une journée, selon

¹ A titre de comparaison, le dendrogramme des valeurs clonales pour la modalité NI est donné en Annexe 20).

Trait	DC								
	Saison	E1		NE1		E2		NE2	
	Clone/bloc	bloc2	bloc3	bloc2	bloc3	bloc2	bloc3	bloc2	bloc3
CL01	-103.8	-62.0 ***	-39.7	-43	-132.3	-111.9 *	-47.9	-44.6	
CL02	-126.1	-152.1 ***	-69.4	-76.8	-138.5	-94.8 ***	-46.4	-41.3	
CL03	-145.6	-118.0 **	-78.6	-69.0 *	-132.8	-84.2 ***	-50.8	-33.4 ***	
CL04	-164.2	-127.8 **	-92.1	-83.3	-166.8	-70.8 ***	-163.9	-59.3 ***	
CL05	-174.8	-159.8	-78.5	-85.5	-250.1	-150.4 ***			
CL06	-172.5	-96.7 ***	-89.2	-88.4	-129.3	-88.2 ***	-72.7	-68.4	
CL07	-136	-137.9	-68.9	-74.4	-101.2	-120.7 *	-60.4	-56.8	
CL08	-150.2	-180.2 **	-76.6	-80.5	-134	-146.2	-63.7	-56.7	
CL09	-160.6	-134.7 **	-102.2	-80.2 ***	-139.2	-112.3 *	-79	-55.6 ***	
CL10	-147.5	-133.2	-77.6	-91.2 *	-137	-81.4 ***	-53	-54.6	
CL11	-111.1	-124.3	-59.6	-93.8 ***	-102.1	-130.9 **	-37.5	-65.3 ***	
CL12	-121.9	-124	-49	-67.5 ***	-108.5	-93.8	-54.8	-46.5 *	
CL13	-136.6	-149.2	-63.6	-83.8 ***	-141.5	-115.4 *	-67.8	-61.3	
CL14	-148.3	-100.9 ***	-69.2	-71.4	-125.9	-95.1 *	-46.5	-54.7 .	
CL15	-124	-91.8 ***	-48.9	-55.9 .	-116.7	-76.8 ***	-49.9	-22.7 ***	
CL16	-143.4	-129.3 *	-50	-68.3 ***	-127.1	-104.6 **	-22.5	-50.0 ***	
CL17	-124.2	-149.8 **	-63.2	-78.8 ***	-109.5	-116.2	-55.9	-49.3 .	
CL18	-120.3	-115.8	-63.4	-57.6	-111.3	-128.8 .	-51.7	-36.7 ***	
CL19	-144.6	-104.8 ***	-56.1	-67.7 *	-145	-152.1			
CL20	-170.5	-122.9 ***	-75.4	-76.4	-140	-90.1 ***	-129	-28.4 ***	
CL21	-181.7	-145.5 **	-84.8	-96.8 .	-188.9	-187.9			
CL22	-100.5	-89.8	-66.1	-64.6	-71	-75	-37.2	-33.2	
CL23	-134.4	-140.8	-71.3	-75.5	-111.5	-109.2	-62.9	-52.1 *	
CL24	-153.1	-185.9 ***	-72.1	-77.4	-121	-98.1 .	-63.2	-50.4 **	
CL25	-125.4	-137	-80	-63.7 ***	-99.9	-58.5 ***	-72.1	-38.2 ***	
CL26	-145.1	-125.0 **	-72.1	-71.7	-164.4	-176.6	-50.5	-58.7 .	
CL27	-148.9	-134.5	-61.9	-84.9 ***	-150.2	-92.3 ***			
CL28	-136.4	-124.6	-82.8	-83.8	-96.1	-92.1	-58.7	-65.5 .	
CL29	-138.8	-163.9 *	-71.7	-87.4 **	-122.9	-118.2	-96.4	-132.7 **	
CL30	-130.9	-150.0 *	-73	-83.4 .	-141.7	-103.2 ***	-61.6	-66.1	

Tableau 9 : Comparaison des valeurs clones moyennes pour le trait DC entre les deux modalités d'irrigation (test de comparaison de Student). Lorsque la moyenne du bloc NE1 est supérieure (différence significative) au bloc E1, la case est colorée en vert et en rouge lorsque c'est l'inverse.

les saisons et pour ce trait, nous pouvons voir que l'E2 correspond plus à la CP2 alors que les autres saisons correspondent à la CP1. Ce regroupement des variables journalières en saison, nous indique qu'il y a une corrélation temporelle de ce trait au sein d'une saison. Cette corrélation temporelle se visualise évidemment encore plus avec les traits classiques comme la hauteur (Annexe 19). Quant à la corrélation intersaison, les périodes non estivales (NE) sont plus corrélées que les périodes estivales. La CP2, nous indique qu'en E2, les individus avec une valeur de contraction forte ne sont pas les mêmes qu'en période non estivale. L'écart entre E1 et E2, indique que les traits journaliers que l'on mesure reflète certes un trait fonctionnel mais est aussi un trait évoluant avec l'âge de l'arbre. Notons qu'en E2, le Ψ_{sol} a été relativement plus bas qu'en E1 mais malgré cela, s'il y avait indépendance de l'âge de l'arbre, alors les nuages auraient dû davantage se recouper, au moins pour les débuts de saison estivale. En annexe 18, nous avons mis les résultats de la même analyse (DC) mais avec la modalité I. Pour le graph des variables (graphique B), on observe le même phénomène mais moins marqué. Cette fois-ci les nuages entre E1 et E2 se recouper davantage.

Pour revenir sur les individus (Figure 27-A), on peut distinguer des comportements différents : par exemple, le clone 26 présente en condition NI, une contraction relativement plus faible (en absolue) en période non estivale mais très forte en saison estivale, alors que le clone 30, par exemple, présente une contraction relativement forte en saison non estivale mais une contraction relativement moyenne en période estivale. Aussi, on peut voir que le clone 8, qui a des contractions fortes en saison estivale en NI par rapport aux autres individus, a des contractions plus modérées en I, alors que le clone 30 aurait presque une tendance inverse : contractions fortes en I et modérées en NI (toujours en relatif par rapport aux autres individus). On note aussi que la part de variance expliquée par les deux premiers axes dépassent à peine les 30 % pour la plupart des traits. Cependant, le nombre de variables est compris entre 700 et 800, donc représenter 30% de la variabilité d'un nombre si important de variables avec deux axes n'est pas si décevant. Par ailleurs, le fait qu'on aurait pour DC en condition NI, une ségrégation entre E2 et les autres saisons n'est pas du tout une généralité : nous avons aussi effectué les ACP directement sur les valeurs individuelles (Annexe 21 pour DC en NI), et là, les variables se différencient d'une autre manière. Ce qui faut donc retenir, c'est surtout qu'il y a un effet année sur les saisons. L'absence de différences majeures, et la non-cohérence entre les structurations (dendrogrammes) pour les deux modalités d'irrigation, nous ont rapidement conduit à étudier les différences inter-clonales par bloc. Ainsi, nous avons déjà commencé à parler des IGE mais nous allons maintenant les caractériser davantage dans les paragraphes suivants.

3) Etude des IGE

a) *IGE irrigation*

Pour l'effet de l'irrigation, nous allons prendre seulement l'exemple de DC (Tableau 9) puisqu'à chaque fois tous les cas de figure sont présents. Une majorité de clone présente des contractions inférieures en valeur absolue en période estivale pour la modalité NI par rapport à la modalité I. Il y a des clones qui sont parfois indifférents à la modalité d'irrigation (ex : clone 22,23,28) pour au moins 3 périodes sur les 4. D'autres, qui présentent des inversions de classement entre périodes estivales et non estivales (clone 16 ou 19). D'autres encore présentent une inversion de classement entre la première et la deuxième saison estivale (clones 2 et 30). Pour les traits classiques, nous allons seulement étudier l'accroissement en hauteur (Annexe 22). Pour ce dernier, on peut voir que des différences entre modalité d'irrigation s'expriment pour certains clones, de manière significative en saison estivale alors que pour d'autres c'est plutôt en période NE.

b) *Normes de réaction.*

Nous avons modélisé les normes de réaction pour tous nos traits avec un modèle linéaire ou un modèle « log-normal – linéaire » pour les traits de contraction comme nous avons pu le faire précédemment sur l'individu « moyen ». Comme nous avons plus de deux paramètres pour

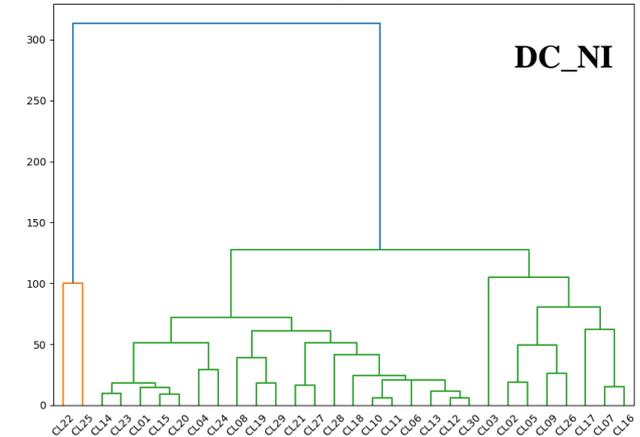
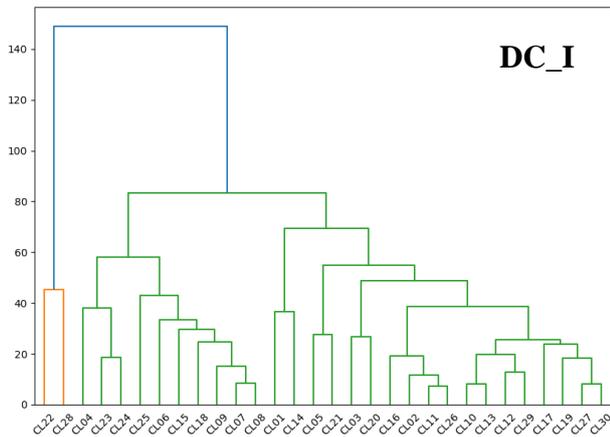
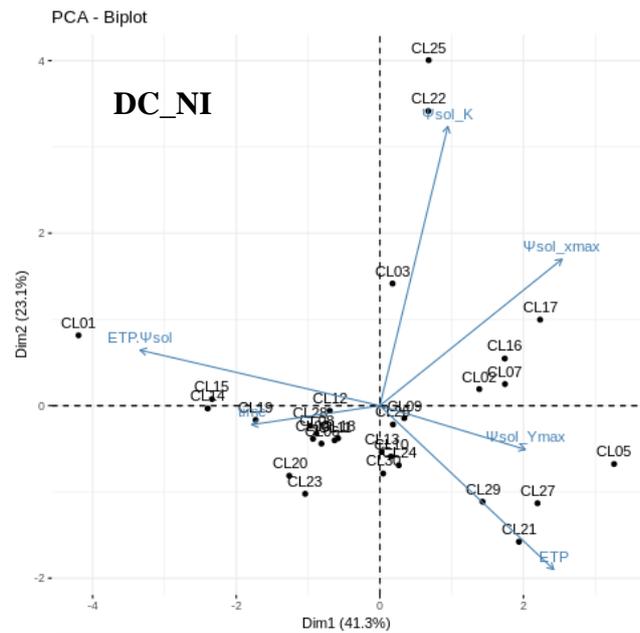
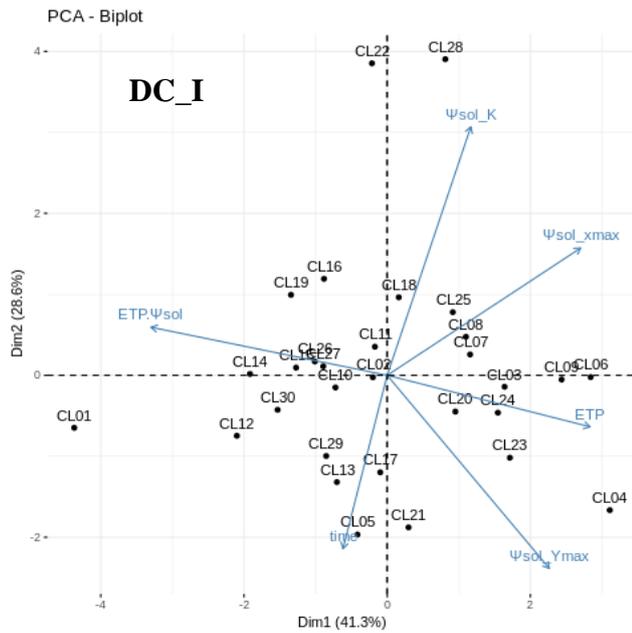


Figure 28 : Graphiques combinés des individus et des variables pour le trait DC selon les deux modalités d'irrigation (en haut).
 Arbre de distance (UPGMA) sur le même jeu de données (en bas).
 Les variables de l'ACP correspondent aux coefficients issus d'un modèle log-normal – linéaire appliqué sur les normes de réaction (voir Matériel et Méthode). Nous rappelons que les variables de contraction et le Ψ_{sol} ont été passés en absolu

caractériser chaque individu, nous avons réalisé comme précédemment des arbres de distance et des ACP pour visualiser la structuration de nos clones selon les différents paramètres issus du modèle employé.

Nous pouvons constater qu'avec les normes de réaction, on distingue, cette fois-ci des groupes de clones avec des comportements tranchés. Par exemple pour le trait DC (Figure 28), on peut voir que les clones 1,22,25 et 28 et éventuellement 5 se distinguent des autres clones, si on regarde globalement. Si on compare les deux modalités d'irrigation, on peut voir que le clone 28 se distingue des autres individus pour modalité I mais pas pour la modalité NI. Sur les variables, on remarque la corrélation négative entre l'ETP et l'interaction ETP* Ψ_{sol} . Autrement dit, des clones qui ont leur plasticité vis-à-vis de l'ETP modulé par le Ψ_{sol} , sont relativement moins plastiques globalement vis-à-vis de l'ETP. Pour les coefficients relatifs à la variable de forçage Ψ_{sol} , on observe une corrélation négative modérée entre le coefficient K et le Y_{max} . Nous expliquons cela par la forme « forcée de la courbe » : lorsque les K sont très élevés, la courbe est obligée de s'aplatir pour s'ajuster (cf figure dans M&M). Le coefficient x_{max} semble plus corrélé à l'ETP que les autres coefficients du Ψ_{sol} . Il est intéressant de mentionner que les clones 5, 21, 27 et 29 sont 4 clones parmi les 7 qui sont morts (4 individus sur 5) fin été 2020 sur le bloc NI. Les 3 clones sur les 7 restants sont les clones 4, 19 et 20, et le clone 4 en modalité I présente un comportement similaire. Ces clones se caractérisent donc par une forte plasticité vis-à-vis de l'ETP, un Ψ_{sol} critique élevée (x_{max}), et un Y_{max} élevé par rapport aux autres individus. Par déduction, si on prend les clones à l'opposé (clones 1,14,12,30), on peut supposer que nous avons des clones plus tolérants au stress hydrique. Cependant, nous avons aussi le clone 19 qui fait partie des clones morts, donc ce n'est pas non plus généralisable. Enfin, les dendrogrammes (ou arbre de distance) nous indiquent que parmi ces clones morts, par exemple, ils ne sont pas si proches que cela entre eux (ex : clone 5 et 27). Nous avons aussi joint les données brutes de cette ACP (Annexe 23).

Pour les autres traits, nous avons mis les résultats en annexe 24. Les traits de contraction en dehors de DC apportent une information plus ou moins similaires, tandis que les autres traits font émerger d'autres groupes et d'autres tendances. On peut en effet remarquer le facteur temps qui semble, à lui seul, représenter une part importante de la variabilité en situation irriguée, en particulier pour les traits de temporalité (deltaT_cont, deltaT_min, deltaT_start) ou encore Ssunrise, c'est-à-dire que l'on retrouve les variables de forçage climatiques sur la CP1 et en CP2, on a le temps principalement (et la constante) qui vient différencier les clones en situation irriguée. Nous avons donc pour ces traits deux facteurs principaux qui différencient les clones : l'âge de l'arbre d'un côté et les variables de forçage de l'autre.

Par ailleurs, en situation NI pour le trait deltaT_min, on retrouve nos clones morts en fin d'été 2020 qui présentent une forte pente par rapport au temps, c'est-à-dire que le pic du minimum est beaucoup plus tard pour ces individus sur la fin de notre jeu de données.

Ces approches de normes de réaction traduisent donc beaucoup mieux les phénomènes que les méthodes précédentes, nous allons voir maintenant, s'il y a un lien avec les traits classiques « intégrateurs ».

4) Corrélation des valeurs clonales entre traits de micro-fluctuations et traits classiques

Nous avons représenté les corrélations entre les paramètres des modèles sur les normes de réaction et les traits de croissance pour la modalité I (Annexe 25) et NI (Figure 29). Globalement, nous constatons que les corrélations avec accroissements ne présentent pas de tendance temporelle mis à part peut-être en saison estivale pour quelques traits contrairement aux traits de hauteur/diamètre. Ce qui est plutôt logique car il y a une forte dépendance temporelle de ces derniers traits. Les plus fortes corrélations sont observées avec les paramètres relatifs à l'ETP et la pente avec le temps. Pour ce dernier, c'est surtout avec les traits de temporalité qu'on observe des corrélations (négatives) fortes. Ainsi, pour ces traits, les plus grands arbres ou présentant des

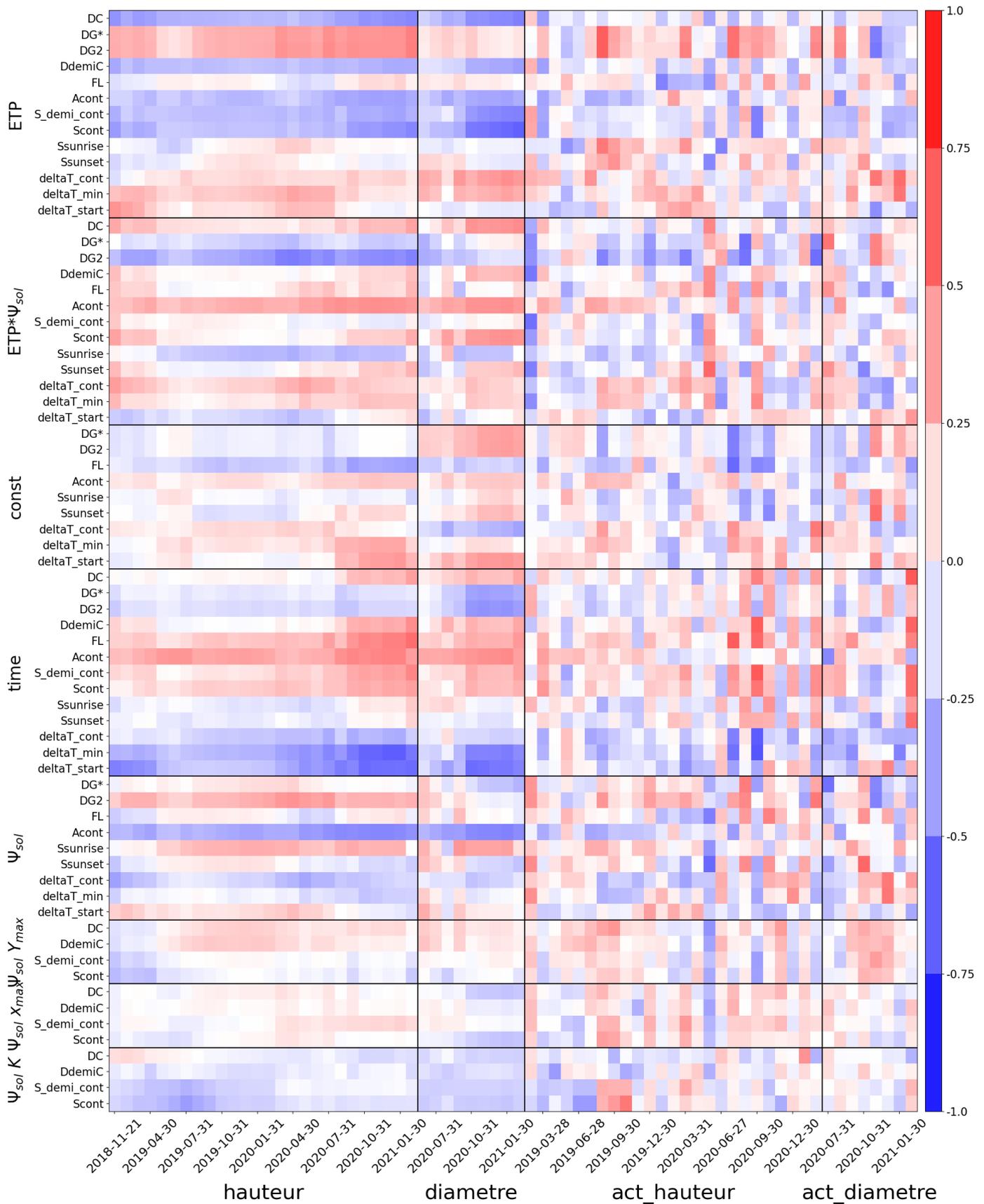


Figure 29 : Heat map des corrélations entre les **paramètres des modèles des normes de réaction** et les traits classiques de croissance (act : accroissement) basé sur les valeurs clonales de la modalité **NI**

accroissements en hauteur important ont une pente vis-à-vis du temps plus faible par rapport aux autres individus. Pour les pentes relatives à l'ETP, on constate que les arbres les plus hauts sont corrélés négativement avec la pente de DC. Ainsi, les clones morts qui se positionnaient sur des valeurs élevées de pentes vis-à-vis de l'ETP sont donc potentiellement moins hauts finalement. En vérifiant sur les données brutes, on confirme en effet cela sur les dernières données où ils étaient encore en vie. Nous avons aussi une corrélation entre la pente de DG*/DG2 avec l'ETP et la hauteur au final du jeu de données. Cela nous indique que les arbres les plus hauts sont ceux qui croissent le plus (relativement) en forte demande évaporative. Sur les valeurs d'accroissement, pour la modalité NI, on a des corrélations avec les pentes d'interaction (ETP*Ψsol) des traits de contractions opposées entre janvier et mai 2020. Ainsi, en janvier, les arbres avec le plus fort accroissement sont ceux qui ont une interaction ETP*Ψsol forte et en mai l'inverse.

Nous venons de l'évoquer déjà, mais on constate que les corrélations entre la hauteur ou le diamètre et les paramètres tels que la pente vis-à-vis du temps mais surtout de l'ETP augmentent avec le temps pour le bloc NI en particulier. Nous observons aussi, sur le plan temporel, que pendant les printemps-début-été, les valeurs de corrélations semblent varier beaucoup plus d'une mesure à une autre (tous les mois).

C. Dispositif congolais

1) Héritabilité au sens strict (h^2_{ss})

Pour les traits classiques, concernant la hauteur et le diamètre, on observe une hausse de l' h^2_{ss} (à partir de la concaténation des deux cartes) au cours du temps, passant de 0.07 à 0.37 pour la hauteur entre le 03/02/2011 et le 21/10/2013 et passant de 0.05 à 0.19 pour le diamètre pour ces mêmes dates. On a aussi des différences nettes entre les deux cartes utilisées pour la matrice d'apparentement : l' h^2_{ss} à partir des marqueurs de 1:1 pour le parent *grandis* est de 0.10 alors qu'elle est de 0.36 chez *urophylla*, pour la hauteur le 21/10/2013. On observe aussi une petite saisonnalité qui se confirme et qui est beaucoup plus marquée pour les accroissements. Les h^2_{ss} sont en effet plus fortes en fin de saison des pluies (annexe 26).

Pour les traits de micro-fluctuations sur le dispositif congolais, les résultats sont présentés en annexe 27. On note une h^2_{ss} plus faible mais du même ordre de grandeur par rapport au dispositif portugais. L'utilisation des deux jeux de marqueurs permet d'augmenter l' h^2_{ss} . Les traits les plus héréditaires sont les traits de contraction notamment DC. Les moyennes mobiles sur ce trait permettent de passer d'une h^2_{ss} de 0.17 à 0.19 et 0.2 pour un lissage de 7 jour et un mois respectivement. Les h^2_{ss} obtenues avec les marqueurs 1/1 de la carte du parent *urophylla* semblent supérieures à celles obtenues avec les marqueurs de la carte du parent *grandis* comme pour les traits classiques.

On remarque aussi une très forte variabilité de cette hérédibilité par des écart-types supérieurs parfois à la moyenne. De plus, au niveau temporel, on observe une très forte variabilité d'un jour sur l'autre (Figure 30). Nous avons essayé de comprendre pourquoi cette hérédibilité variait autant d'un jour sur l'autre en passant aux normes de réaction (Annexe 28) des hérédibilités mais aucune tendance ne se dégageait. Il faut rappeler que d'une part, les valeurs génétiques additives ne sont pas comparables avec des valeurs clonales sans connaître les valeurs de dominance et d'épistasie et qu'il est donc normal qu'elles soient inférieures. Et d'autre part, il y a beaucoup de biais liés à ces valeurs qui ne sont pas réellement des valeurs additives car nous n'avons que des marqueurs 1:1. Nous verrons même par la suite que les R^2 des QTL trouvés expliquent même mieux les phénotypes que les valeurs additives que nous avons estimées à partir de la matrice d'apparentement.

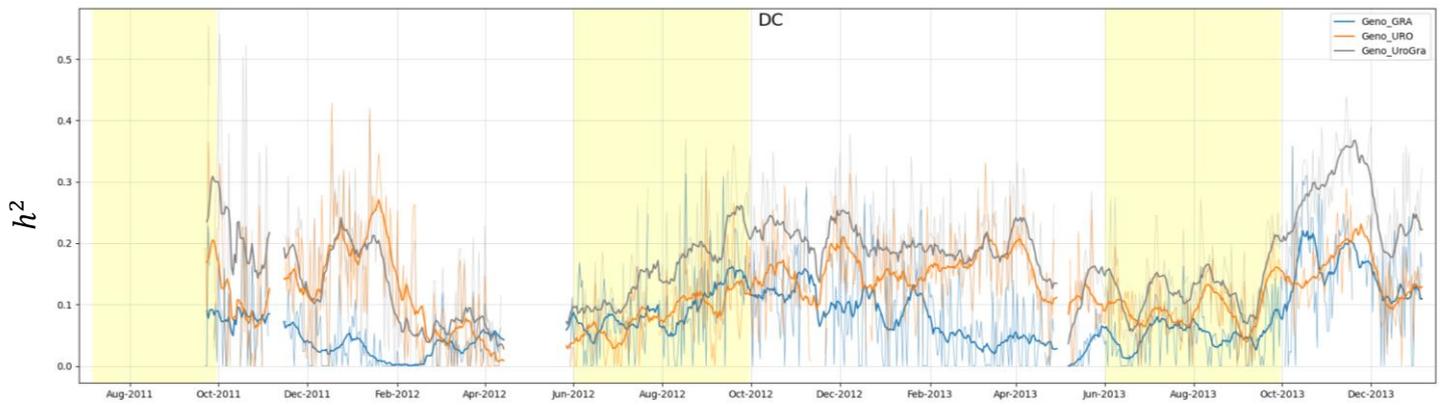


Figure 30 : Evolution de l'héritabilité journalière du trait DC selon trois jeux de marqueurs employés pour réaliser la matrice d'apparement (voir Matériel et Méthode)

Tableau 10 : Héritabilité des paramètres des normes de réaction

Carte (jeu de marqueurs)	trait	Paramètres des normes de réaction (modèles linéaire ou log-normal linéaire pour les traits de contraction)							
		ETP	ETP.Ψsol	const	time	Ψsol	Ψsol_K	Ψsol_Ymax	Ψsol_xmax
Geno_GRA	DC	0.10	0.00		0.08		0.11	0.14	0.11
	DG*	0.05	0.02	0.12	0.11	0.18			
	DG2	0.05	0.05	0.12	0.11	0.18			
	DdemiC	0.05	0.00		0.04		0.10	0.10	0.09
	FL	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00			
	Acont	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00			
	S_demi_cont	0.08	0.00		0.06		0.02	0.08	0.11
	Scont	0.10	0.00		0.10		0.07	0.12	0.12
	Ssunrise_1_1	0.00	0.00	0.20	0.23	0.16			
	Ssunset	0.14	0.11	0.07	0.15	0.08			
	deltaT_cont	0.07	0.00	0.04	0.00	0.00			
deltaT_min	0.00	0.08	0.00	0.02	0.00				
deltaT_start	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00				
Geno_URO	DC	0.18	0.08		0.14		0.02	0.22	0.05
	DG*	0.18	0.01	0.00	0.00	0.10			
	DG2	0.18	0.00	0.00	0.00	0.12			
	DdemiC	0.16	0.16		0.11		0.00	0.24	0.02
	FL	0.00	0.03	0.00	0.00	0.08			
	Acont	0.00	0.02	0.00	0.03	0.05			
	S_demi_cont	0.14	0.11		0.12		0.00	0.19	0.00
	Scont	0.11	0.05		0.14		0.00	0.20	0.00
	Ssunrise	0.25	0.12	0.08	0.06	0.02			
	Ssunset	0.18	0.16	0.16	0.06	0.16			
	deltaT_cont	0.04	0.16	0.08	0.00	0.12			
deltaT_min	0.08	0.18	0.22	0.03	0.22				
deltaT_start	0.09	0.10	0.03	0.00	0.07				
Geno_UroGra	DC	0.21	0.03		0.21		0.14	0.52	0.11
	DG*	0.17	0.03	0.09	0.05	0.25			
	DG2	0.17	0.04	0.09	0.05	0.26			
	DdemiC	0.17	0.15		0.14		0.10	0.47	0.08
	FL	0.00	0.00	0.00	0.14	0.01			
	Acont	0.00	0.02	0.00	0.00	0.04			
	S_demi_cont	0.17	0.05		0.17		0.02	0.37	0.06
	Scont	0.16	0.01		0.22		0.01	0.44	0.07
	Ssunrise	0.00	0.11	0.22	0.24	0.13			
	Ssunset	0.24	0.24	0.29	0.21	0.24			
	deltaT_cont	0.13	0.12	0.12	0.00	0.11			
deltaT_min	0.06	0.20	0.19	0.06	0.16				
deltaT_start	0.13	0.06	0.03	0.00	0.06				

En revanche les héritabilités sur les normes de réaction (avant c'était l'inverse) font sortir des paramètres héréditaires comme Y_{max} pour les traits de contraction où on a une héritabilité qui atteint 0.52. On a aussi des héritabilités sur les paramètres qui sont en moyennes supérieures aux héritabilités sur les traits de micro-fluctuation pris directement.

2) Analyse QTL (dispositif congolais)

a) *Détection de QTL pour les traits journaliers*

Nous allons maintenant aborder les résultats QTL pour les traits journaliers pour lesquels, comme leur nom l'indique et le justifie, les analyses ont été réalisées par jour. Nous avons donc une multitude de QTL dans le temps et dans l'espace (la position du QTL). Nous avons représenté dans un premier temps les résultats sur ces deux dimensions (annexes 29 à 36). Nous pouvons constater qu'il y a une temporalité dans la détection des QTL. La plupart des QTL sont détectés en saison humide. Il peut y avoir plusieurs QTL sur le même groupe de liaison. Ce qui nous a amené à approfondir les analyses QTL en faisant du CIM pour les journées où on avait déjà un QTL dans un premier temps puis en faisant une analyse en CIM à partir de l'information que nous apportait les deux premières étapes dans le but, pour l'étape 2, d'aller chercher des QTL à effets plus faibles, et pour l'étape 3 surtout, de rechercher plusieurs QTL sur le même groupe de liaison. Sur les figures en annexe 29 à 36, les résultats de l'étape 2 ont été ajoutés à l'étape 1. Des exemples de résultats de l'étape 3 sont donnés en annexe 37 à 39, où seuls les QTL qui n'avaient pas été détectés auparavant figurent. Nous pouvons voir qu'il y a pour certains « QTL », en fait potentiellement plusieurs QTL en déséquilibre de liaison (en phase ou en opposition de phase), ou encore des QTL en interaction. Cependant, dans certains cas, on fait apparaître des QTL juste à côté du marqueur mis en covariable (Annexe 39), à moins de 2 cM. Dans ces cas-là, il y a de la recombinaison entre ces deux positions qui fait que quelques individus classés dans un des deux groupes pour le marqueur en covariable représente l'allèle sur l'autre phase du QTL estimé et biaise l'effet de ce QTL (surestimation).

Pour synthétiser l'ensemble de ces résultats et s'intéresser aux colocalisations entre traits, nous avons « aplati » la dimension temporelle et sélectionné les QTL majeurs. Dans le Tableau 11, on présente la synthèse de cette étape (avec un R^2 moyen expliqué par l'ensemble de ces QTL majeurs) et sur la Figure 31, nous avons mis les positions des QTL (avec leur intervalle de confiance) sur l'axe x et le trait sur l'axe des ordonnées, nous permettant ainsi de rapidement visualiser les colocalisations entre traits de micro-fluctuations.

Sur ces résultats, d'une part, nous constatons que les traits corrélés, déjà par leur méthode de calcul, présentent des QTL similaires en grande majorité (les traits de contraction d'un côté et les traits de croissance en rayon de l'autre). Par ailleurs, chaque trait fait sortir dans la plupart des cas un QTL spécifique à lui-même. Pour les deux parents, on distingue aussi des groupes de liaison majeurs, notamment pour *grandis*, avec le groupe de liaison 8 et le groupe de liaison 3 (et éventuellement le 6 et 7) pour *urophylla*. D'autre part, on constate, le côté très polygénique de nos traits avec en plus des QTL pour certains traits représentant, semble-t-il, l'intégration de deux QTL. Nous pouvons donner l'exemple du QTL à 18cM sur le LG8 (*grandis*) pour Scont qui se distingue d'un autre QTL à 14 cM et dans le même temps, pour DC, on a qu'un seul QTL qui est plutôt autour 15-16 cM, et pour deltaT_min on le détecte plutôt à 20 cM. Cela ne traduit peut-être pas qu'il y a 4 QTL, peut-être qu'il y en a même qu'un mais dans toutes les situations, il est difficile d'avoir des QTL bien nettes que l'on retrouve de manière claire entre les traits et dont on pourrait discuter qu'il s'agisse de phénomènes sous-jacents identiques. Enfin, il est intéressant de constater la colocalisation de QTL de traits qui sont relativement indépendants sur le signal par exemple entre les traits de contraction et les traits de croissance. La plus grande colocalisation de QTL entre les traits de croissance de rayon et les traits de contraction est constatée avec DC_std,

Tableau 11 : Nombre de QTL majeurs trouvés par trait et par carte parentale ainsi que leur part de variance expliquée moyenne

	Général			Carte parentale <i>urophylla</i>			Carte parentale <i>grandis</i>		
	nb de QTL	chr impliqués	R ² %	nb de QTL	chr impliqués	R ² %	nb de QTL	chr impliqués	R ² %
DC	21	2-3-6-7-8-9	20	15	2-3-6-7-9	14.5	6	8	7.4
DC_moy. (7 jours)	24	2-3-6-7-8-9	24.7	17	2-3-6-7-9	17.2	7	2-8-9	10.4
DC_moy. (1 mois)	19	2-3-4-6-7-8-9-10	24.4	13	2-3-4-6-7-9-10	16.9	6	2-7-8-9	10.5
DC_std (21 jours)	17	1-2-3-4-6-7-8-10-11	17	6	1-3-7	6.9	11	2-4-6-8-10-11	12.2
DG*	15	1-2-3-5-6-7-8-10	14	5	5-6-7	4.8	10	1-2-3-5-6-7-8-10	10
DG2	14	1-2-3-5-6-7-8-10	12.8	3	6-10	2.3	11	1-2-3-5-6-7-8-10	10.7
DdemiC	18	2-3-6-7-8-9	17.1	11	2-3-6-7-9	11.7	7	8	6.9
FL	11	1-2-3-6-7-11	12.8	6	1-2-3-7-11	7.2	5	2-3-6	6.6
Acont	1	1	0.5	0	/	/	1	1	0.5
S_demi_cont	13	2-3-7-8	12.3	6	2-3-7	6.8	7	8	6.8
Scont	16	2-3-6-7-8	15.8	9	2-3-6-7	9.8	7	8	7.5
Ssunrise	7	1-8	6.2	0	/	/	7	1-8	6.2
Ssunset	10	3-7-8	9.6	6	3-7	6.6	4	8	3.7
deltaT_cont	3	2-3	2.8	3	2-3	2.8	0	/	/
deltaT_min	26	1-2-3-6-8-9-10	17.6	15	1-2-3-6-9-10	11	11	1-8	7.6
deltaT_start	0	/	/	0	/	/	0	/	/

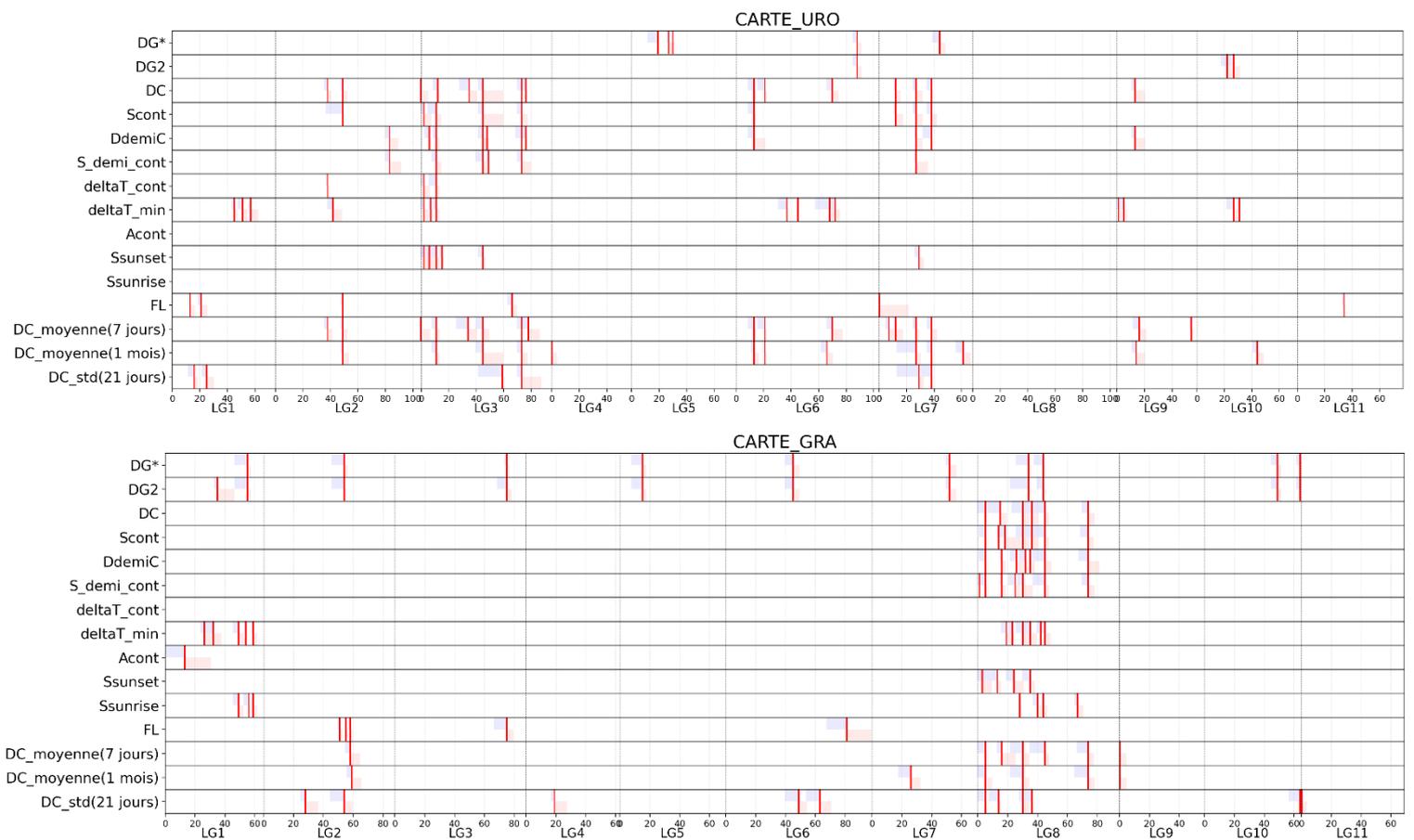


Figure 31 : Positionnement des QTL majeurs par trait sur les deux cartes parentales (URO : urophylla, GRA : grandis). Les intervalles de confiance correspondent en amont à la couleur violette et en aval à la couleur rose. Attention aux QTL sur les traits en pointillé, ils se situent à la position 0 du groupe de liaison suivant.

l'écart-type de la contraction journalière sur 21 jours glissants, sur la carte parentale *grandis*. Au niveau temporel, on ne les localise pas au même moment (annexes 32 et 33). Par exemple, le QTL sur le LG6 mis en évidence en saison humide par DG est à nouveau détecté un mois plus tard en saison sèche par DC_std.

b) Normes de réaction de la part de variance expliquée (R^2) des QTL majeurs

Concernant les R^2 obtenus avec un modèle linéaire de l'ensemble des QTL, on peut voir que celui-ci varie de 0.5% pour Acont à 20% pour DC. Lorsque l'on fait une moyenne glissante du trait, on monte jusqu'à 24.7% pour DC moyenné sur 7 jours. Ces R^2 dépassent donc les h^2_{ss} que nous avons obtenues précédemment. Enfin, grâce à ces $R^2(\text{QTL})$, nous avons pu aller sur des normes de réaction de part variance expliquée par ces QTL pris individuellement (des exemples de normes de réaction par rapport à l'ETP sont données en annexes 41 et 43). Ces normes de réactions ont été modélisées par un modèle linéaire (modèle linéaire complet préalablement employé) et les résultats des pentes pour le Ψ_{sol} et l'ETP du $R^2(\text{QTL})$ ont été représentés sur la figure 32 et en annexe 40. Nous pouvons voir que les QTL ne présentent pas la même dépendance vis-à-vis des conditions environnementales journalières et que certains QTL se démarquent clairement (ex : U9_13, G8_74 pour DC, G2_28 pour DC_rolling_std (écart-type) ou encore G10_49 pour DG2). Globalement, les R^2 (normes) sont faibles à moyen pour la plupart des QTL : de 0 à 35 % pour les traits non lissés et on atteint jusqu'à 60% pour les traits « lissés » (moyenne et std). Le graph en annexe 41, permet de visualiser l'impact du lissage sur la norme de réaction du R^2 d'un QTL. Pour concrétiser ces valeurs de pentes, prenons par exemple le QTL G8_74. Celui-ci présente une pente positive par rapport aux deux variables de forçage signifiant que la part de variance expliquée par ce QTL est plus forte quand l'ETP est forte et quand le Ψ_{sol} est proche de zéro. On le détecte donc entre autres plutôt en saison humide (cohérent avec l'annexe 30 - d'ailleurs, il s'agit d'un QTL qu'on ne détecte pas de manière continue). Une valeur de pente de 0.12 signifie qu'entre une ETP de 0 et 5 mm, on a un gain de $R^2(\text{QTL})$ de 0.6 %, et pour Ψ_{sol} , entre -1500 et 0 kPa, on a un gain de 1.5%. Ce qui n'est pas négligeable pour un QTL tout seul.

Dans l'hypothèse qu'un trait journalier ne correspond pas seulement aux variables de forçage journalières mais qu'il y a une dépendance temporelle, nous avons testé de moyenniser dans une fenêtre amont les variables explicatives (moyennes mobiles de l'ETP et du Ψ_{sol}). Ainsi, nous avons pu constater que pour la plupart des traits, l'augmentation de la taille de cette fenêtre, entraîne une hausse de la qualité du modèle mais aussi des pentes (annexe 42 et 43). Ainsi nous avons, en général, des QTL qui sont davantage saisonniers, ou du moins sur une période, que des QTL complètement indépendants des jours précédents. Remarquons que c'est cohérent avec les patterns de détection de QTL dans le temps (annexes 29 à 36).

c) Comparaison avec les QTL des traits classiques et normes de réaction

Nous avons réalisé l'analyse QTL sur les paramètres des modèles de norme de réaction (modèle log-normal – linéaire sur les traits de contraction et modèle linéaire pour les autres) ainsi que sur les traits classiques à titre de comparaison. Les résultats sont en annexe 44 pour les traits de classiques et en figure 33 pour les normes de réaction.

Sur les traits classiques, on détecte majoritairement des QTL en saison des pluies (01/10 au 31/05). Plus de la moitié des QTL colocalisent avec des QTL que nous avons trouvé précédemment dans le sens où leur pic de Lod sont à moins de 5 cM et que les intervalles de confiance se recoupent. Les traits qui colocalisent sont plutôt les traits de contraction (y compris DC_std et DC_moyenne(7 et 30 jours)) pour la carte parentale *urophylla*, alors que pour la carte parentale *grandis*, ce sont plutôt les traits de croissance du rayon (DG et DG2) mais il y a aussi des colocalisations avec DC_std. Pour évaluer plus en détail ces colocalisations, nous allons prendre l'exemple du QTL sur le LG9 (*urophylla*) à 12 cM. Ce QTL de hauteur à environ 12 cM colocalise avec un QTL au même endroit pour le trait DC. Au niveau temporel, il y a une cohérence, on le détecte entre avril et mars 2013 pour DC et pour la hauteur en mai 2013 (mesure de hauteur tous les 3 mois). Les individus

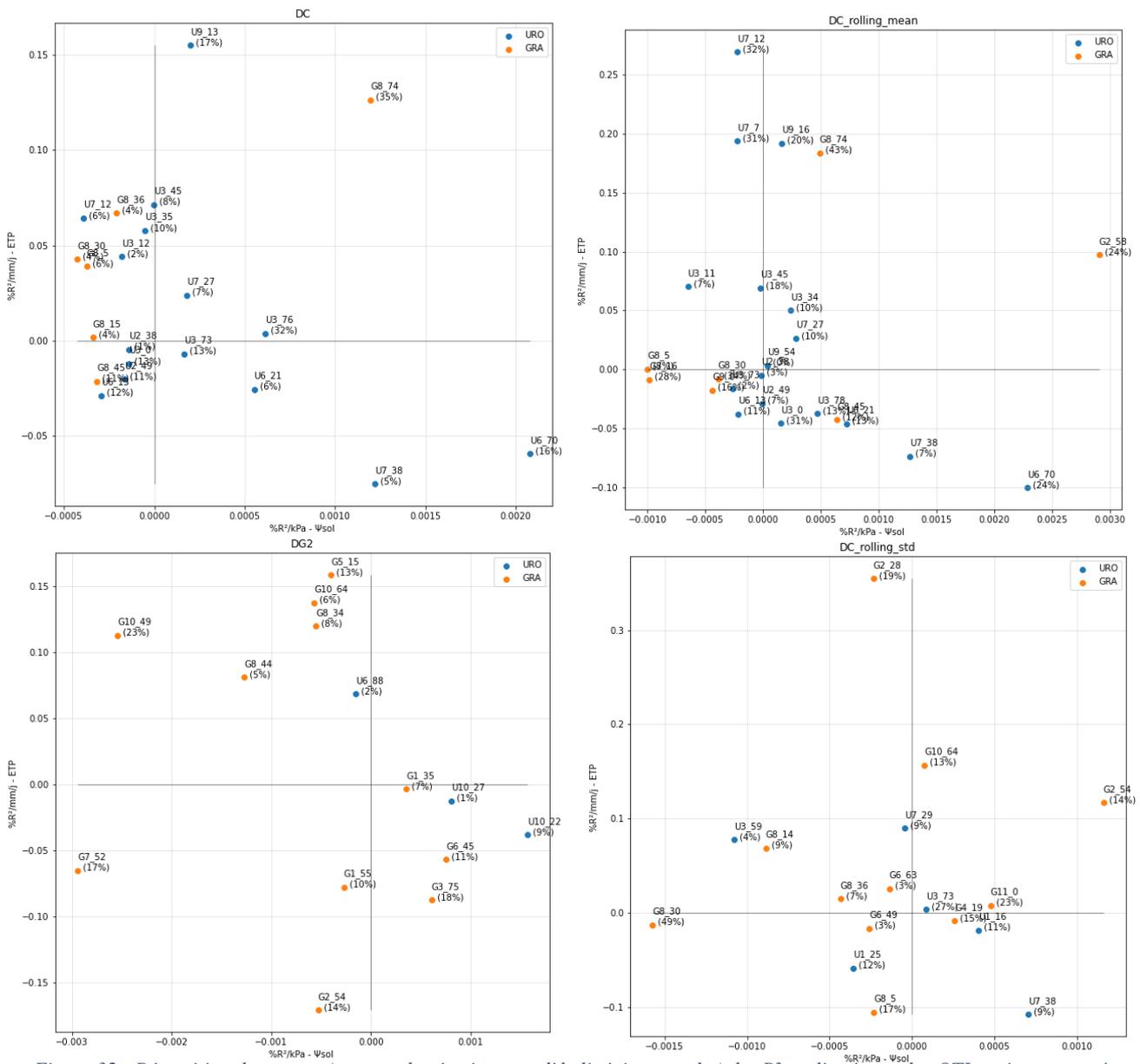


Figure 32 : Répartition des pentes (normes de réaction - modèle linéaire complet) des R^2 expliqué pour les QTL majeurs pour 4 traits (titre des graphiques) : DC, DC_rolling_mean(moyenne glissante sur 7 jours), DG2 et DC_rolling_std (écart-type glissant sur 21 jours). Sur l'axe des x, il y a la pente par rapport à la variable explicative Ψ_{sol} , et sur l'axe des ordonnées, il y a la pente par rapport à la variable explicative ETP. Le modèle ajusté est un modèle linéaire tel que nous l'avons présenté précédemment avec l'interaction $ETP * \Psi_{sol}$ et le temps. La qualité du modèle est représentée entre parenthèses. Les QTL ont été renommés : la lettre correspond à la carte sur lequel se trouve le QTL, Le premier numéro correspond au LG et le deuxième à la position en cM.

qui ont le génotype AB à ce QTL ont une contraction entre 22 et 28 μm inférieur en absolue par rapport aux individus avec le génotype AA. Pour le QTL de hauteur, les individus AB sont 74 cm inférieurs en moyenne aux individus AA.

Pour les normes de réaction on détecte de nouveaux QTL sur les LG4 et 5 pour le parent *urophylla* et sur le LG11 pour le parent *grandis*. On retrouve les groupes de liaison majeurs que l'on a détectés auparavant notamment les LG3 et 7 pour *urophylla* et le LG8 pour *grandis*. On remarque que le QTL que nous avons pris pour exemple précédemment (LG9, 12cM, parent *urophylla*) est détecté sur les 4 traits de contraction via le paramètre de l'interaction ETP* Ψ_{sol} . Par ailleurs, sur les normes de réaction des $R^2(\text{QTL})$, il s'agit d'un QTL qui s'expriment davantage en forte demande évaporative (Figure 32 – QTL U9_13 et U9_16 sur les traits DC et DC_rolling_mean). Pour l'effet de ce QTL sur les normes de réaction, les individus AB ont un terme d'interaction ETP* Ψ_{sol} supérieur de $0.004 \mu\text{m}.\text{mm}^{-1}.\text{jour}.\text{kPa}^{-1}$. On sait donc que les individus AB à ce QTL sont en moyenne plus petits en mars 2013, qu'ils ont une contraction plus faible les deux mois qui précèdent et présentent un terme d'interaction ETP* Ψ_{sol} supérieur. On observe aussi au niveau climatique (Figure 17) qu'avril et mars 2013 se caractérisent par des journées où l'ETP est la plus forte du jeu de données (>5 mm) mais que dans le même temps les précipitations compensent cette demande évaporative. Ce qui est caractéristique du climat tropical. Ainsi, il est donc pas incohérent d'avoir une contraction plus faible pour les individus AB à ce moment-là de l'année et en même temps un terme d'interaction ETP* Ψ_{sol} fort. Nous avons pris le soin de détailler ce QTL car il était plus facile à identifier que sur les QTL sur les LG principaux et que surtout il est présent au moins une fois pour les trois types de traits.

Discussion

1) Choix des traits de micro-fluctuations au regard des résultats obtenus

Le signal micro-dendrométrique est étudié majoritairement depuis les années 60-70 (Klepper et al. 1971 ; Phipps, Gilbert 1960) généralement dans un objectif de compréhension des phénomènes hydrauliques (Hinckley, Bruckerhoff 1975) ou encore pour le pilotage de l'irrigation (Goldhamer, Fereres 2001) plus que dans une approche génétique. Les traits qui sont choisis généralement sont l'amplitude et la croissance mais rarement d'autres (Fernández, Cuevas 2010). Sur *E. globulus* et *E. nitens*, Downes et al. (1999) ont découpé le signal en trois phases : la phase de contraction, la phase de récupération et la phase d'accroissement du rayon ont extrait des traits relatifs au temps et à des variations. Dans le cadre de ce stage, nous avons donc essayé d'en extraire davantage dans le but d'isoler au maximum les phénomènes sous-jacents puisque nous savons pertinemment que dans le signal tous les mécanismes sont présents (résistance hydraulique de la partie aérienne, de la partie racinaire, régulation stomatique...) mais avec une importance variable au cours du temps.

Le fait que nous ayons une corrélation forte entre nos traits confirme (matrice des corrélations), qu'ils sont dépendants en partie des mêmes mécanismes. Par exemple, Ssunset, dont on a émis l'hypothèse qu'il représente le flux de remplissage et donc la disponibilité en eau, reste très lié à la contraction des tissus au sens large durant la journée. Dans une approche comparative entre deux individus, on ne peut donc pas dire que tel ou tel individu a une capacité de remplissage plus ou moins forte sans regarder ce qu'il en est de la contraction. Un trait qui combine ces deux types d'informations (un ratio ou une différence) pourrait être intéressant. On a d'ailleurs fait le choix de beaucoup plus décortiquer la phase de contraction que la phase de regonflement parce que cette dernière dépend beaucoup plus de ce qu'il s'est produit avant dans la journée (c'est ce que nous montre Ssunset) alors que pour la phase de contraction, on part du même point : à part dans les DS ou E, nous pouvons dire que tous les individus rechargent leurs tissus à des niveaux comparables la nuit.

Aussi, même si l'analyse QTL nous indique qu'il y a beaucoup de colocalisation. Il y a toujours un ou deux QTL spécifiques à chaque. De plus, on pourrait classer les traits en 4 catégories par rapport aux QTL qui sont détectés ou encore par rapport aux normes de réaction sur les valeurs clonales :

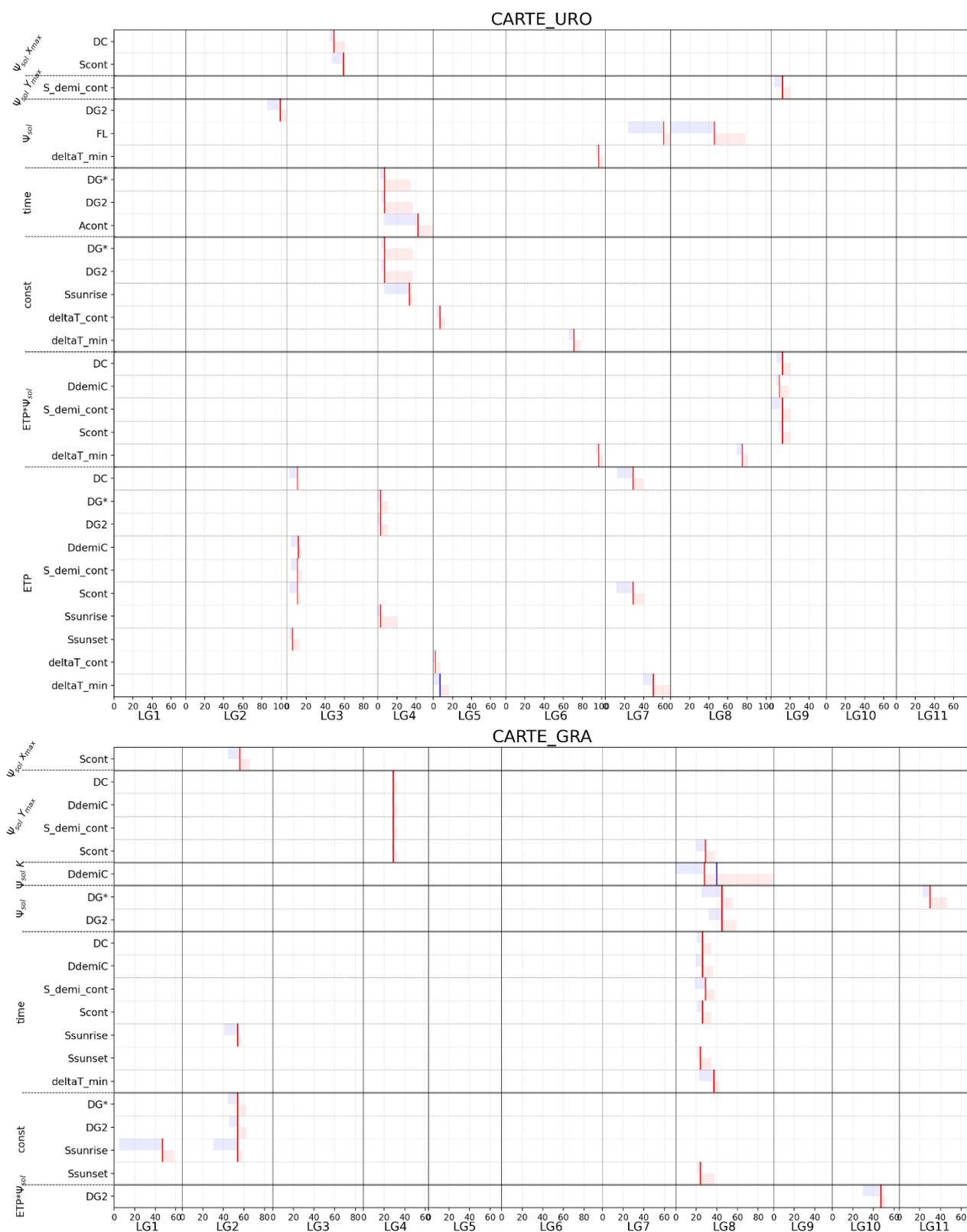


Figure 33 : Position (cM) et intervalle de confiance des QTL détectés sur les paramètres des modèles appliqués sur les **normes de réaction** (voir Matériel et Méthode).

Les traits pleins correspondent au pic du Lod. Les traits transparents aux intervalles de confiance : en amont en violet et en aval en rose. Les QTL rouges sont ceux détectés lors de la première étape (SIM) et les bleus lors de la deuxième. Le risque de faux positifs est fixé à 10%.

les traits de croissance du rayon ($DG^*/DG2$), les traits de contraction, les traits de temporalité et enfin les autres traits au profil très divers.

En revanche, sur nos hypothèses quant au niveau d'intégration des traits, les résultats ne sont pas très satisfaisants. Par exemple, pour Acont, on avait supposé qu'il aurait permis de décortiquer davantage le signal. Or, on a vu qu'il était, d'une part, biaisé par le fait que lorsque le dénominateur tend vers 0, il donne des valeurs très élevées, et que d'autre part, qu'il s'est montré peu intéressant vis-à-vis des héritabilités ou des analyses QTL. De plus, il semblerait que lorsque l'on calcule des pentes comme Scont par exemple, on n'a pas forcément eu un gain tel qu'on l'aurait espéré, puisque les QTL qui sortent sont les mêmes que ΔT_{cont} et DC. Cela montre aussi que pour décortiquer davantage le signal par un simple ratio ou différence n'est peut-être pas suffisant.

Par ailleurs, nous avons vu que par exemple ΔT_{min} était corrélé à la croissance. On peut supposer qu'il y ait une croissance même qu'il y ait une contraction. Nous avons, de plus, observé des signaux, lors des vérifications manuelles, où la croissance de l'arbre est tellement forte qu'il n'y a plus de contraction notamment les premières années en saison humide pour certains arbres sur le dispositif congolais. Plusieurs articles ont proposé différentes stratégies pour modéliser cette croissance sous-jacente au signal. Ces stratégies vont d'une croissance nulle tant que l'arbre ne réatteint pas le niveau de gonflement préalablement atteint, à une croissance linéaire entre les deux maximums (Zweifel et al. 2016). L'intérêt de modéliser la croissance du rayon pour nous serait d'écarter l'effet de celle-ci dans notre signal et d'être plus proche du fonctionnement hydrique de la plante. On remarque cependant, sur le dispositif portugais, un ΔT_{min} plus court pour la modalité NI. On vient de voir que ΔT_{min} était corrélé négativement avec la croissance en général. Or pour la modalité NI, la croissance est inférieure, donc cela traduit un autre phénomène. De plus nous avons vu qu'au cours du temps, les traits de temporalités se rallongent. On a donc un trait qui semble correspondre au développement de l'arbre : plus l'arbre est développé, plus le signal serait tamponné. Ce qui est cohérent, dans un modèle RC (résistance/capacitance), à une augmentation des capacités dans la partie aérienne. Il y aurait donc à prendre en compte les effets d'ontogénèse.

Aussi, nous nous sommes essentiellement focalisés sur des traits journaliers. Or nous avons vu, lors de détection de QTL par exemple, mais aussi sur les graphs des variables (ACP) sur les valeurs clonales, qu'il y a une dépendance temporelle forte et qu'un trait journalier ne représente pas seulement la réaction de l'arbre à l'environnement mais aussi intègre ce qu'il a vécu avant, ce qui est cohérent avec les résultats d'une étude, sur des *E. globulus* et *E. nitens*, qui a montré que la part de variance expliquée par les variables climatiques sur des traits de micro-fluctuations est meilleure lorsqu'on décale de un ou deux jours les données climatiques que lorsqu'on prend les données du jour même (Downes et al. 1999). Ainsi, l'analyse de traits uniquement journaliers n'est pas suffisante. Nous avons fait des moyennes mobiles ainsi qu'un écart-type sur une fenêtre glissante pour DC mais il faut aller plus loin sur cette piste.

D'autres approches visant à modéliser le signal à partir d'un modèle RC (WRONSKI et al. 1985 ; Hölttä et al. 2006 ; MILNE 1989) éventuellement complété par un modèle d'ouverture stomatique (Granier, Loustau 1994) et pouvant même aller jusqu'à l'échelle cellulaire (Steppe et al. 2006b ; Cuny et al. 2015) sont aussi à tester. De plus, le fait que les traits intégratifs temporellement aient donné de résultats pertinents (QTL nouveaux, héritabilités plus élevées) est donc encourageant pour cette perspective. Ces modèles permettraient de passer sur des propriétés hydrauliques de l'arbre telle qu'une résistance ou une capacitance (Loustau et al. 1998).

2) Déterminisme génétique

Les gammes de variations obtenues pour les héritabilités pour les traits classiques (hauteur/diamètre) sont cohérentes avec ce qui est obtenu sur d'autres espèces, c'est-à-dire entre 0.1 et 0.4 (Cornelius 1994). Pour le dispositif congolais, on remarque aussi que nous avons une plus forte h^2_{ss} (pour tous les types de traits) lorsque on utilise les marqueurs 1:1 de la carte parentale *urophylla*. Cela peut s'expliquer par des effets maternels (Gion 2018).

Concernant les traits de micro-fluctuations, quand on regarde les héritabilités de manière journalière, il y a beaucoup de variabilité et aucune tendance ne se dégage. Ce qui avait déjà été constaté sur le dispositif congolais (Bartholomé et al. 2020). En revanche, quand on passe sur les normes de réaction, on a des héritabilités beaucoup plus intéressantes. Ces normes de réaction permettent de mieux capter l'effet génétique dans la réponse au stress hydrique. On remarque que pour le Congo, on a un Y_{max} qui présente des héritabilités au sens strict très élevées (jusqu'à 0.52) alors que nous ne l'avons pas sur des héritabilités au sens large au Portugal. On peut émettre deux hypothèses : soit ce sont les conditions climatiques différentes, soit ce sont les espèces (en particulier le croisement en question) qui expliquent cet écart. Ce Y_{max} traduit la contraction maximale (ou la pente de contraction maximale selon le trait). On peut donc mettre cela en lien avec l'épaisseur de l'écorce et pas nécessairement à un phénomène de réponse à l'environnement.

3) Etude des IGE

a) *Effet de l'irrigation en général*

L'effet de l'irrigation est cohérent avec ce qui est attendu et généralement observé sur d'autres espèces (Hinckley, Bruckerhoff 1975 ; Downes et al. 1999): des contractions plus fortes, une croissance plus forte pour la modalité I et des alternances de gonflement/contraction (sur plusieurs jours) lors des épisodes d'irrigation.

Par ailleurs, on remarque que l'on a des accroissements en hauteur supérieurs pour le bloc NI en saison NE1. On observe de plus ce phénomène pour la croissance en rayon (DG2). Cela laisse suggérer qu'il y a eu une adaptation au stress hydrique des individus du bloc NI, c'est-à-dire que pendant que les individus du bloc I en E1 présentaient une croissance relativement plus forte, les individus du bloc NI ont peut-être eu une émission racinaire plus importante. De plus, l'irrigation au goutte à goutte forme généralement un « bulbe ». De ce fait, en NE1, on peut supposer que les individus du bloc NI, ont une exploration racinaire supérieure qui leur permet une meilleure croissance par rapport aux individus du bloc NI dans cette période intermédiaire de fin de printemps/début été. La deuxième année (NE2), on ne l'observe pas, c'est peut-être que l'impact de la sécheresse en E2 a été trop important, des clones sont en effet morts à l'issue de cette deuxième saison estivale comme nous avons pu l'évoquer. De plus, l'inversion de classement sur la norme de réaction de DG2 par rapport à l'ETP vient appuyer ces hypothèses.

b) *La caractérisation des normes de réaction*

La représentation des normes de réaction commence nécessairement par la caractérisation de l'environnement. Nous avons fait le choix de prendre Ψ_{sol} et l'ETP comme variable de forçage mais d'autres ont pu prendre le déficit de pression de vapeur, la température, l'humidité relative, ... (Fernández, Cuevas 2010). Nous avons fait le choix de prendre deux variables pour simplifier notre étude mais il reste des biais à ces variables. Tout d'abord, même si nous sommes dans une démarche comparative, le Ψ_{sol} reste relativement mal exprimé en particulier pour le Portugal, où on avait peu d'information sur les caractéristiques du sol. De plus, chaque individu est soumis à son propre micro-environnement avec lequel il interagit. Au niveau racinaire, on peut imaginer une compétition pour la ressource en eau, et de même pour la partie aérienne, un individu plus grand va être soumis à plus de vent et donc va potentiellement être soumis à une demande évaporative plus forte. Nous sommes donc loin d'une ETR (évapotranspiration réelle) individuelle.

La modélisation des normes de réaction avec un modèle log-normale – linéaire a permis de mieux représenter les normes de réaction par rapport au Ψ_{sol} pour les traits de contraction qu'un modèle linéaire. Cette tendance en cloche par rapport au Ψ_{sol} a déjà été observée auparavant (Hinckley, Bruckerhoff 1975). Les paramètres qui sont issus de ces modèles ont fait ressortir de nouveaux QTL et l'héritabilité au sens strict d'un des paramètres a même dépassé 0.5 pour un trait. Ce modèle a encore ses limites puisqu'on oblige la courbe ajustée à être en cloche et pour certains individus, ce n'est peut-être pas forcément appropriés. Il faut donc encore perfectionner cette modélisation pour représenter au mieux chaque individu et de manière comparable. D'autres modélisations non

paramétriques sont possibles telles que les régressions aléatoires avec des polynômes de Legendre ou des B-splines (Marchal et al. 2019 ; Heuclin et al. 2021), mais il faut garder à l'esprit qu'il est préférable d'avoir des paramètres de modèle compréhensibles.

4) Corrélations traits classiques « intégrateurs » / traits de micro-fluctuations

Les corrélations négatives entre la pente de DC avec l'ETP, et la hauteur ou le diamètre, qui augmentent au cours du temps, et de manière plus importante pour la modalité non irriguée indique que les individus du bloc NI les plus petits finalement sont ceux qui ont des pentes de la DC par rapport à l'ETP les plus fortes. On sait qu'il n'y a pas de pente négative donc, en d'autres termes, cela indique que ces individus réagissent beaucoup plus à une hausse d'ETP. Sur cette augmentation, nous avons deux hypothèses : une régulation stomatique moins forte, ainsi, on aurait affaire à des individus anisohydriques, ou alors une exploration racinaire plus importante comme nous l'avons suggéré auparavant ayant pour conséquence une hausse de la résistance du compartiment racinaire entraînant donc nécessairement des contractions plus importantes. Par ailleurs, on observe que les clones qui sont morts lors de l'E2, sont des clones qui ont justement une pente forte par rapport à l'ETP (ACP sur les normes de réaction), ainsi nous pourrions caractériser la tolérance au stress hydrique d'un individu sur la base de sa réactivité (contractions journalières) à l'ETP.

5) Architecture génétique des traits de micro-fluctuations

L'analyse QTL journalière nous indique que la grande majorité des QTL détectés s'expriment par période ou par saison. Cela suggère que l'on a majoritairement des QTL correspondant soit à des phénomènes d'adaptation à moyen/long terme telle que la chute de feuille et l'émission racinaire (changement du ratio partie racinaire/partie aérienne), ou soit des phénomènes qui sont indépendants de la réponse à la contrainte hydrique. Ce dernier type de phénomènes pourrait peut-être correspondre aux QTL sur les groupes de liaison majeurs, où on détecte certains QTL quasiment tout le temps.

Pour différencier ces différents QTL, nous avons choisi de faire des normes de réaction sur les R² des QTL. La réalisation d'ACP sur les paramètres de ces normes nous a permis d'identifier rapidement les QTL dont leur expression est modulée par les variables climatiques journalières. Pour ces QTL, on peut supposer que les phénomènes sous-jacents sont beaucoup plus en lien direct avec les variables climatiques.

Par ailleurs, les QTL apportés par les paramètres des normes de réaction directement, y compris les nouveaux QTL sont donc par définition des QTL traduisant une réaction aux conditions environnementales. Lorsqu'il y a colocalisation avec les QTL précédents, ils permettent d'affiner nos hypothèses sur ces QTL. Aussi, même si les intervalles de confiance sont encore larges, les colocalisations entre les trois types de traits, à savoir les traits classiques, les traits de micro-fluctuations et les paramètres sur les normes de réaction, peuvent laisser penser que l'on ait un lien de cause à effet entre la croissance et la réponse à la contrainte hydrique. Il reste donc à approfondir ces pistes et valider ces hypothèses en étudiant plus en détail ces QTL. Enfin, certains de nos QTL semblent colocaliser avec des QTL trouvés sur d'autres traits sur la même population. Il y a des QTL de discrimination isotopique du carbone 13 sur le LG3 à 45cM, sur le LG4 à 2cM pour la carte *urophylla* et un sur le LG8 à 19 cM qui pourraient colocaliser avec nos QTL de micro-fluctuations (en particulier DC). Ainsi, pour ces QTL, un phénomène sous-jacent impliquant la régulation stomatique est possible (Bartholomé et al. 2020). Il y a aussi des QTL de propriétés du bois sur le LG3 à 10 et 60 cM environ qui colocalisent avec la plupart de nos traits (Gion et al. 2011). Cela suggère que les propriétés du bois à l'âge adulte sont liées au fonctionnement hydraulique de l'arbre en phase juvénile (Zweifel et al. 2014). Pour affiner nos hypothèses relatives à ces colocalisations, il aurait été intéressant de faire une analyse en GO term (« Gene Ontology ») mais le temps ne nous l'a pas permis.

Conclusion

Tout d'abord, nous précisons que ce travail s'inscrit dans la continuité de la thèse de Jérôme Bartholomé, et il est envisagé qu'il soit poursuivi par une thèse ou un post-doc dans le cadre du projet B4EST. Ce stage avait donc au départ une vocation plutôt exploratoire de l'exploitation du signal micro-dendrométrique.

Au cours de ce stage, nous avons pu appréhender la complexité de cette thématique, liée d'une part, par le côté multidisciplinaire, et d'autre part par la gestion de grands jeux de données. En effet, pour ce dernier point, un important travail sur la chaîne de traitement a été réalisé puisqu'on ne peut pas manipuler ces jeux de données avec les outils de base comme Excel.

Deux résultats majeurs sont à retenir de ce stage, le premier sur les corrélations observées entre paramètres de normes de réaction et traits classiques (qui ne semblent pas à notre connaissance avoir été montrés auparavant), et le second sur la colocalisation de QTL entre une multitude de traits différents (étudiés pendant ce stage ou auparavant). Il reste à approfondir ces colocalisations de QTL au cas par cas.

Ainsi, par rapport aux trois objectifs que nous nous sommes fixés en introduction, nous y avons répondu en partie, mais nous avons surtout ouvert un certain nombre de pistes. De nombreuses analyses restent encore à faire sur les différentes parties de notre rapport afin de valoriser ces résultats.

Enfin, il est envisagé pour la suite de ce travail de réaliser un modèle hydraulique sur ce système et de le renverser pour aller chercher des propriétés hydrauliques de l'arbre et non des valeurs pour des traits uniquement descriptifs.

Bibliographie

- ALLAN, Richard, PEREIRA, L et SMITH, Martin, 1998. *Crop evapotranspiration-Guidelines for computing crop water requirements-FAO Irrigation and drainage paper 56*. S.l. : s.n.
- BARTHOLOMÉ, Jérôme, 2014. Déterminisme génétique de la dynamique de croissance et de la composition isotopique du carbone chez l'Eucalyptus en réponse aux variations environnementales. In : <http://www.theses.fr> [en ligne]. 28 mars 2014. pp. 299. [Consulté le 18 février 2021]. Disponible à l'adresse : <http://www.theses.fr/2014NSAM0011>.
- BARTHOLOMÉ, Jérôme, MABIALA, André, BURLETT, Régis, BERT, Didier, LEPLÉ, Jean-Charles, PLOMION, Christophe et GION, Jean-Marc, 2020. The pulse of the tree is under genetic control: eucalyptus as a case study. In : *The Plant Journal* [en ligne]. 13 juillet 2020. Vol. 103, n° 1, pp. 338-356. DOI 10.1111/tpj.14734. Disponible à l'adresse : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/tpj.14734>.
- BOUVET, Jean-Marc (CIRAD), 2013. *Les eucalyptus dans le monde* [en ligne]. Antananarivo-Madagascar. Disponible à l'adresse : <https://www.forests-biodiv.org/content/download/4326/32221/version/1/file/12.+Eucalyptus+dans+le+monde.pdf>.
- BRENNAN, Eric B., WEINBAUM, Steven A., ROSENHEIM, Jay A. et KARBAN, Richard, 2001. Heteroblasty in *Eucalyptus globulus* (Myricales: Myricaceae) Affects Ovipositional and Settling Preferences of *Ctenarytaina eucalypti* and *C. spatulata* (Homoptera: Psyllidae). In : *Environmental Entomology* [en ligne]. 1 décembre 2001. Vol. 30, n° 6, pp. 1144-1149. DOI 10.1603/0046-225X-30.6.1144. Disponible à l'adresse : <https://academic.oup.com/ee/article-lookup/doi/10.1603/0046-225X-30.6.1144>.
- CHRISTINA, M., LACLAU, J.-P., GONÇALVES, J. L. M., JOURDAN, C., NOUVELLON, Y. et BOUILLET, J.-P., 2011. Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. In : *Ecosphere* [en ligne]. mars 2011. Vol. 2, n° 3, pp. art27. DOI 10.1890/ES10-00158.1. Disponible à l'adresse : <http://doi.wiley.com/10.1890/ES10-00158.1>.
- CORNELIUS, Jonathan, 1994. Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. In : *Canadian Journal of Forest Research* [en ligne]. 1 février 1994. Vol. 24, n° 2, pp. 372-379. DOI 10.1139/x94-050. Disponible à l'adresse : <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/x94-050>.
- CUNY, Henri E., RATHGEBER, Cyrille B. K., FRANK, David, FONTI, Patrick, MÄKINEN, Harri, PRISLAN, Peter, ROSSI, Sergio, DEL CASTILLO, Eburne Martinez, CAMPELO, Filipe, VAVRČÍK, Hanuš, CAMARERO, Jesus Julio, BRYUKHANOVA, Marina V., JYSKE, Tuula, GRIČAR, Jožica, GRYC, Vladimír, DE LUIS, Martin, VIEIRA, Joana, ČUFAR, Katarina, KIRDYANOV, Alexander V., OBERHUBER, Walter, TREML, Vaclav, HUANG, Jian-Guo, LI, Xiaoxia, SWIDRAK, Irene, DESLAURIERS, Annie, LIANG, Eryuan, NÖJD, Pekka, GRUBER, Andreas, NABAIS, Cristina, MORIN, Hubert, KRAUSE, Cornelia, KING, Gregory et FOURNIER, Meriem, 2015. Woody biomass production lags stem-girth increase by over one month in coniferous forests. In : *Nature Plants* [en ligne]. 26 novembre 2015. Vol. 1, n° 11, pp. 15160. DOI 10.1038/nplants.2015.160. Disponible à l'adresse : <http://www.nature.com/articles/nplants2015160>.
- DOWNES, G., BEADLE, Chris et WORLEDGE, D., 1999. Daily stem growth patterns in irrigated *Eucalyptus globulus* and *E. nitens* in relation to climate. In : *Trees* [en ligne]. 20 septembre 1999. Vol. 14, n° 2, pp. 102-111. DOI 10.1007/PL00009752. Disponible à l'adresse : <http://link.springer.com/10.1007/PL00009752>.
- EDWARDS, Sidney, 2019. Extension of Algebraic Solutions Using The Lambert W Function. In : [en ligne]. 2019. n° July. Disponible à l'adresse : <http://arxiv.org/abs/1902.08910>.
- ENDELMAN, Jeffrey B. et JANNINK, Jean Luc, 2012. Shrinkage estimation of the realized relationship matrix. In : *G3: Genes, Genomes, Genetics* [en ligne]. novembre 2012. Vol. 2, n° 11, pp. 1405-1413. [Consulté le 17 février 2021]. DOI 10.1534/g3.112.004259. Disponible à l'adresse : <http://pmc/articles/PMC3484671/>.
- FAO, 2006. Global planted forests thematic study: Results and Analysis. In : *Planted Forests and Trees Working Paper 38* [en ligne]. 2006. pp. 178. Disponible à l'adresse : <http://www.fao.org/forestry/12139-03441d093f070ea7d7c4e3ec3f306507.pdf>.
- FAO, 2007. *State of the World's Forests 2007* [en ligne]. Food And A. S.l. : s.n. ISBN 9789251055861. Disponible à l'adresse : <http://www.fao.org/3/a0773e/a0773e.pdf>.
- FAO et UNEP, 2020. *The State of the World's Forests 2020* [en ligne]. S.l. : FAO and UNEP. ISBN 978-92-5-132419-6. Disponible à l'adresse : <http://www.fao.org/3/ca8642en/CA8642EN.pdf>.
- FERNÁNDEZ, J.E. et CUEVAS, M.V., 2010. Irrigation scheduling from stem diameter variations: A review. In : *Agricultural and Forest Meteorology* [en ligne]. 15 février 2010. Vol. 150, n° 2, pp. 135-151.

DOI 10.1016/j.agrformet.2009.11.006. Disponible à l'adresse :
<https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0168192309002718>.

GION, Jean-Marc, 2018. *Mémoire d'Habilitation à diriger les recherches* [en ligne]. Gion, Jean-Marc [CIRAD-BIOS-UMR AGAP (FRA)] SE - CIRAD-BIOS-UMR AGAP (FRA) : Université de Montpellier. Disponible à l'adresse : http://agritrop.cirad.fr/595847/1/HDR_GION-version_PDF_totale-1.pdf LB - K01.

GION, Jean-Marc, CAROUCHÉ, Audrey, DEWEER, Sylvie, BEDON, Franck, PICHAVANT, Frédérique, CHARPENTIER, Jean-Paul, BAILLÈRES, Henri, ROZENBERG, Philippe, CAROCHA, Victor, OGNOUABI, Nina, VERHAEGEN, Daniel, GRIMA-PETTENATI, Jacqueline, VIGNERON, Philippe et PLOMION, Christophe, 2011. Comprehensive genetic dissection of wood properties in a widely-grown tropical tree: Eucalyptus. In : *BMC Genomics* [en ligne]. 8 décembre 2011. Vol. 12, n° 1, pp. 301. DOI 10.1186/1471-2164-12-301. Disponible à l'adresse : <http://bmcgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2164-12-301>.

GOLDHAMER, David et FERERES, Elias, 2001. Irrigation scheduling protocols using continuously recorded trunk diameter measurements. In : *Irrigation Science* [en ligne]. 1 juillet 2001. Vol. 20, n° 3, pp. 115-125. DOI 10.1007/s002710000034. Disponible à l'adresse : <http://link.springer.com/10.1007/s002710000034>.

GONÇALVES, José Leonardo de Moraes, ALVARES, Clayton Alcarde, HIGA, Antonio Rioyei, SILVA, Luciana Duque, ALFENAS, Acelino Couto, STAHL, James, FERRAZ, Silvio Frosini de Barros, LIMA, Walter de Paula, BRANCALION, Pedro Henrique Santin, HUBNER, Ayeska, BOUILLET, Jean-Pierre Daniel, LACLAU, Jean-Paul, NOUVELLON, Yann et EPRON, Daniel, 2013. Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. In : *Forest Ecology and Management* [en ligne]. août 2013. Vol. 301, pp. 6-27. DOI 10.1016/j.foreco.2012.12.030. Disponible à l'adresse : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S037811271200761X>.

GRANIER, André et LOUSTAU, Denis, 1994. Measuring and modelling the transpiration of a maritime pine canopy from sap-flow data. In : *Agricultural and Forest Meteorology*. 1 octobre 1994. Vol. 71, n° 1-2, pp. 61-81. DOI 10.1016/0168-1923(94)90100-7.

GRATTAPAGLIA, Dario, VAILLANCOURT, René E., SHEPHERD, Merv, THUMMA, Bala R., FOLEY, William, KÜLHEIM, Carsten, POTTS, Brad M. et MYBURG, Alexander A., 2012. Progress in Myrtaceae genetics and genomics: Eucalyptus as the pivotal genus. In : *Tree Genetics & Genomes* [en ligne]. 15 juin 2012. Vol. 8, n° 3, pp. 463-508. DOI 10.1007/s11295-012-0491-x. Disponible à l'adresse : <http://link.springer.com/10.1007/s11295-012-0491-x>.

GUBER, Andrey K, PACHEPSKY, Yakov A, MICROBIAL, Environmental et AGRICULTURAL, Beltsville, 2010. Multimodeling with Pedotransfer Functions . Documentation and User Manual for PTF Calculator (CalcPTF). In : *USDA* [en ligne]. 2010. Disponible à l'adresse : https://www.ars.usda.gov/ARSUserFiles/80420525/EnvironmentalTransport/CalcPTFFiles/PTF_Manual.version_3.0.pdf.

HEUCLIN, Benjamin, MORTIER, Frédéric, TROTTIER, Catherine et DENIS, Marie, 2021. Bayesian varying coefficient model with selection: An application to functional mapping. In : *Journal of the Royal Statistical Society: Series C (Applied Statistics)* [en ligne]. 20 janvier 2021. Vol. 70, n° 1, pp. 24-50. DOI 10.1111/rssc.12447. Disponible à l'adresse : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/rssc.12447>.

HINCKLEY, Thomas M. et BRUCKERHOFF, David N., 1975. The effects of drought on water relations and stem shrinkage of *Quercus alba*. In : *Canadian Journal of Botany* [en ligne]. 1 janvier 1975. Vol. 53, n° 1, pp. 62-72. DOI 10.1139/b75-009. Disponible à l'adresse : <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/b75-009>.

HODNETT, M.G. et TOMASELLA, J., 2002. Marked differences between van Genuchten soil water-retention parameters for temperate and tropical soils: a new water-retention pedo-transfer functions developed for tropical soils. In : *Geoderma* [en ligne]. août 2002. Vol. 108, n° 3-4, pp. 155-180. DOI 10.1016/S0016-7061(02)00105-2. Disponible à l'adresse : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0016706102001052>.

HÖLTTÄ, T., VESALA, T., SEVANTO, S., PERÄMÄKI, M. et NIKINMAA, E., 2006. Modeling xylem and phloem water flows in trees according to cohesion theory and Münch hypothesis. In : *Trees - Structure and Function*. 2006. Vol. 20, n° 1, pp. 67-78. DOI 10.1007/s00468-005-0014-6.

IUFRO, 2019. The Eucalyptus SNP array initiative: second-generation SNP arrays for low-cost operational genomic selection and very high-density genotyping for advanced genomic and breeding applications. In : *XXV IUFRO World Congress: Forest Research and Cooperation for Sustainable Development* [en ligne]. 2019. pp. 1-768. DOI 10.4336/2019.pfb.39e201902043xxv-iwc. Disponible à l'adresse : <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/206853/1/56999-p174.pdf>.

KING, Gregory, FONTI, Patrick, NIEVERGELT, Daniel, BÜNTGEN, Ulf et FRANK, David, 2013. Climatic

drivers of hourly to yearly tree radius variations along a 6 °C natural warming gradient. In : *Agricultural and Forest Meteorology* [en ligne]. 2013. Vol. 168, pp. 36-46. DOI 10.1016/j.agrformet.2012.08.002. Disponible à l'adresse : <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.08.002>.

KLEPPER, Betty, BROWNING, V. Douglas et TAYLOR, Howard M., 1971. Stem Diameter in Relation to Plant Water Status. In : *Plant Physiology* [en ligne]. 1 décembre 1971. Vol. 48, n° 6, pp. 683-685. DOI 10.1104/pp.48.6.683. Disponible à l'adresse : <https://academic.oup.com/plphys/article/48/6/683-685/6091517>.

LAGRAULET, Hélène, 2015. *Plasticité phénotypique et architecture génétique de la croissance et de la densité du bois du pin maritime (Pinus pinaster Ait.)* [en ligne]. S.l. : UNIVERSITÉ DE BORDEAUX. Disponible à l'adresse : <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01227850v1/document>.

LIBBY, WJ et PALMBERG-LERCHE, C, 2002. *Forest Plantation Productivity*. S.l.

LOUSTAU, Denis, DOMEQ, Jean Christophe et BOSCH, Alexandre, 1998. Interpreting the variations in xylem sap flux density within the trunk of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.): Application of a model for calculating water flows at tree and stand levels. In : *Annales des Sciences Forestières*. 1998. Vol. 55, n° 1-2, pp. 29-46. DOI 10.1051/forest:19980103.

MANDROU, Eric, 2010. *Variabilité fonctionnelle de gènes candidats de la lignification chez l'eucalyptus* [en ligne]. S.l. : Université des Sciences et Technologies (Bordeaux 1). Disponible à l'adresse : <https://hal.inrae.fr/tel-02820826>.

MARCHAL, Alexandre, SCHLICHTING, Carl D, GOBIN, Rémy, BALANDIER, Philippe, MILLIER, Frédéric, MUÑOZ, Facundo, PÂQUES, Luc E et SÁNCHEZ, Leopoldo, 2019. Deciphering Hybrid Larch Reaction Norms Using Random Regression. In : *G3 Genes/Genomes/Genetics* [en ligne]. 1 janvier 2019. Vol. 9, n° 1, pp. 21-32. DOI 10.1534/g3.118.200697. Disponible à l'adresse : <https://academic.oup.com/g3journal/article/9/1/21/6026635>.

MARTIN, Bernard, 1987. *Amélioration génétique des Eucalyptus tropicaux : contribution majeure à la foresterie clonale*. S.l. : Université de Paris-sud, centre d'Orsay.

MELUN, Francis (FCBA) et FCBA, 2011. Eucalyptus Gundal : une espèce remarquable pour la production de biomasse. In : *FCBA INFO*. 2011. pp. 1-7.

MILNE, R., 1989. Diurnal water storage in the stems of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. In : *Plant, Cell & Environment* [en ligne]. 1989. Vol. 12, n° 1, pp. 63-72. DOI 10.1111/j.1365-3040.1989.tb01917.x. Disponible à l'adresse : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-3040.1989.tb01917.x>.

MURANTY, H, SANTI, F, PÂQUES, Le, DUFOUR, J et PÂQUES, L E, 1996. *Nombre optimal de ramets par clone dans deux tests clonaux Article original Nombre optimal de ramets par clone dans deux tests clonaux* [en ligne]. S.l. [Consulté le 16 février 2021]. Disponible à l'adresse : <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00883037>.

MYBURG, Alexander A., GRATTAPAGLIA, Dario, TUSKAN, Gerald A., HELLSTEN, Uffe, HAYES, Richard D., GRIMWOOD, Jane, JENKINS, Jerry, LINDQUIST, Erika, TICE, Hope, BAUER, Diane, GOODSTEIN, David M., DUBCHAK, Inna, POLIAKOV, Alexandre, MIZRACHI, Eshchar, KULLAN, Anand R. K., HUSSEY, Steven G., PINARD, Desre, VAN DER MERWE, Karen, SINGH, Pooja, VAN JAARSVELD, Ida, SILVA-JUNIOR, Orzenil B., TOGAWA, Roberto C., PAPPAS, Marilia R., FÁRIA, Danielle A., SANSALONI, Carolina P., PETROLI, Cesar D., YANG, Xiaohan, RANJAN, Priya, TSCHAPLINSKI, Timothy J., YE, Chu-Yu, LI, Ting, STERCK, Lieven, VANNESTE, Kevin, MURAT, Florent, SOLER, Marçal, CLEMENTE, Hélène San, SAIDI, Najjib, CASSAN-WANG, Hua, DUNAND, Christophe, HEFER, Charles A., BORNBERG-BAUER, Erich, KERSTING, Anna R., VINING, Kelly, AMARASINGHE, Vindhya, RANIK, Martin, NAITHANI, Sushma, ELSER, Justin, BOYD, Alexander E., LISTON, Aaron, SPATAFORA, Joseph W., DHARMWARDHANA, Palitha, RAJA, Rajani, SULLIVAN, Christopher, ROMANEL, Elisson, ALVES-FERREIRA, Marcio, KÜLHEIM, Carsten, FOLEY, William, CAROCHA, Victor, PAIVA, Jorge, KUDRNA, David, BROMMONSCHENKEL, Sergio H., PASQUALI, Giancarlo, BYRNE, Margaret, RIGAULT, Philippe, TIBBITS, Josquin, SPOKEVICIUS, Antanas, JONES, Rebecca C., STEANE, Dorothy A., VAILLANCOURT, René E., POTTS, Brad M., JOUBERT, Fourie, BARRY, Kerrie, PAPPAS, Georgios J., STRAUSS, Steven H., JAISWAL, Pankaj, GRIMA-PETTENATI, Jacqueline, SALSE, Jérôme, VAN DE PEER, Yves, ROKHSAR, Daniel S. et SCHMUTZ, Jeremy, 2014. The genome of *Eucalyptus grandis*. In : *Nature* [en ligne]. 11 juin 2014. Vol. 510, n° 7505, pp. 356-362. DOI 10.1038/nature13308. Disponible à l'adresse : <http://www.nature.com/articles/nature13308>.

PHIPPS, Richard L. et GILBERT, Gareth E., 1960. An Electric Dendrograph. In : *Ecology* [en ligne]. avril 1960. Vol. 41, n° 2, pp. 389-390. DOI 10.2307/1930243. Disponible à l'adresse : <http://doi.wiley.com/10.2307/1930243>.

RAVEN, Peter Hamilton, EICHHORN, Susan E et EVERT, Ray Franklin, 2008. *Biologie végétale*. Bruxelles : De Boeck. ISBN 978-2-8041-5020-4.

STEPPE, Kathy, DE PAUW, Dirk J.W., LEMEURE, Raoul et VANROLLEGHEM, Peter A., 2006a. A mathematical

model linking tree sap flow dynamics to daily stem diameter fluctuations and radial stem growth. In : *Tree Physiology* [en ligne]. 2006. Vol. 26, n° 3, pp. 257-273. [Consulté le 10 février 2021]. DOI 10.1093/treephys/26.3.257. Disponible à l'adresse : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16356899/>.

STEPPE, Kathy, DE PAUW, Dirk J.W., LEMEURE, Raoul et VANROLLEGHEM, Peter A., 2006b. A mathematical model linking tree sap flow dynamics to daily stem diameter fluctuations and radial stem growth. In : *Tree Physiology* [en ligne]. 2006. Vol. 26, n° 3, pp. 257-273. [Consulté le 10 février 2021]. DOI 10.1093/treephys/26.3.257. Disponible à l'adresse : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16356899/>.

TÓTH, B., WEYNANTS, M., NEMES, A., MAKÓ, A., BILAS, G. et TÓTH, G., 2015. New generation of hydraulic pedotransfer functions for Europe. In : *European Journal of Soil Science* [en ligne]. janvier 2015. Vol. 66, n° 1, pp. 226-238. DOI 10.1111/ejss.12192. Disponible à l'adresse : <http://doi.wiley.com/10.1111/ejss.12192>.

VAN DEN HONERT, T. H., 1948. Water transport in plants as a catenary process. In : *Discussions of the Faraday Society* [en ligne]. 1948. Vol. 3, pp. 146. DOI 10.1039/df9480300146. Disponible à l'adresse : <http://xlink.rsc.org/?DOI=df9480300146>.

VIGNERON, Philippe et BOUVET, Jean-Marc R I - archive, 1997. Les eucalyptus. In : CHARRIER ANDRÉ (ED.) HAMON SERGE (ED.), NICOLAS DOMINIQUE (ED.), Jacquot Michel (ed.) (éd.), *L'amélioration des plantes tropicales*. Vigneron, Philippe [CIRAD-FORET-PLANTATIONS FORESTIERES (FRA)]; Bouvet, Jean-Marc [CIRAD-FORET-PLANTATIONS FORESTIERES (COG)] SE - CIRAD-FORET-PLANTATIONS FORESTIERES (FRA); CIRAD-FORET-PLANTATIONS FORESTIERES (COG) CN - CD_F30 CHA 11023 [(Bibliothèque de : CIRAD. Repères. pp. 267-290. ISBN 2-7099-1374-7 TT - Eucalyptus.

WILTSHIRE, R, POTTS, B, FOR FORESTRY (AUSTRALIA), Cooperative Research Centre et OF TASMANIA. SCHOOL OF PLANT SCIENCE, University, 2007. *Eucaflip: Life-size Guide to the Eucalypts of Tasmania* [en ligne]. S.l. : School of Plant Science, University of Tasmania \& CRC for Forestry. ISBN 9781862953970. Disponible à l'adresse : <https://books.google.fr/books?id=JoPEtgAACAAJ>.

WRONSKI, E. B., HOLMES, J. W. et TURNER, N. C., 1985. Phase and amplitude relations between transpiration, water potential and stem shrinkage. In : *Plant, Cell & Environment* [en ligne]. 1985. Vol. 8, n° 8, pp. 613-622. DOI 10.1111/j.1365-3040.1985.tb01700.x. Disponible à l'adresse : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-3040.1985.tb01700.x>.

ZWEIFEL, Roman, DREW, David M., SCHWEINGRUBER, Fritz et DOWNES, Geoffrey M., 2014. Xylem as the main origin of stem radius changes in Eucalyptus. In : *Functional Plant Biology* [en ligne]. 6 mai 2014. Vol. 41, n° 5, pp. 520. [Consulté le 1 mars 2021]. DOI 10.1071/FP13240. Disponible à l'adresse : <http://www.publish.csiro.au/?paper=FP13240>.

ZWEIFEL, Roman, HAENI, Matthias, BUCHMANN, Nina et EUGSTER, Werner, 2016. Are trees able to grow in periods of stem shrinkage? In : *New Phytologist* [en ligne]. août 2016. Vol. 211, n° 3, pp. 839-849. [Consulté le 7 février 2018]. DOI 10.1111/nph.13995. Disponible à l'adresse : <http://doi.wiley.com/10.1111/nph.13995>.

Annexe

Annexe 1 : Réalisation d'une fonction « log-normale transformée »

La fonction de distribution log-normale se définit par :

$$f(x) = \frac{1}{x\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(\ln x - \mu)^2}{2\sigma^2}}$$

Sa dérivée est :

$$f'(x) = \frac{-\sigma\sqrt{2\pi}}{2\pi\sigma^2x^2} \exp\left(-\frac{(\ln x - \mu)^2}{2\sigma^2}\right) + \frac{1}{x\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{(\ln x - \mu)^2}{2\sigma^2}\right) \frac{-(\ln x - \mu)}{x\sigma^2}$$

$$f'(x) = \frac{\exp\left(-\frac{(\ln x - \mu)^2}{2\sigma^2}\right)}{\sqrt{2\pi}\sigma x^2} \left(-\frac{\ln x}{\sigma^2} + \frac{\mu}{\sigma^2} - 1\right)$$

$$f'(x) = 0 \Leftrightarrow \left(-\frac{\ln x}{\sigma^2} + \frac{\mu}{\sigma^2} - 1\right) = 0 \Leftrightarrow x_{max} = e^{-\sigma^2 + \mu}$$

$$\text{Soit } y_{max} = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{\frac{1}{2}\sigma^2 - \mu}$$

Nous allons maintenant exprimer $f(x)$ avec y_{max} et x_{max} en paramètre au lieu de σ et μ .

$$\mu = \ln x_{max} + \sigma^2$$

$$y_{max} = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{\frac{1}{2}\sigma^2 - \ln x_{max} - \sigma^2} = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{1}{2}\sigma^2 - \ln x_{max}}$$

$$\Leftrightarrow \ln(\sqrt{2\pi} x_{max} y_{max}) = -\frac{1}{2}\sigma^2 - \ln \sigma$$

Pour résoudre cette équation, on peut utiliser la fonction de Lambert. Des solutions sont données pour des équations types par Edwards (2019). Nous utiliserons l'équation n°12 proposée dans l'article, après avoir adapté notre équation.

Nous posons que $\sigma = e^x$ avec $C = \ln(\sqrt{2\pi} x_{max} y_{max})$

$$C = -\frac{1}{2}\sigma^2 - \ln \sigma \Leftrightarrow x + C + \frac{1}{2}e^{2x} = 0$$

La solution pour x est :

$$x = \frac{1}{2} \ln(W(e^{-2C}))$$

Avec W la fonction de Lambert dont l'image est unique et réelle pour tout réel >0

$$\text{Donc } \sigma = e^{\frac{1}{2} \ln(W(e^{-2C}))} \quad \text{et} \quad \mu = \ln x_{max} + \left(e^{\frac{1}{2} \ln(W(e^{-2C}))}\right)^2$$

Il n'y a donc plus qu'à remplacer dans la formule de la fonction log-normale :

$$f(x) = \frac{1}{x\sqrt{2\pi}\exp\left(\frac{1}{2}\ln\left(W\left(\exp\left(-2\ln\left(\sqrt{2\pi}x_{max}y_{max}\right)\right)\right)\right)\right)} \exp\left(-\frac{\left(\ln x - \ln x_{max} - \left(\exp\left(\frac{1}{2}\ln\left(W\left(\exp\left(-2\ln\left(\sqrt{2\pi}x_{max}y_{max}\right)\right)\right)\right)\right)\right)^2}{2\left(\exp\left(\frac{1}{2}\ln\left(W\left(\exp\left(-2\ln\left(\sqrt{2\pi}x_{max}y_{max}\right)\right)\right)\right)\right)\right)^2}\right)$$

Soit,

$$f(x) = \frac{1}{x \sqrt{2\pi W \left(\frac{1}{2\pi x_{max}^2 y_{max}^2} \right)}} \exp \left(- \frac{\left(\ln \frac{x}{x_{max}} - W \left(\frac{1}{2\pi x_{max}^2 y_{max}^2} \right) \right)^2}{2W \left(\frac{1}{2\pi x_{max}^2 y_{max}^2} \right)} \right)$$

Si on se limite à cette équation, la courbe est contrainte par le fait que son intégrale est 1. Remarquons que c'est aussi grâce à cela, que l'on a si peu de paramètres pour la définir. Pour s'ajuster à de grandes valeurs, on ajoute un coefficient k dans la fonction. Cependant, pour que cette fonction soit plus facilement manipulable, on doit introduire des calculs intermédiaires pour avoir un K et un Y_{max} indépendants entre eux et correspondant aux données et non à la loi log-normale. On veut que notre courbure ne soit pas impactée par y_{max} et x_{max} , pour x_{max} , ça n'a pas trop de sens puisque qu'on est obligé de commencer à zéro, donc intuitivement, on ne peut pas avoir une courbure indépendante de x_{max} . En revanche, pour y_{max} , si on considère que Y_{max} correspondant à nos données est égale à $k \times y_{max}$, on déduit y_{max} pour un k constant pour tout Y_{max} ($y_{max} = \frac{Y_{max}}{k}$). En revanche, ce coefficient k représente juste le facteur de multiplication, donc comme on amplifie la courbe, sa courbure change encore puisqu'elle doit revenir à zéro. On observe graphiquement, que plus k est grand, plus la courbe est aplatie et dans le même temps si on augmente y_{max} la courbure revient se resserrer. Ainsi, en introduisant un grand $K = \frac{k}{Y_{max}}$, on efface ce biais (Figure 13). Enfin, dans un souci de praticité avec ce dernier coefficient, nous avons introduit une constante pour que K ait un ordre de grandeur de l'unité. En résumé, on a :

pour tout $x > 0$,

$$k = K \times Y_{max} \times C \quad (\text{avec } C = 200)$$

$$y_{max} = \frac{Y_{max}}{k} = \frac{1}{K \times C}$$

Soit,

$$f(x) = \frac{K \times Y_{max} \times C}{x \sqrt{2\pi W \left(\frac{1}{2\pi x_{max}^2 \left(\frac{1}{KC} \right)^2} \right)}} \exp \left(- \frac{\left(\ln \frac{x}{x_{max}} - W \left(\frac{1}{2\pi x_{max}^2 \left(\frac{1}{KC} \right)^2} \right) \right)^2}{2W \left(\frac{1}{2\pi x_{max}^2 \left(\frac{1}{KC} \right)^2} \right)} \right)$$

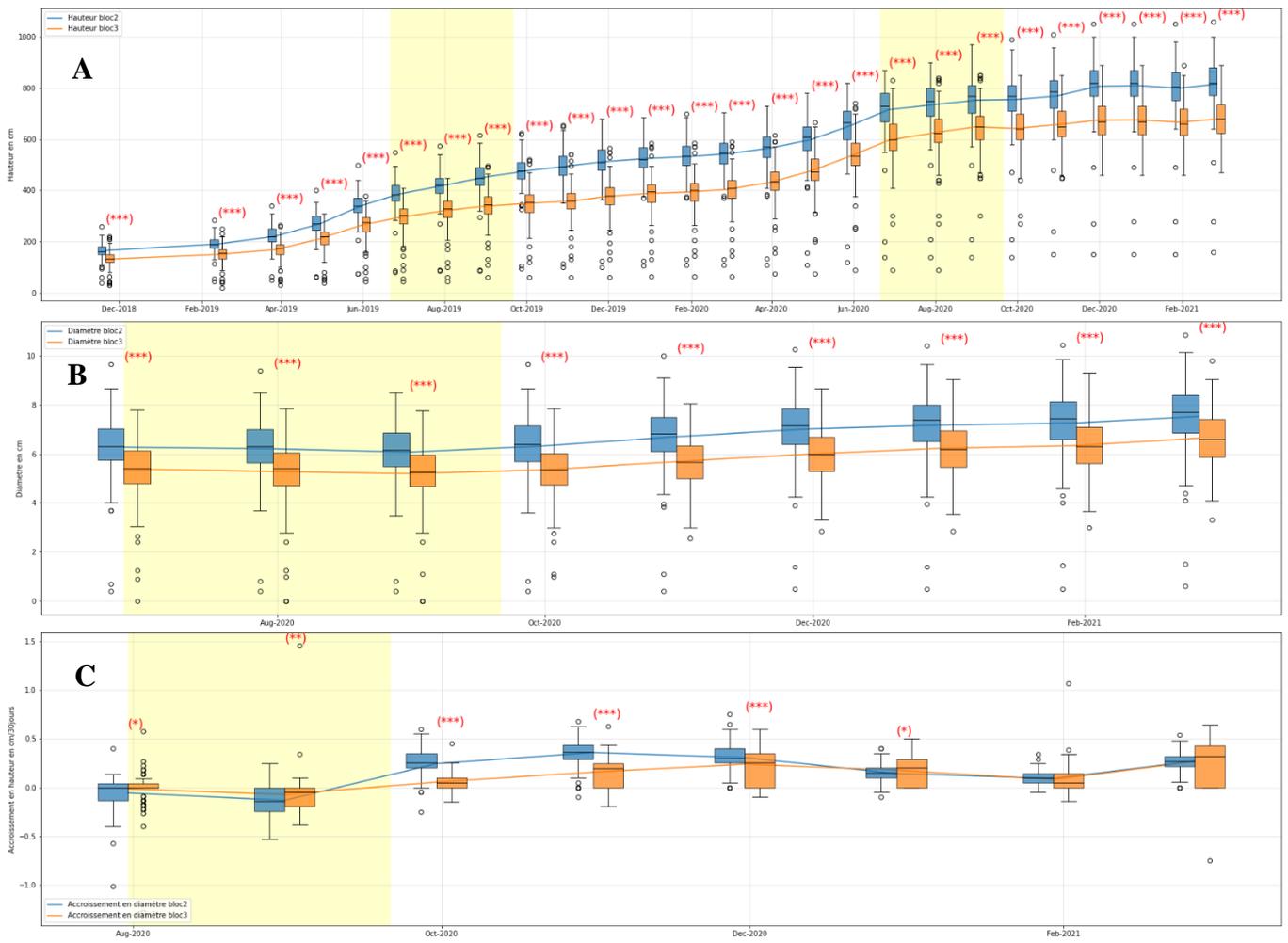
On ajuste donc le modèle avec les paramètres K , Y_{max} et x_{max} .

Annexe 2 : Description des variables climatiques en fonction des saisons sur le dispositif Congolais (DS : dry season, RS : wet season, voir Matériel et Méthode pour plus d'informations, eff. : effectif, moy : moyenne, std : écart-type)

Congo	Global			DS1		RS1		DS2		RS2		DS3		RS3	
	eff.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.
ETP (mm/j)	983	2.6	1.7	2.1	1.1	3.2	1.4	2.1	1	3.8	1.7	0.9	1.1	1.4	1.4
Rayonnement global (W/m ²)	962	174.3	88.5	157.7	60.1	208.3	71.8	158	54.7	229.6	85.3	74.9	67.1	119.4	74.7
Température (°C)	962	23.9	2	22.1	1.1	24.9	1.1	22.2	1.2	25.7	1.1	21.4	1.2	24.9	1
Précipitation (mm/j)	962	2.5	7.8	0.2	0.6	3.5	9.4	0.5	1.1	3.9	8	0.2	0.7	4.7	14
Ψsols (kPa)	1008	-98	183	-62	36	-40	49	-264	266	-18	14	-206	199	-135	289

Annexe 3 : Description des variables climatiques en fonction des saisons sur le dispositif Portugais (E : saison estivale, NE : reste de l'année en dehors de l'été, voir Matériel et Méthode pour plus d'informations, eff. : effectif, moy : moyenne, std : écart-type)

Portugal	Global			E1		NE1		E2		NE2	
	eff.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.
ETP (mm/j)	714	3.4	2.1	5.5	1.1	2.6	1.7	6.3	1.3	2.5	1.6
Rayonnement global (W/m ²)	714	189	104	276	53.9	158	95	309	60	153	90
Temperature (°C)	714	16.4	5.5	22.8	2.1	14.3	4.1	24.1	2.8	13.8	4
Precipitation (mm/j)	714	1.8	5.3	0.1	0.3	2.1	5.2	0.2	1.5	2.5	6.6
Ψsols (bloc2) (kPa)	724	-20.3	32.1	-36.2	31.8	-7	7.2	-74.7	48.8	-9.7	13.5
Ψsols (bloc3) (kPa)	724	-18.2	29.6	-36.2	31.8	-6.5	6.8	-66.1	45.7	-7.5	10.7
Irrigation (bloc2) (mm/j)	724	0.6	1.4	1.1	1.9	0.5	1.3	0.8	1.7	0.5	1.3



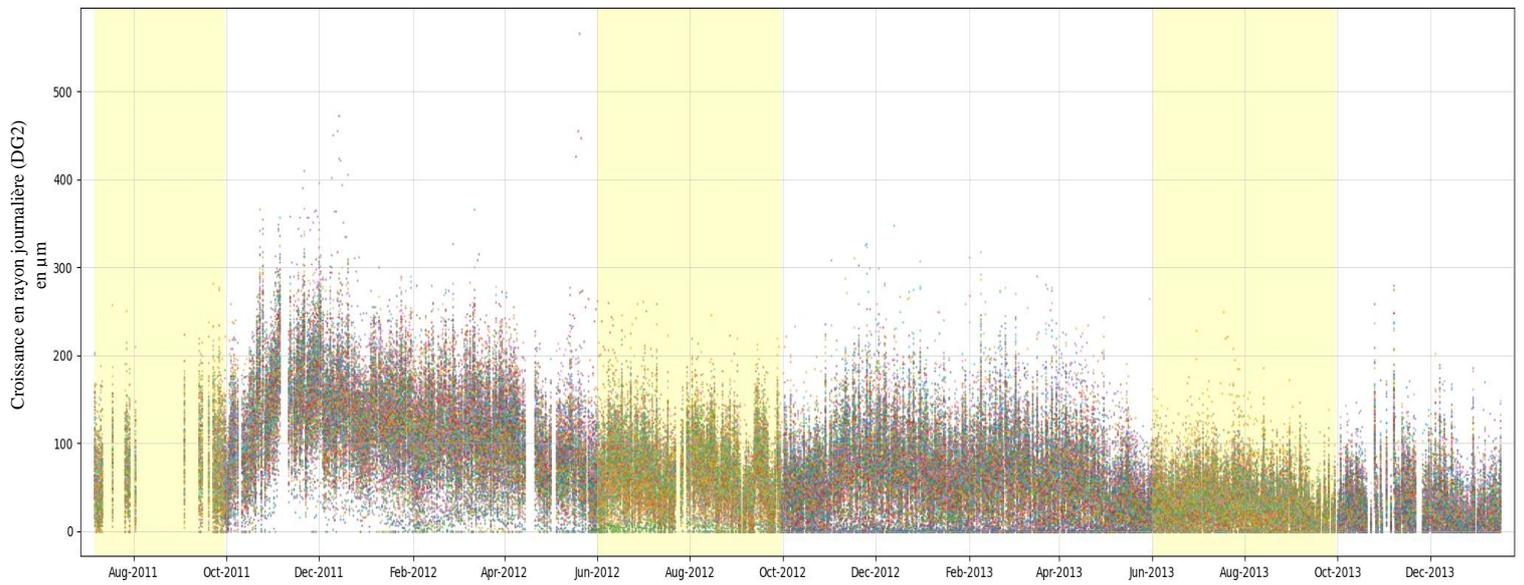
Annexe 4 : Evolution de la hauteur (A), du diamètre (B) ainsi que l'accroissement en diamètre (C) ainsi que leur distribution respective (boîte à moustache) selon la modalité irriguée ou non pour le dispositif portugais. Un test de Student pour tester l'effet de l'irrigation a été effectué en chaque date. La significativité du test est indiquée par les symboles « * ». Voir Matériel et Méthodes pour plus de précision.

Annexe 5 : Moyenne et écart-type des traits journaliers extrait du signal microdendrométrique (dispositif portugais) selon la modalité d'irrigation. Un test de Student a été effectué pour tester l'effet bloc. Les niveaux de significativité sont indiqués par les symboles suivant : « *** » : 0.001 ; « ** » : 0.01 ; « * » : 0.05 ; « . » : 0.1.

Portugal		Global			E1		NE1		E2		NE2		
	unité	bloc	eff. (arbres)	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.
DG*	µm	I	86	32	69	29	100	41	34	0	136	36	34
		NI	80	34	39	10	14	51 ***	28	-3	38	40	42
DG2	µm	I	86	44	53	56	77	43	29	50	102	39	31
		NI	80	38 *	35	13 ***	11	51 **	26	11 ***	31	43	38
FL	µm	I	85	-106	235.8	-76.7	92.6	5.7	19.9	-591.1	281	-15.7	28.7
		NI	79	-125	247.3	-28 ***	30.5	-3.7	8.6	-628.5	256.5	-72.6 ***	123.4
DC	µm	I	86	-81	61	-141	62	-70	48	-127	69	-55	43
		NI	80	-77	51	-131	32	-76	51	-103 **	50	-50	36
deltaT_cont	min	I	86	432	148	466	126	399	125	588	167	392	121
		NI	80	424	132	460	75	401	126	565	78	379	128
Scont	µm/min	I	85	-0.18	0.1	-0.31	0.09	-0.16	0.09	-0.22	0.09	-0.14	0.08
		NI	79	-0.17	0.09	-0.3	0.07	-0.18 .	0.09	-0.18 **	0.08	-0.12 .	0.06
deltaT_min	min	I	86	918	97	887	125	904	75	1009	130	905	67
		NI	80	909 .	84	868	89	899	76	1002	53	893 .	76
deltaT_start	min	I	86	94	83	70	58	110	84	80	67	90	91
		NI	80	92	79	57	55	103	84	96 .	38	90	89
DdemiC	µm	I	86	-42	37	-84	42	-32	26	-72	42	-26	22
		NI	80	-43	33	-82	22	-39 *	32	-64	33	-25	22
deltaT_demi_cont	min	I	86	214	74	231	63	197	62	292	83	193	60
		NI	80	210	66	227	37	198	63	280	39	187	64
SdemiC	µm/min	I	85	-0.18	0.12	-0.35	0.11	-0.15	0.1	-0.25	0.11	-0.13	0.09
		NI	79	-0.19	0.12	-0.36	0.08	-0.19 **	0.11	-0.23	0.1	-0.13	0.08
Acont	s.u.	I	85	1.57	1.61	1.06	0.49	1.45	1.6	1.34	1.02	1.95	1.94
		NI	79	1.4	1.89	0.87 **	0.15	1.3	0.67	0.96 ***	0.24	1.87	3.04
Ssunrise	µm/min	I	86	0.06	0.05	0.06	0.05	0.06	0.05	0.08	0.05	0.05	0.05
		NI	80	0.07 .	0.06	0.06	0.05	0.07	0.05	0.09	0.05	0.06	0.06
Ssunset	µm/min	I	86	0.17	0.12	0.3	0.12	0.17	0.1	0.17	0.13	0.13	0.1
		NI	80	0.17	0.11	0.27	0.1	0.21 ***	0.11	0.15	0.1	0.11 *	0.07
Effectif (journées) moyen par saison						67	234	88	216				



Annexe 6 : Evolution des valeurs phénotypiques individuelles de la contraction journalière (DC - A) et du moment du minimum (deltaT_min - B) au cours du temps (dispositif congolais). Les saisons sèches sont indiquées par des barres verticales jaunes.



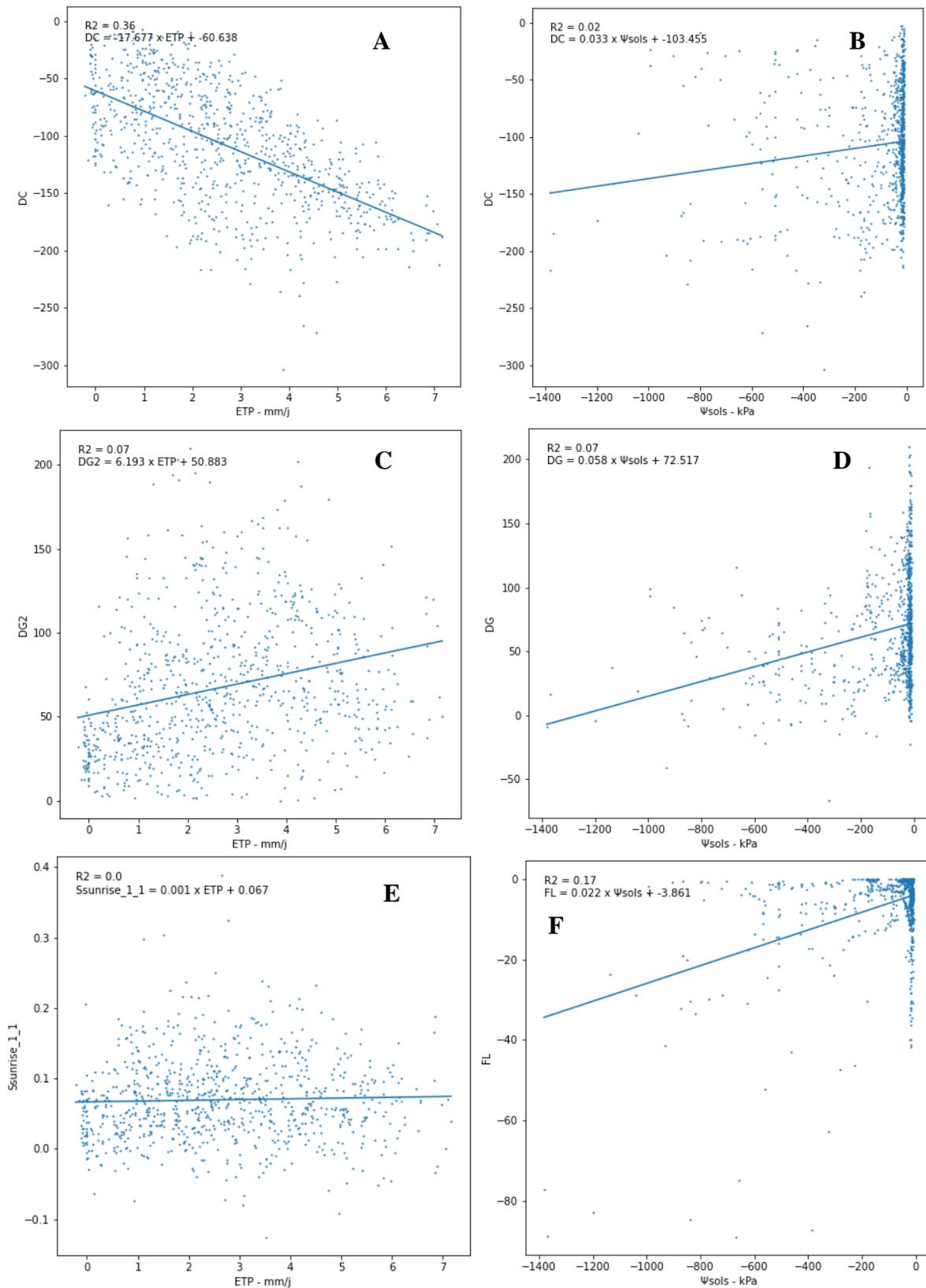
Annexe 7 : Evolution des valeurs phénotypiques individuelles de la croissance journalières DG2 (dispositif congolais) au cours du temps. Une couleur correspond à un individu. Les saisons sèches sont indiquées par des barres verticales jaunes.



Annexe 8 : Evolution de la croissance en rayon journalière (A), de la contraction journalière, DC (B) et de DG* moyenné sur 15 jours glissant (C) de l'ensemble des individus au cours du temps (dispositif portugais) selon la modalité irriguée (bleu) ou non (orange). Les saisons estivales sont indiquées par des barres verticales jaunes.

Annexe 9 : Moyenne et écart-type des traits journaliers extrait du signal microdendrométrique (dispositif portugais) selon les blocs et la saison. La colonne p_valeur* correspond à la p-valeur d'un test de Fisher d'une ANOVA ou d'une Welsh ANOVA (en cas d'hétéroscédasticité). Les lettres indiquent les groupes issus d'un test de comparaison multiple de Tukey ou de Games-Howell (hétéroscédasticité). Pour les quelques cas de non normalités des résidus, un test de KW a été effectué à la place, les groupes ont été déterminés dans ce cas avec un test de Dunn.

Portugal			Global			E1		NE1		E2		NE2		Effet saison	
	unité	bloc	eff. (arbres)	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	moy.	std.	p_valeur*	p_valeur KW
DG*	µm	I	86	32	69	29 ab	100	41 b	34	0 a	136	36 ab	34	2.3E-02	/
		NI	80	34	39	10 b	14	51 d	28	-3 a	38	40 c	42	0.0E+00	/
DG2	µm	I	86	44	53	56	77	43	29	50	102	39	31	0.1E-01	/
		NI	80	38	35	13 a	11	51 c	26	11 a	44	43 b	38	2.0E-34	/
FL	µm	I	85	-248	311.5	-121.0 b	91.6	-26.0 c	43.6	-597.5 a	275.7	-37.8 c	36.7	2.2E-34	/
		NI	79	-286	318.4	-32.2 c	29.9	-13.1 d	15.3	-635.2 a	249.8	-160.6 b	164.5	0.0E+00	/
DC	µm	I	86	-81	61	-141 a	62	-70 b	48	-127 a	69	-55 c	43	1.3E-26	/
		NI	80	-77	51	-131 a	32	-76 c	51	-103 b	50	-50 d	36	0.0E+00	/
deltaT cont	min	I	86	432	148	466 b	126	399 a	125	588 c	167	392 a	121	/	1.4E-24
		NI	80	424	132	460 b	75	401 a	126	565 c	78	379 a	128	0.0E+00	/
Scont	µm/min	I	85	-0.18	0.1	-0.31 a	0.09	-0.16 c	0.09	-0.22 b	0.09	-0.14 d	0.08	2.0E-40	/
		NI	79	-0.17	0.09	-0.3 a	0.07	-0.18 b	0.09	-0.18 b	0.08	-0.12 c	0.06	0.0E+00	/
deltaT min	min	I	86	918	97	887 a	125	904 a	75	1009 b	130	905 a	67	6.1E-11	/
		NI	80	909	84	868 ab	89	899 bc	76	1002 d	53	893 abc	76	1.2E-39	/
deltaT start	min	I	86	94	83	70 a	58	110 b	84	80 a	67	90 ab	91	4.6E-05	/
		NI	80	92	79	57 a	55	103 b	84	96 b	38	90 b	89	1.1E-06	/
DdemiC	µm	I	86	-42	37	-84 a	42	-32 b	26	-72 a	42	-26 c	22	1.1E-29	/
		NI	80	-43	33	-82 a	22	-39 c	32	-64 b	33	-25 d	22	0.0E+00	/
SdemiC	µm/min	I	85	-0.18	0.12	-0.35 a	0.11	-0.15 c	0.1	-0.25 b	0.11	-0.13 d	0.09	1.2E-38	/
		NI	79	-0.19	0.12	-0.36 a	0.08	-0.19 c	0.11	-0.23 b	0.1	-0.13 d	0.08	0.0E+00	/
Acont	s.u.	I	85	1.57	1.61	1.06 ab	0.49	1.45 bc	1.6	1.34 abc	1.02	1.95 d	1.94	1.6E-08	/
		NI	79	1.4	1.89	0.87 a	0.15	1.3 c	0.67	0.96 b	0.24	1.87 d	3.04	3.2E-19	/
Ssunrise	µm/min	I	86	0.06	0.05	0.06 abc	0.05	0.06 b	0.05	0.08 c	0.05	0.05 a	0.05	1.2E-05	/
		NI	80	0.07	0.06	0.06 a	0.05	0.07 a	0.05	0.09 b	0.05	0.06 a	0.06	1.1E-06	/
Ssunset	µm/min	I	86	0.17	0.12	0.3 c	0.12	0.17 b	0.1	0.17 b	0.13	0.13 a	0.1	2.8E-19	/
		NI	80	0.17	0.11	0.27 d	0.1	0.21 c	0.11	0.15 b	0.1	0.11 a	0.07	1.6E-34	/
Effectif (journées) moyen par saison						67		234		88		216			



Annexe 10 : Représentation des normes de réaction de différents traits. Les traits sont indiqués sur l'axe y. A droite, la variable de forçage et le Ψ_{sols} et à gauche l'ETP. Un modèle simple $y = ax + b$ a été ajusté, le R^2 et les coefficients de la régression linéaire sont indiqués. L'unité des traits est le μm sauf pour $Ssunrise$ ($\mu m/minutes$)

Annexe 11 : Paramètres de la régression linéaire pour l'ensemble des traits selon deux variables de forçage (Ψsol en page suivante) pour le dispositif portugais et selon la modalité d'irrigation (bloc).

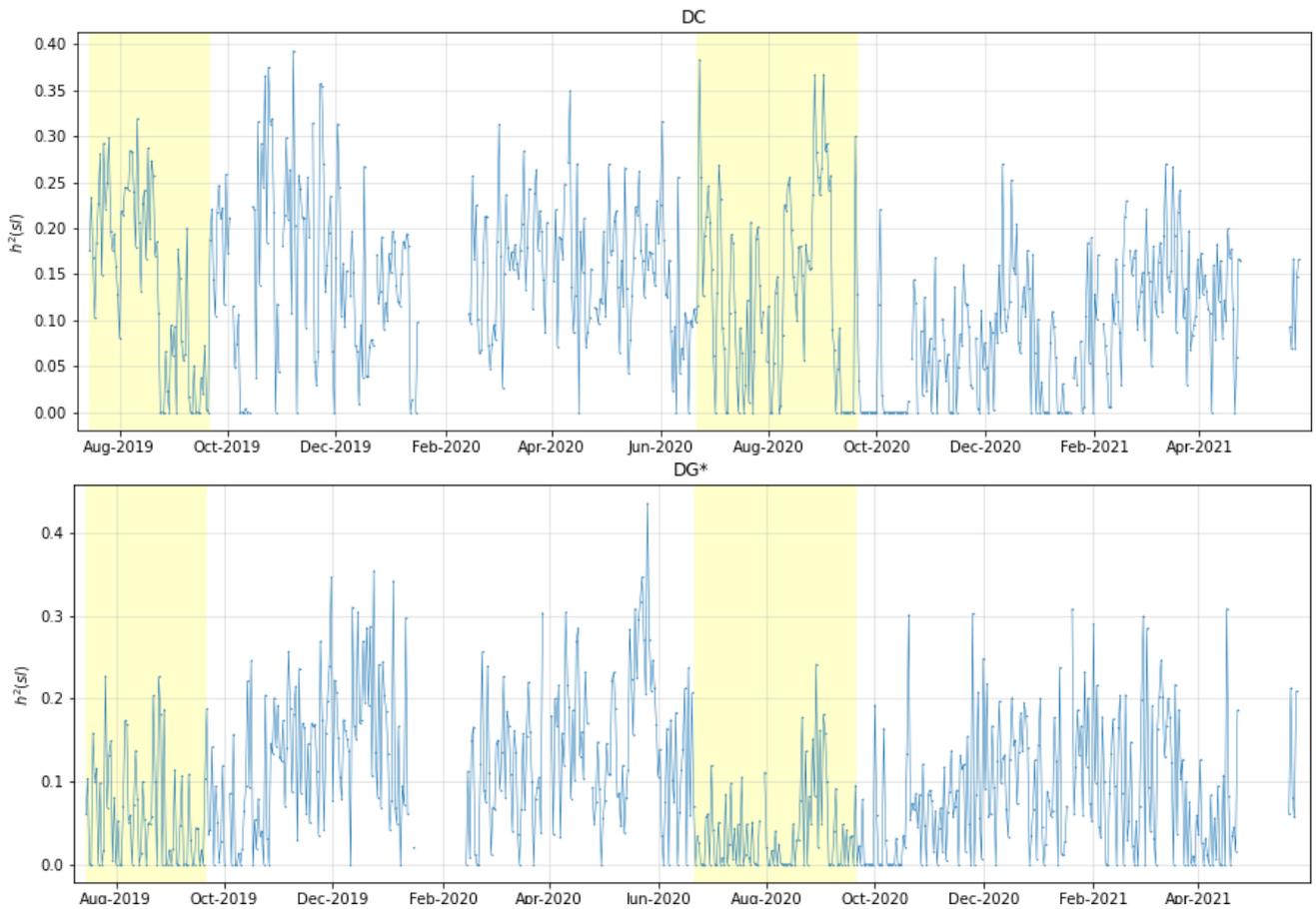
Variable forçage	Bloc	Trait	Unité	Moyenne trait	Pente (unité trait /unité variable)	Intercept	R ²	AIC	BIC	p_valeur (pente)	p_valeur (intercept)
ETP (mm)	I	DG	μm	31.540	-5.032	48.302	0.024	6904	6913	1.3E-04	1.4E-19
		DG2	μm	43.917	1.707	38.262	0.005	6540	6549	9.4E-02	3.1E-20
		DC	μm	-79.823	-20.111	-12.864	0.492	6440	6449	7.7E-93	8.4E-05
		deltaT_cont	min	425.441	45.169	275.048	0.384	7717	7726	6.3E-67	6.1E-124
		Scont	μm/min	-0.179	-0.030	-0.077	0.385	-1325	-1316	6.2E-65	5.3E-32
		DdemiC	μm	-40.914	-12.120	-0.561	0.490	5816	5825	2.0E-92	7.8E-01
		deltaT_demi_cont	min	210.318	22.553	135.226	0.384	6854	6862	4.4E-67	1.0E-121
		S_demi_cont	μm/min	-0.182	-0.037	-0.055	0.419	-1141	-1132	2.2E-72	1.3E-13
		Rcont	s.u.	1.565	-0.156	2.097	0.042	2242	2251	4.2E-07	7.3E-54
		Ssunset	μm/min	0.172	0.029	0.076	0.273	-1085	-1076	1.2E-44	3.3E-22
		Ssunrise	μm/min	0.063	0.007	0.040	0.082	-1980	-1971	4.3E-13	2.7E-25
		deltaT_start	min	94.008	-5.435	112.106	0.019	7231	7239	5.1E-04	8.9E-60
	deltaT_min	min	917.820	17.643	859.077	0.151	7329	7338	1.0E-23	0.0E+00	
	FL	μm	-105.581	-59.553	93.895	0.292	8095	8103	6.1E-47	8.1E-10	
	NI	DG	μm	34.215	-8.451	62.367	0.209	6085	6094	8.1E-33	3.3E-88
		DG2	μm	38.332	-6.773	60.891	0.174	5952	5961	4.4E-27	2.1E-99
		DC	μm	-75.417	-18.362	-14.279	0.565	6143	6152	6.1E-114	3.5E-08
		deltaT_cont	min	418.021	46.887	261.910	0.508	7448	7457	2.4E-97	1.4E-152
		Scont	μm/min	-0.173	-0.027	-0.082	0.386	-1461	-1452	3.2E-65	1.4E-42
		DdemiC	μm	-42.021	-12.166	-1.512	0.593	5561	5570	7.1E-123	3.4E-01
		deltaT_demi_cont	min	206.584	23.393	128.696	0.509	6585	6594	1.9E-97	5.4E-150
		S_demi_cont	μm/min	-0.191	-0.038	-0.061	0.455	-1202	-1193	1.1E-80	1.3E-17
		Rcont	s.u.	1.400	-0.188	2.039	0.044	2434	2442	2.3E-07	1.2E-39
		Ssunset	μm/min	0.174	0.025	0.090	0.253	-1185	-1176	5.0E-41	6.7E-34
Ssunrise		μm/min	0.068	0.007	0.044	0.074	-1854	-1845	6.4E-12	5.2E-25	
deltaT_start		min	92.321	-5.564	110.846	0.022	7166	7175	1.8E-04	1.0E-63	
deltaT_min	min	908.713	19.232	844.679	0.236	7094	7103	6.0E-38	0.0E+00		
FL	μm	-125.367	-55.018	58.689	0.226	8247	8255	1.9E-35	3.9E-04		

(Suite de l'Annexe 11)

Variable forçage	Bloc	Trait	Unité	Moyenne trait	Pente (unité trait /unité variable)	Intercept	R ²	AIC	BIC	p_valeur (pente)	p_valeur (intercept)
Ψsol (kPa)	I	DG	μm	31.540	0.472	41.696	0.054	6884	6893	5.5E-09	6.6E-34
		DG2	μm	43.917	0.096	45.958	0.004	6541	6550	1.3E-01	1.9E-58
		DC	μm	-79.823	0.672	-65.404	0.141	6765	6774	2.8E-22	1.7E-92
		deltaT_cont	min	425.441	-2.154	379.219	0.225	7859	7868	4.5E-36	3.7E-254
		Scont	μm/min	-0.179	0.001	-0.162	0.072	-1079	-1070	2.5E-11	5.5E-142
		DdemiC	μm	-40.914	0.467	-30.903	0.187	6105	6114	1.1E-29	5.9E-67
		S_demi_cont	μm/min	-0.182	0.001	-0.155	0.128	-897	-888	2.0E-19	1.7E-110
		Rcont	s.u.	1.565	0.005	1.684	0.013	2260	2269	4.5E-03	1.5E-77
		Ssunset	μm/min	0.172	0.000	0.167	0.005	-891	-882	8.1E-02	4.0E-122
		Ssunrise	μm/min	0.063	0.000	0.060	0.004	-1930	-1921	1.0E-01	8.2E-96
		deltaT_start	min	94.008	0.397	102.536	0.027	7226	7235	4.4E-05	3.8E-103
	deltaT_min	min	917.820	-1.120	893.798	0.156	7325	7334	1.3E-24	0.0E+00	
	FL	μm	-105.581	5.613*	16.931	0.675	7625	7634	8.8E-149	9.3E-03	
	NI	DG	μm	34.215	0.515	44.311	0.171	6113	6122	1.1E-26	2.3E-100
		DG2	μm	38.332	0.428	46.706	0.153	5967	5976	9.5E-24	3.8E-126
		DC	μm	-75.417	0.422	-67.185	0.066	6618	6626	9.3E-11	8.9E-114
		deltaT_cont	min	418.021	-1.709	384.681	0.149	7788	7797	2.1E-23	1.7E-271
		Scont	μm/min	-0.173	0.001	-0.163	0.033	-1188	-1180	8.3E-06	3.8E-160
		DdemiC	μm	-42.021	0.338	-35.426	0.101	6053	6062	5.5E-16	5.9E-88
		S_demi_cont	μm/min	-0.191	0.001	-0.171	0.070	-882	-873	4.4E-11	9.7E-125
		Rcont	s.u.	1.400	0.007	1.548	0.016	2451	2460	2.2E-03	1.1E-53
		Ssunset	μm/min	0.174	0.000	0.176	0.001	-1005	-996	5.0E-01	4.9E-147
Ssunrise		μm/min	0.068	0.000	0.066	0.002	-1808	-1799	2.9E-01	3.1E-95	
deltaT_start		min	92.321	0.204	96.297	0.007	7176	7185	4.3E-02	1.3E-100	
deltaT_min	min	908.713	-0.861	891.920	0.104	7192	7201	1.9E-16	0.0E+00		
FL	μm	-125.367	5.405*	-18.077	0.483	8001	8010	1.2E-88	3.4E-02		

Annexe 12 : Coefficient d'ajustement d'un modèle linéaire avec la prise en compte ou non du temps ou de l'interaction Ψ_{sol} / ETP. Seule les lignes présentant le plus faible BIC sont présentes parmi les 4 combinaisons de modèles testés. Le temps est exprimé en jours depuis le début des données. Attention, le Ψ_{sol} a été passé en valeur absolu ainsi que les traits non linéaires. De ce fait, les coefficients Ψ_{sol} du tableau précédent correspondent à $-1 \times$ coef de de ce tableau sauf pour les traits non linéaires

Dispositif	Trait	Termes pris en compte		Moyenne	Coefficients (unité trait /unité de la variable)					p-valeur					R2
		Temps	Interaction		ETP	Ψ_{sol}	ETP* Ψ_{sol}	Temps	cte.	ETP	Ψ_{sol}	ETP* Ψ_{sol}	temps	cte.	
Congo	DG*	X	X	66	2.44	0.02	-0.02	-0.12	130.35	4.5E-05	4.7E-02	3.0E-08	4.8E-156	1.3E-219	0.62
	DG2	X	X	67	2.41	0.01	-0.02	-0.12	128.74	3.6E-05	2.0E-01	1.1E-05	7.2E-154	1.3E-222	0.62
	DC	X	X	107	17.32	-0.04	0.05	0.04	33.68	3.3E-82	9.6E-04	4.1E-21	4.8E-15	1.9E-17	0.52
	deltaT_cont	X	X	405	15.97	-0.03	0.05	0.11	296.80	4.2E-18	2.3E-01	2.7E-04	1.6E-23	5.7E-163	0.20
	Scont	X	X	0.259	0.03	-0.0001	0.00010	0.00003	0.14655	9.6E-68	2.8E-04	2.2E-16	6.7E-03	8.8E-59	0.45
	DdemiC	X	X	51	8.24	-0.02	0.03	0.01	19.73	1.4E-56	1.0E-02	5.4E-17	4.1E-04	7.8E-17	0.42
	S_demi_C		X	0.248	0.032	-0.00009	0.00011		0.15194	6.6E-48	3.6E-03	1.0E-13		3.0E-88	0.37
	Acont	X		1.829	-0.08548	-0.00047		0.00066	1.75395	1.7E-02	1.3E-01		6.0E-03	4.8E-20	0.02
	Ssunset	X	X	0.224	0.03010	-0.00002	0.00006	-0.00003	0.14919	1.4E-61	4.1E-01	5.0E-07	9.1E-03	9.8E-65	0.40
	Ssunrise	X		0.069	-0.0009	0.00003		-0.00008	0.11145	4.3E-01	3.6E-03		1.5E-24	6.0E-67	0.12
	deltaT_start	X	X	76	-9.06	0.08	-0.03	-0.04	122.39	2.4E-11	2.4E-04	2.7E-04	5.1E-08	1.6E-67	0.12
	deltaT_min	X		852	6.68	0.07		0.07	792.30	2.5E-08	1.8E-10		2.9E-16	0.0E+00	0.14
FL	X	X	-6.249	0.444	-0.001	-0.008	-0.022	6.338	1.1E-02	6.8E-01	6.8E-11	3.2E-79	1.2E-13	0.47	
Portugal bloc2	DC	X	X	79.82	24.48	2.04	-0.38	-0.02	5.24	1.2E-84	2.3E-18	1.2E-19	5.0E-03	3.1E-01	0.57
	DG*		X	31.54	1.88	0.94	-0.26		33.48	2.8E-01	1.2E-02	1.6E-04		2.2E-08	0.08
	DG2		X	43.92	5.45	0.59	-0.15		29.87	7.2E-05	4.7E-02	5.0E-03		2.9E-10	0.03
	DdemiC	X	X	40.97	12.93	0.95	-0.16	-0.02	3.42	4.7E-67	2.7E-11	2.9E-10	1.3E-05	2.8E-01	0.55
	FL	X	X	-105.58	-1.89	1.85	-1.29	-0.17	65.62	5.4E-01	4.5E-03	4.9E-26	2.2E-11	1.5E-05	0.76
	Acont	X		1.565	-0.133	-0.001		0.001	1.718	3.4E-04	8.2E-01		6.4E-03	2.6E-19	0.05
	S_demi_C	X	X	0.183	0.044	0.004	-0.001	0.000	0.076	3.7E-68	9.1E-20	2.3E-20	7.1E-15	5.7E-12	0.56
	Scont	X	X	0.179	0.041	0.004	-0.001	0.000	0.076	2.1E-80	5.9E-27	2.0E-31	2.7E-11	1.8E-16	0.56
	Ssunrise		X	0.063	0.012	0.001	0.000		0.025	2.2E-22	6.1E-08	2.6E-10		5.6E-09	0.15
	Ssunset	X	X	0.172	0.050	0.005	-0.001	0.000	0.061	6.9E-87	4.4E-26	6.4E-38	2.6E-10	4.1E-09	0.54
	deltaT_cont	X		425.44	40.19	0.85		0.13	229.81	3.2E-43	3.7E-07		2.4E-07	9.7E-55	0.43
	deltaT_min	X		917.82	13.36	0.72		0.11	822.35	1.6E-11	3.0E-09		5.9E-09	0.0E+00	0.24
deltaT_start		X	94.01	-0.11	0.86	-0.22		99.97	9.6E-01	5.8E-02	8.2E-03		1.4E-38	0.04	
Portugal Bloc3	DC	X	X	75.42	24.03	1.45	-0.32	-0.04	13.17	2.9E-127	1.7E-17	4.9E-25	1.2E-09	4.7E-04	0.68
	DG*			34.22	-5.90	-0.29			60.12	9.6E-14	2.7E-09			8.4E-86	0.25
	DG2			38.33	-4.66	-0.24			59.03	5.3E-11	4.3E-08			5.8E-97	0.21
	DdemiC	X	X	42.04	14.80	0.86	-0.18	-0.03	3.90	1.9E-120	2.2E-15	5.7E-20	6.6E-12	1.1E-01	0.68
	FL	X		-125.37	-21.39	-4.57		-0.35	163.61	1.2E-08	2.5E-70		9.9E-23	6.7E-18	0.59
	Rcont	X		1.400	-0.152	-0.001		0.001	1.552	4.7E-04	6.1E-01		3.1E-03	2.2E-12	0.06
	S_demi_C	X	X	0.191	0.047	0.003	-0.001	0.000	0.105	1.2E-86	5.0E-14	3.2E-18	7.3E-31	3.6E-25	0.63
	Scont	X	X	0.173	0.035	0.002	-0.001	0.000	0.114	2.3E-82	1.0E-13	4.5E-20	4.1E-31	1.9E-43	0.60
	Ssunrise	X	X	0.068	0.012	0.001	0.000	0.000	0.019	3.5E-17	4.9E-04	2.5E-05	5.2E-03	4.7E-03	0.11
	Ssunset	X	X	0.174	0.041	0.002	-0.001	0.000	0.114	5.9E-75	8.7E-07	4.9E-16	1.7E-21	3.1E-30	0.53
	deltaT_cont	X	X	418.02	54.51	2.81	-0.51	0.12	193.91	1.0E-78	1.5E-07	1.5E-07	2.1E-08	4.6E-49	0.55
	deltaT_min	X	X	908.71	23.70	2.45	-0.40	0.11	783.86	3.0E-34	4.7E-10	1.4E-08	9.1E-14	0.0E+00	0.33
deltaT_start			92.32	-5.91	0.04			111.15	8.9E-04	7.2E-01			7.8E-63	0.02	



Annexe 13 : Evolution de l'héritabilité au sens large pour la contraction journalière (DC – en haut) et la différence entre deux max consécutifs (DG* - en bas) sur le dispositif portugais

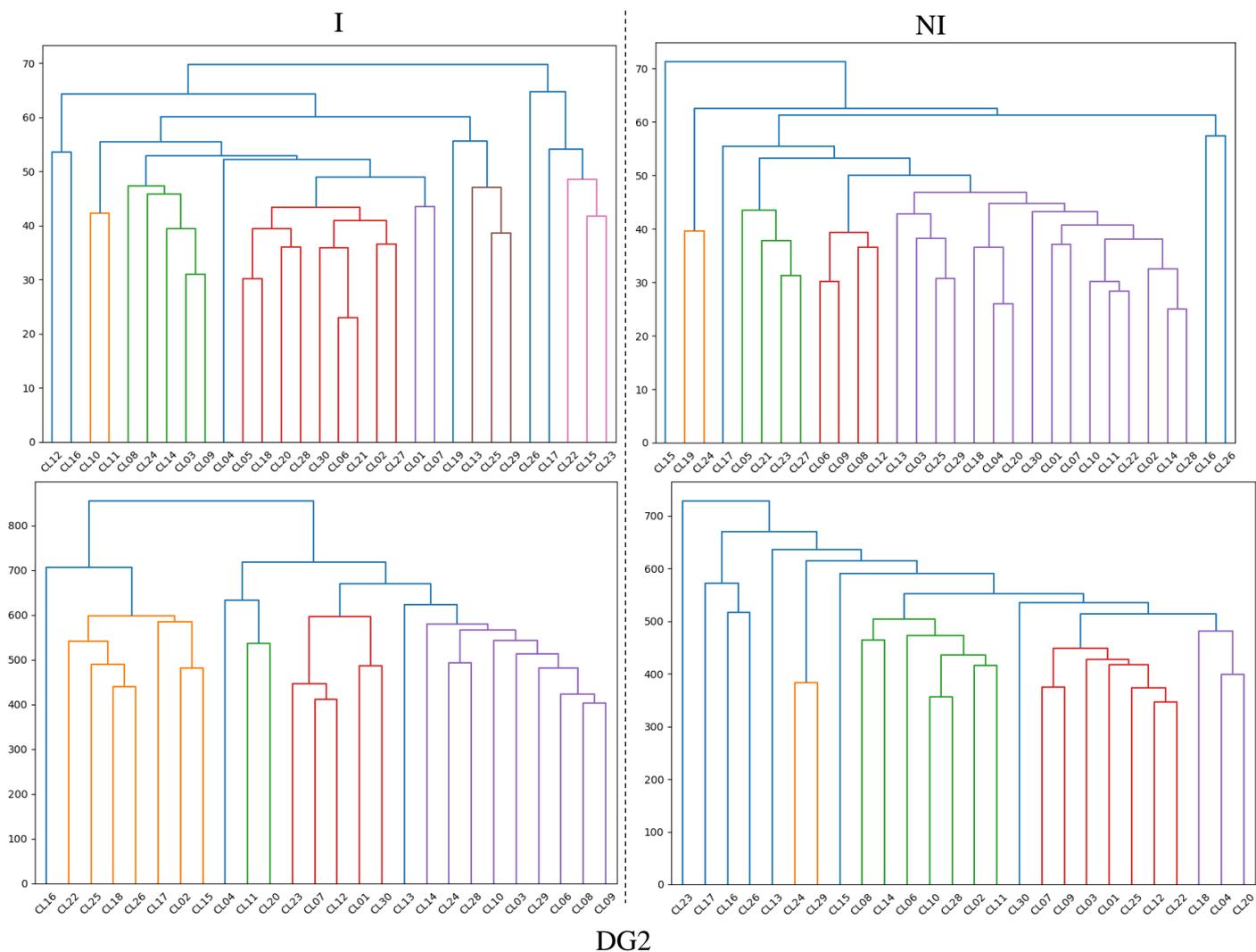
Annexe 14 : Synthèse des résultats d'analyse de variance pour les traits classiques par saison ou globalement. La moyenne des p-valeurs a été réalisée après transformation log ($Moyenne_{p\text{-valeur}} = e^{moy(\ln(p\text{-valeurs}))}$). Pour la comparaison des héritabilités, un test de Kruskal-Wallis a été réalisé puisque que les postulats de l'analyse de variance classique n'étaient pas vérifiés. (n.s. : non significatif)

Analyse	Facteur/variable		Saison/trait	act_diametre	act_hauteur	diametre	hauteur
General	p-valeur	bloc	/	5E-11	1E-10	3E-11	4E-35
		clone	/	9E-4	3E-6	3E-11	1E-12
		bloc*clone	/	1E-2	6E-2	1E-1	1E-1
		H ²		/	0.05	0.12	0.26
Par saison	p-valeur	bloc	E1		1E-21		2E-39
		bloc	E2	n.s.	6E-3	6E-12	9E-25
		bloc	NE0		4E-16		1E-31
		bloc	NE1		1E-9		1E-46
		bloc	NE2	5E-14	4E-7	6E-11	8E-24
		clone	E1		2E-9		4E-9
		clone	E2	3E-2	4E-3	2E-10	8E-11
		clone	NE0		4E-7		4E-15
		clone	NE1		2E-8		9E-14
		clone	NE2	3E-4	3E-2	9E-12	1E-11
		bloc*clone	E1		5E-2		n.s.
		bloc*clone	E2	n.s.	7E-3	n.s.	3E-2
	bloc*clone	NE0		n.s.		n.s.	
	bloc*clone	NE1		n.s.		n.s.	
	bloc*clone	NE2	8E-3	n.s.	n.s.	3E-2	
		H ²		E1		0.18 b	
			E2	0.02	0.04 a	0.23 a	0.2 a
			NE0		0.15 b		0.3 b
			NE1		0.17 b		0.29 b
	p-valeur (KW)		Comparaison saison	0.13	0.0047	0.02	0.0086

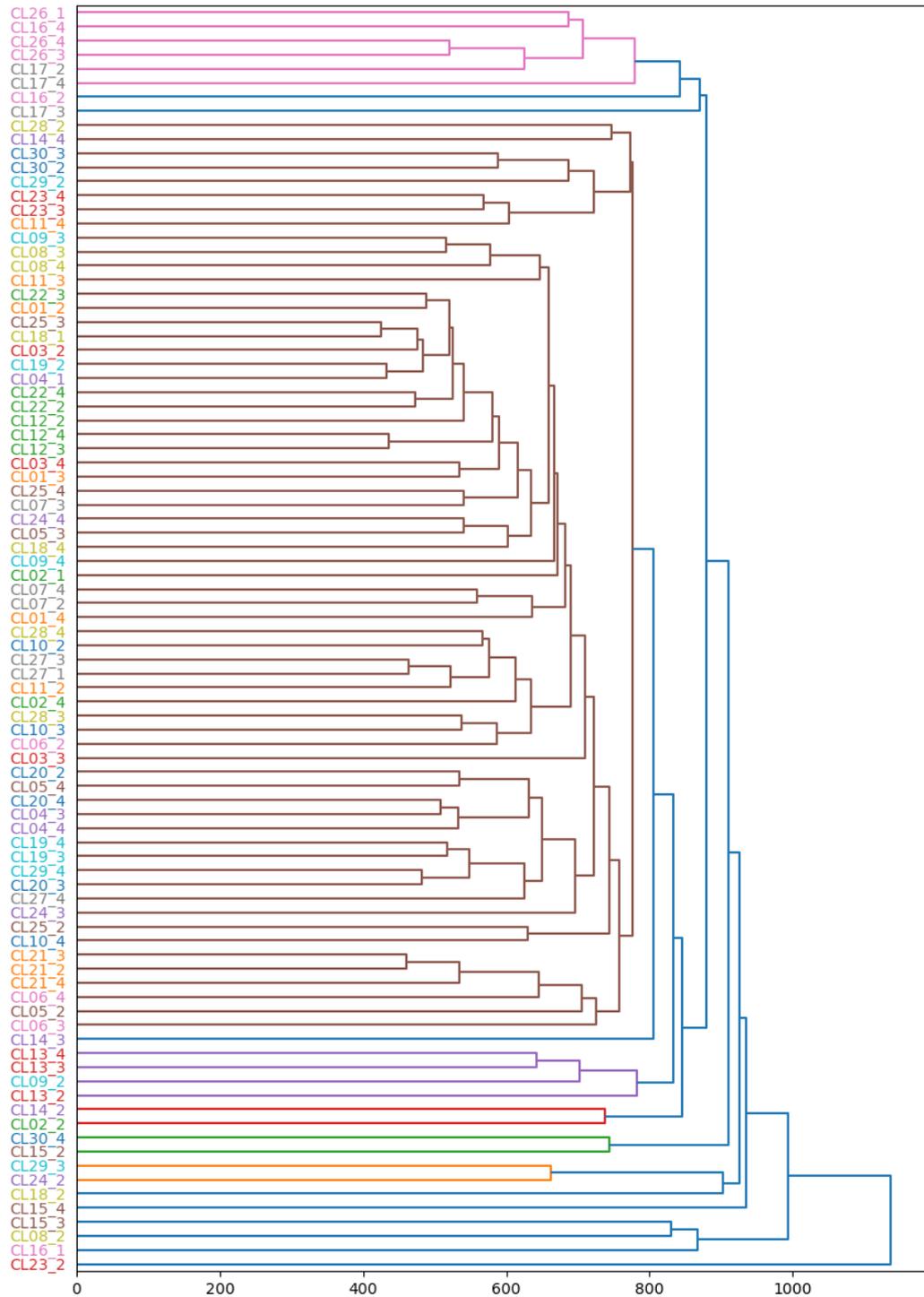
Annexe 15 : Héritabilité au sens large des paramètres des normes de réaction
(dispositif portugais)

	Paramètres des normes de réaction (modèles linéaire ou log-normal linéaire pour les traits de contraction)							
trait	ETP	ETP* Ψ_{sol}	const	time	Ψ_{sol}	Ψ_{sol_K}	Ψ_{sol_Ymax}	Ψ_{sol_xmax}
DC	0.20	0.07		0.00		0.00	0.00	0.08
DG*	0.06	0.00	0.17	0.00	0.00			
DG2	0.04	0.01	0.19	0.00	0.03			
DdemiC	0.24	0.00		0.00		0.00	0.00	0.00
FL	0.03	0.00	0.18	0.08	0.00			
Acont	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00			
S_demi_cont	0.16	0.00		0.00		0.00	0.01	0.07
Scont	0.11	0.03		0.00		0.00	0.06	0.17
Ssunrise	0.00	0.08	0.05	0.01	0.14			
Ssunset	0.14	0.05	0.00	0.00	0.00			
deltaT_cont	0.23	0.06	0.22	0.00	0.08			
deltaT_demi_cont	0.24	0.06	0.22	0.00	0.08			
deltaT_min	0.21	0.09	0.12	0.00	0.12			
deltaT_start	0.14	0.00	0.18	0.00	0.07			

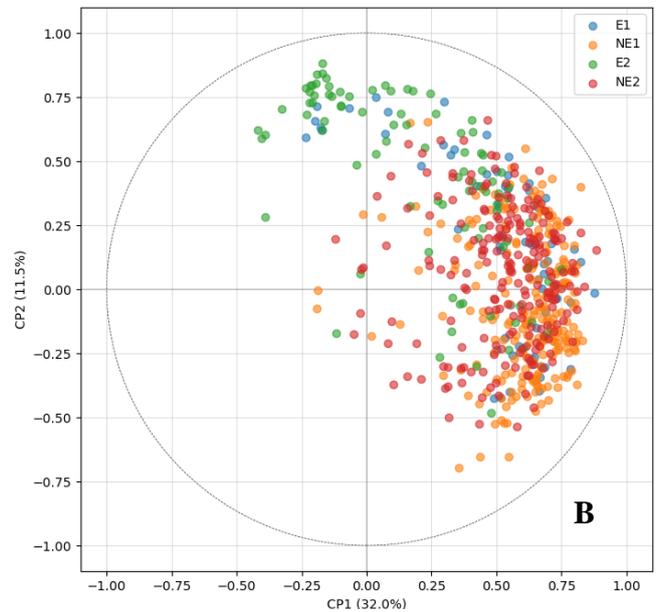
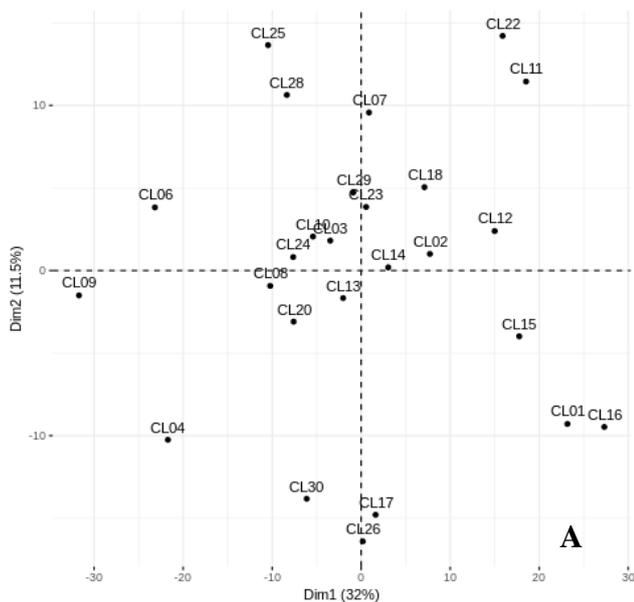
Accroissement en hauteur



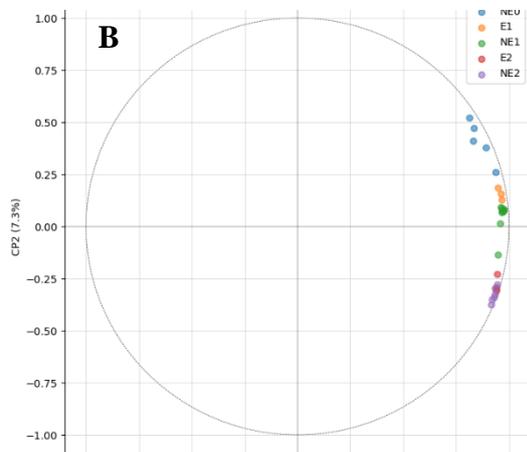
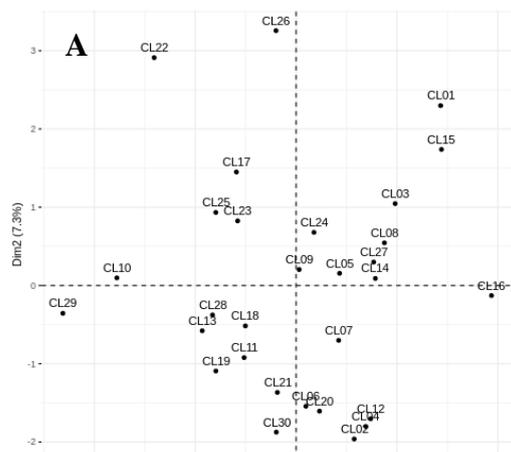
Annexe 16 : Arbre de distance (UPGMA) entre les clones pour l'accroissement en hauteur (haut) et DG* (bas) selon la modalité d'irrigation. L'axe des ordonnées correspond à une distance euclidienne. Les couleurs ont été générées automatiquement par le package scipy. Le nombre de clone ne correspond pas à 30 car certains clones ont dû être retirés car il n'y avait pas suffisamment de données pour estimer leur valeur (arbre mort, données bruitées...)



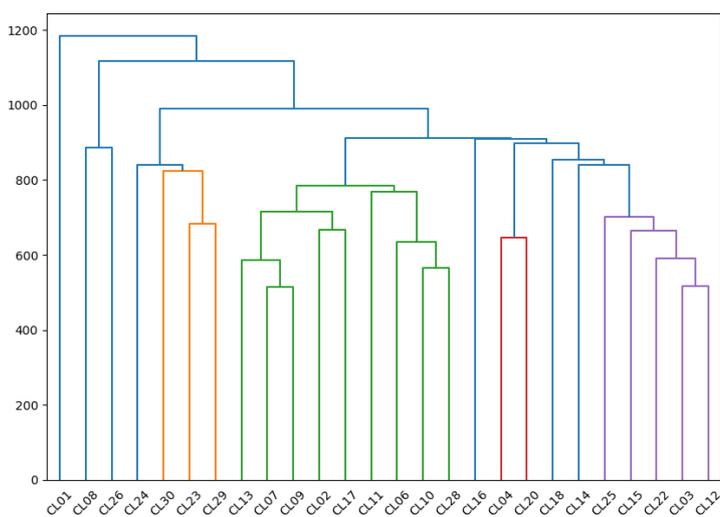
Annexe 17 : Arbre de distance (UPGMA) entre les individus du dispositif portugais pour le trait DG2 pour la modalité NI. L'axe des x correspond à une distance euclidienne. Le génotype correspond au premier terme (ex : CL03) et la répétition au deuxième (ex : _4)



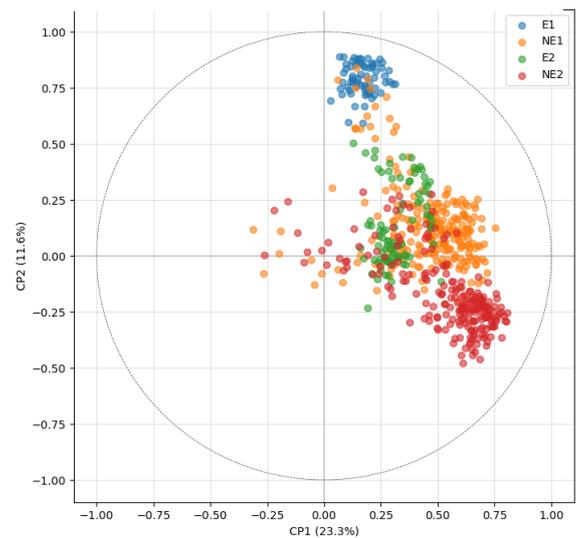
Annexe 18 : Graph des individus (A) et des variables (B) d'une ACP sur valeurs clones journalières du bloc irrigué pour DC. Le graph des variables a été volontairement représenté par des points au lieu de flèches, pour faciliter la visualisation. La couleur du graph B correspond aux saisons



Annexe 19 : Graph des individus (A) et des variables (B) d'une ACP sur valeurs clones du bloc irrigué pour la hauteur. Le graph des variables a été volontairement représenté par des points au lieu de flèches, pour faciliter la visualisation. La couleur du graph B correspond aux saisons



Annexe 20 : Arbre de distance (UPGMA) des valeurs clones pour le trait DC en modalité NI (dispositif portugais). L'axe des ordonnées représente une distance euclidienne



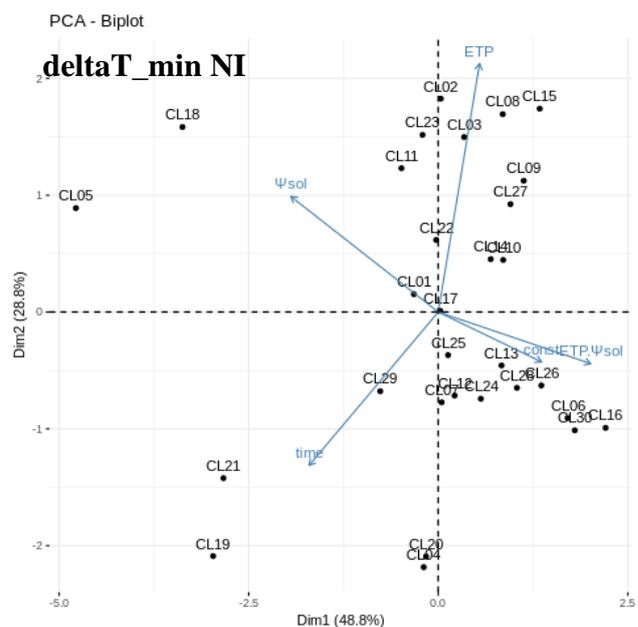
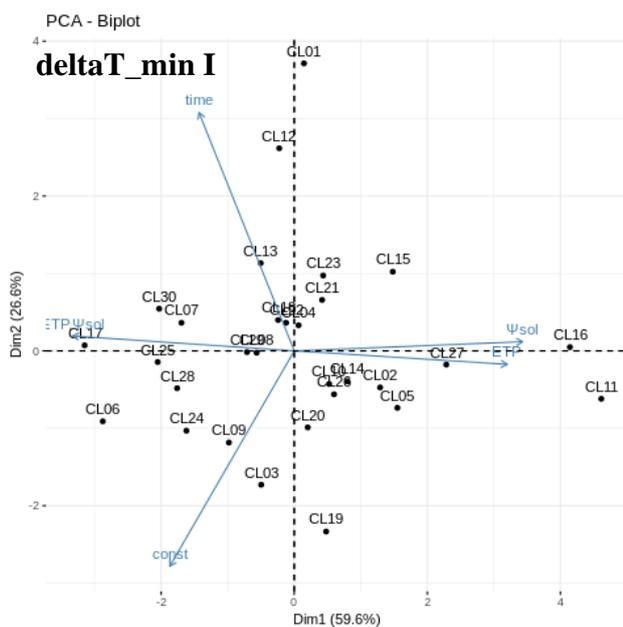
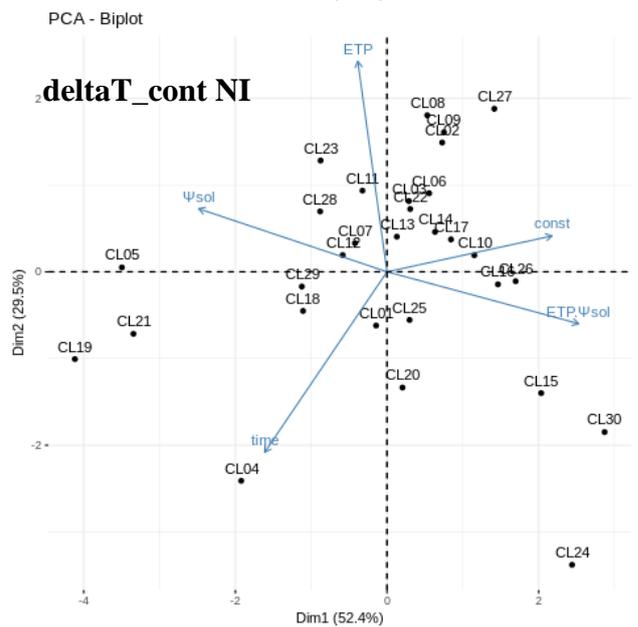
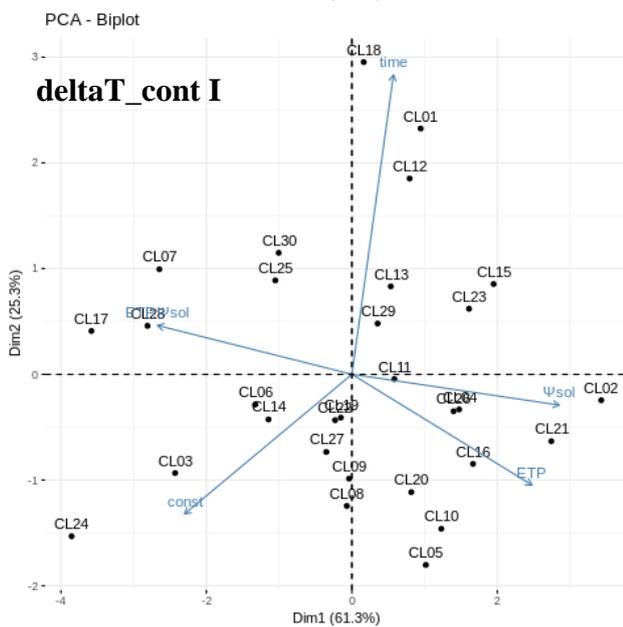
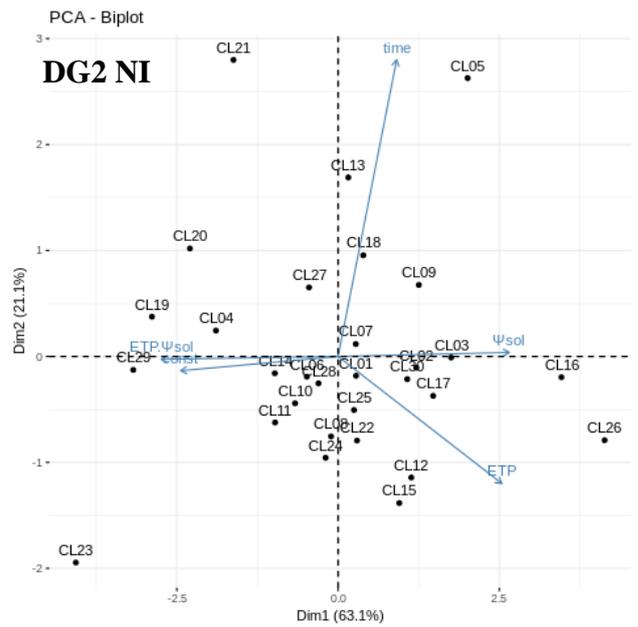
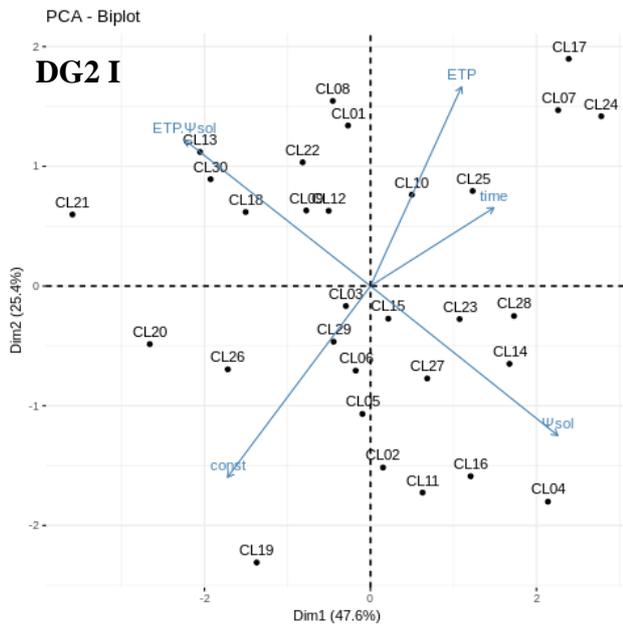
Annexe 21 : Graph des variables issu d'une ACP sur valeurs individuelles pour le trait DC en modalité NI (dispositif portugais)

Trait	act_hauteur									
	Saison	NE0		E1		NE1		E2		NE2
Clone/bloc	bloc2	bloc3	bloc2	bloc3	bloc2	bloc3	bloc2	bloc3	bloc2	bloc3
CL01	40.2	33.4	38.8	20.2 .	22.1	21.4	28.2	34.6	15.5	6.5 *
CL02	38.9	22.7	40.7	22.9 .	28.8	25.5	28.2	35.1	11.4	2.5 **
CL03	35.7	25.7 .	38	17.8 **	23.2	21.7	40.4	32.3	10.1	6.4
CL04	38.9	25.0 .	38.6	19.9 .	24.6	22.1	47.2	25.8		
CL05	37.1	33.5	32.8	19.4 .	25.1	20.4	36.9	40.8		
CL06	39.1	33.5	33.9	27.7	27.2	18.5 **	35.5	40.8	5.2	3
CL07	37.5	30.9	36.3	24.1	28.5	27.4	27	41.9	11.6	4.1
CL08	41.6	30.0 .	45.1	38	22.1	22.5	31.9	39.3	7.6	5.2
CL09	36.3	30.5	34.7	27.2	21.8	20.3	38.1	38.8	11.2	3.3 .
CL10	25.4	25.7	27.8	19.1 *	20.5	21.7	31.6	34.7	10	5.3
CL11	31.3	23.4	36.1	25.9	22.5	19.5	34.3	29.1	14.3	4.8
CL12	39.6	29.5	51.2	36.2	24.2	23.5	28.8	46.3	12.5	2.9
CL13	36.7	22.3 .	34.5	22.7	15.8	17.8	45	45	13.1	5.4
CL14	35.4	24.2	40.2	18.4 *	24.8	22.6	37.5	33.1	6.6	0.4
CL15	36.2	27	39.5	23.1	25.3	32.7	23.5	33.5	18.2	2.8 .
CL16	37.8	29.4	51.9	33.3 .	20.2	23.8	50.9	22.6 *	14.2	8.4
CL17	34.4	23.3 *	24.6	31.1 .	22	21	23.6	39.5	14.5	5.3 .
CL18	35.3	21.9 *	32.5	22	24.8	24	29.8	33.2	6.7	1.8
CL19	30.4	27.4	42.2	26.8 .	14.9	13	58.8	46.2 *		
CL20	33.9	29.6	40.4	20.2 .	24.7	24.3	39.2	23.6 **		
CL21	34.4	27.4 .	31.5	19.7 .	26.8	22.1	36.6	30.8		
CL22	31.3	23.6 .	25.7	24.5	18.6	19.1			9.8	3.1
CL23	34.9	28.4 .	37.1	24.7	21.4	22.4	17.9	25.5	13.1	4.7 .
CL24	36.9	27.7 .	39.1	27.8 .	21.5	16.0 .	36.8	37.1	5.8	-2.8
CL25	36.6	30.1	30.4	20.5	19.6	19.5	26.6	43.6	10.9	2.8
CL26	30.4	24.3	44.5	23.9 .	14.2	22.6	29	39.7	9.3	9.7
CL27	39.3	30.2 .	42.6	25.2	24	20.8	37.5	40.1		
CL28	38	28.2	30.6	18.2	20.4	23.9	34.2	33.2	8.9	4.3
CL29	31.7	26.0 *	32.1	20.3	13.4	17.9	34.8	31	12.7	3.7 *
CL30	36.6	22	33.8	15.1 .	24.9	27.2	38.6	31.5	9.3	1.5

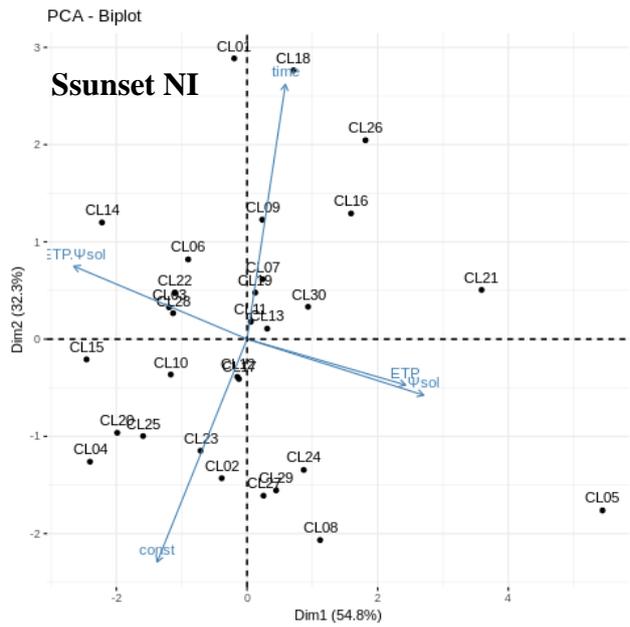
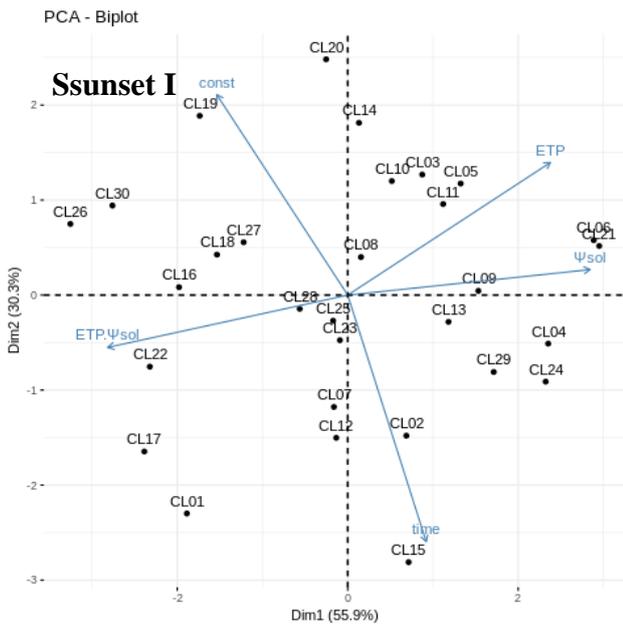
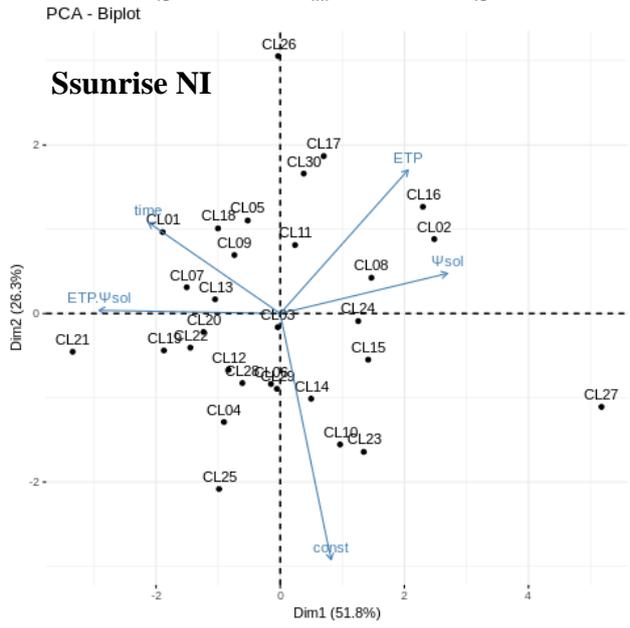
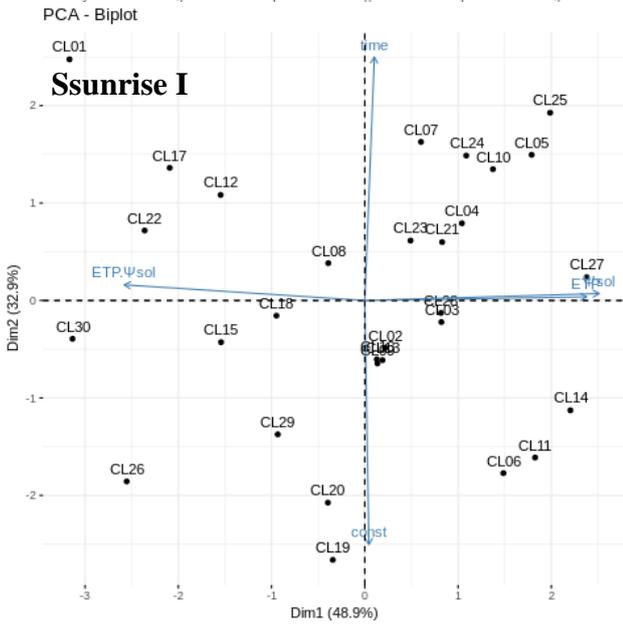
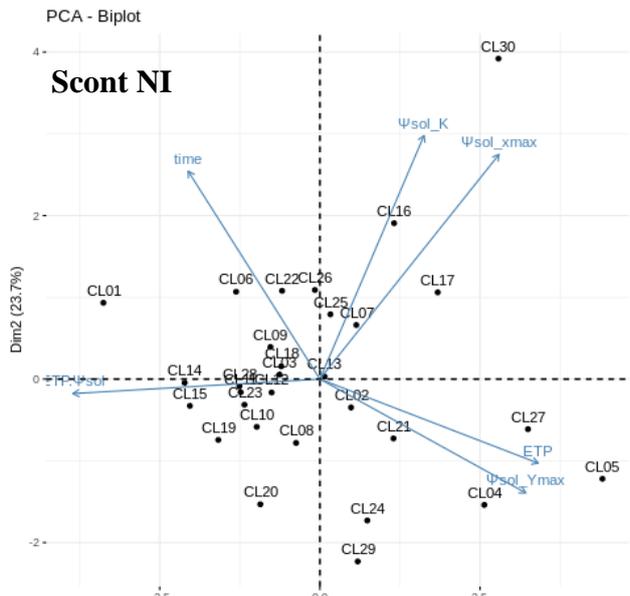
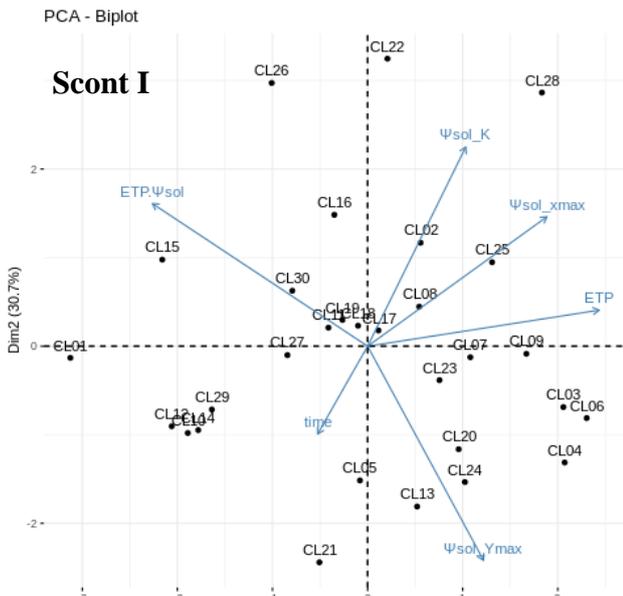
Annexe 22 : Comparaison des valeurs clonales moyennes pour l'accroissement en hauteur entre les deux modalités d'irrigation (test de comparaison de Student sur données paires). Lorsque la moyenne du bloc NI est supérieure (différence significative) au bloc I, la case est colorée en vert et en rouge lorsque c'est l'inverse. Les cases manquantes correspondent aux clones pour lesquels il y avait trop d'individus morts pour évaluer la valeur clonale. (Pour le clone 22, une erreur de mesure trop importante nous a contraint à supprimer les données en E2, valeur d'act_hauteur négative)

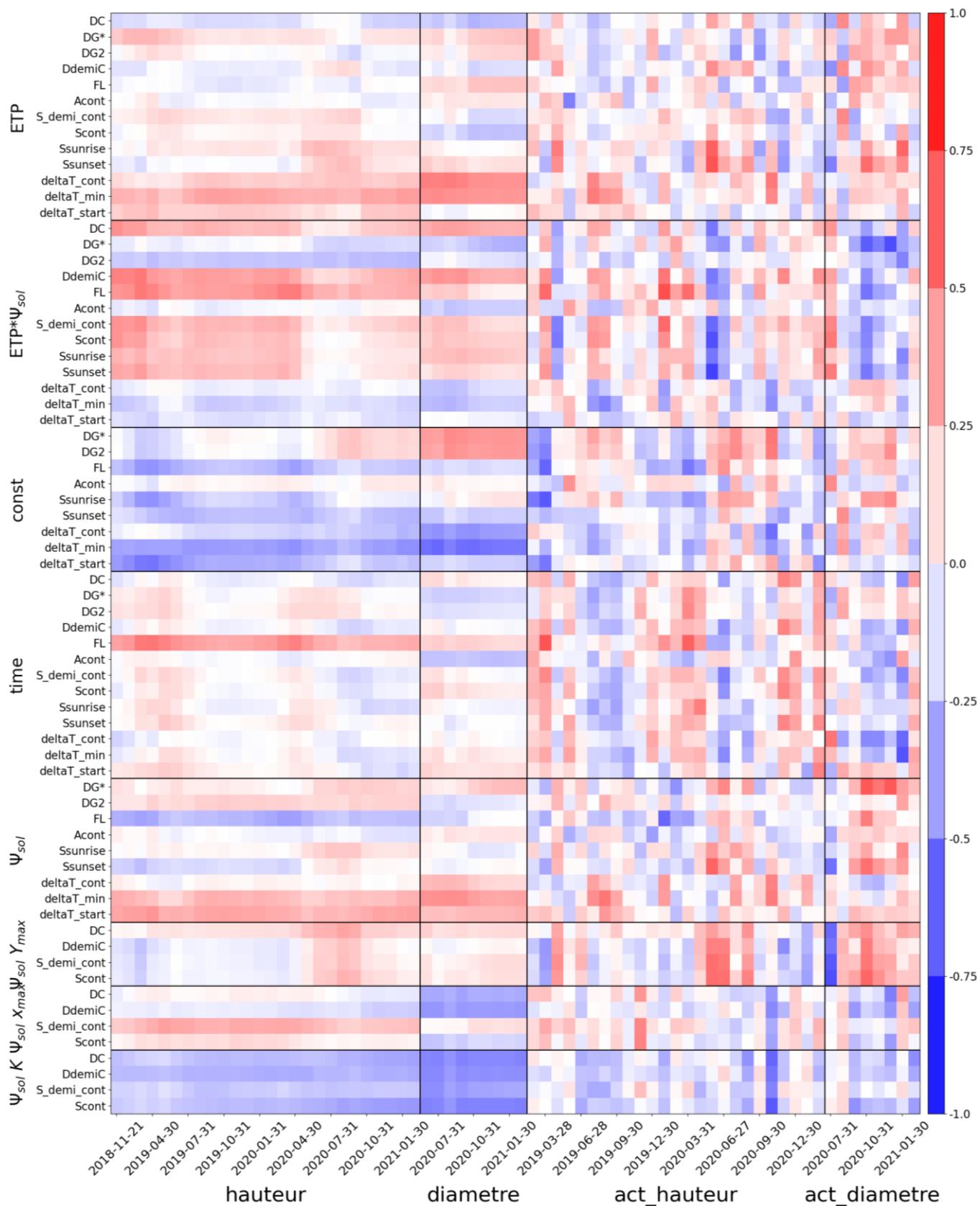
Annexe 23 : Coefficient d'ajustement d'un modèle log-normal - linéaire pour modéliser la réponse du trait DC aux variables de forçage Ψ_{sol} et ETP (ainsi que le temps)

Clone	ETP	ETP* Ψ_{sol}	Temps	Ψ_{sol_Ymax}	Ψ_{sol_xmax}	Ψ_{sol_K}
CL01	3.5	0.07	0.04	72.1	23.7	0.34
CL02	14.0	-0.11	-0.08	133.8	138.1	29.87
CL03	15.0	-0.07	-0.05	70.9	138.4	126.92
CL04	17.3	-0.04	-0.09	62.1	9.5	38.52
CL05	21.9	-0.22	-0.09	125.6	140.1	45.01
CL06	16.3	-0.10	0.01	62.3	75.4	2.76
CL07	19.3	-0.15	-0.02	97.9	197.9	48.08
CL08	11.1	-0.01	-0.05	139.2	33.3	1.41
CL09	18.4	-0.10	-0.02	78.3	137.1	16.99
CL10	19.7	-0.10	-0.05	68.2	75.6	21.63
CL11	18.9	-0.06	0.00	68.9	80.9	24.72
CL12	13.4	-0.07	-0.03	80.6	81.9	5.75
CL13	18.9	-0.09	-0.03	76.4	88.2	12.87
CL14	9.5	-0.01	0.00	83.9	18.6	0.41
CL15	10.1	0.00	-0.04	64.5	19.1	0.43
CL16	16.2	-0.15	-0.02	112.5	197.9	52.19
CL17	17.2	-0.14	-0.05	121.5	197.9	109.84
CL18	17.5	-0.08	-0.01	64.3	96.8	0.16
CL19	10.9	-0.04	0.06	105.2	60.2	0.82
CL20	18.3	-0.02	-0.06	64.0	15.5	0.20
CL21	24.3	-0.21	0.00	105.7	100.1	3.77
CL22	13.5	-0.09	-0.03	61.2	197.9	279.46
CL23	18.4	-0.05	-0.01	81.3	21.4	0.24
CL24	21.9	-0.07	-0.10	76.4	24.8	58.51
CL25	10.6	-0.07	-0.08	87.2	137.6	355.16
CL26	18.0	-0.07	0.01	101.1	146.4	7.46
CL27	20.8	-0.18	-0.08	121.6	98.4	4.09
CL28	17.4	-0.07	-0.01	59.0	57.3	38.61
CL29	19.9	-0.12	-0.11	120.8	61.4	2.32
CL30	19.5	-0.10	-0.01	80.5	82.5	4.05

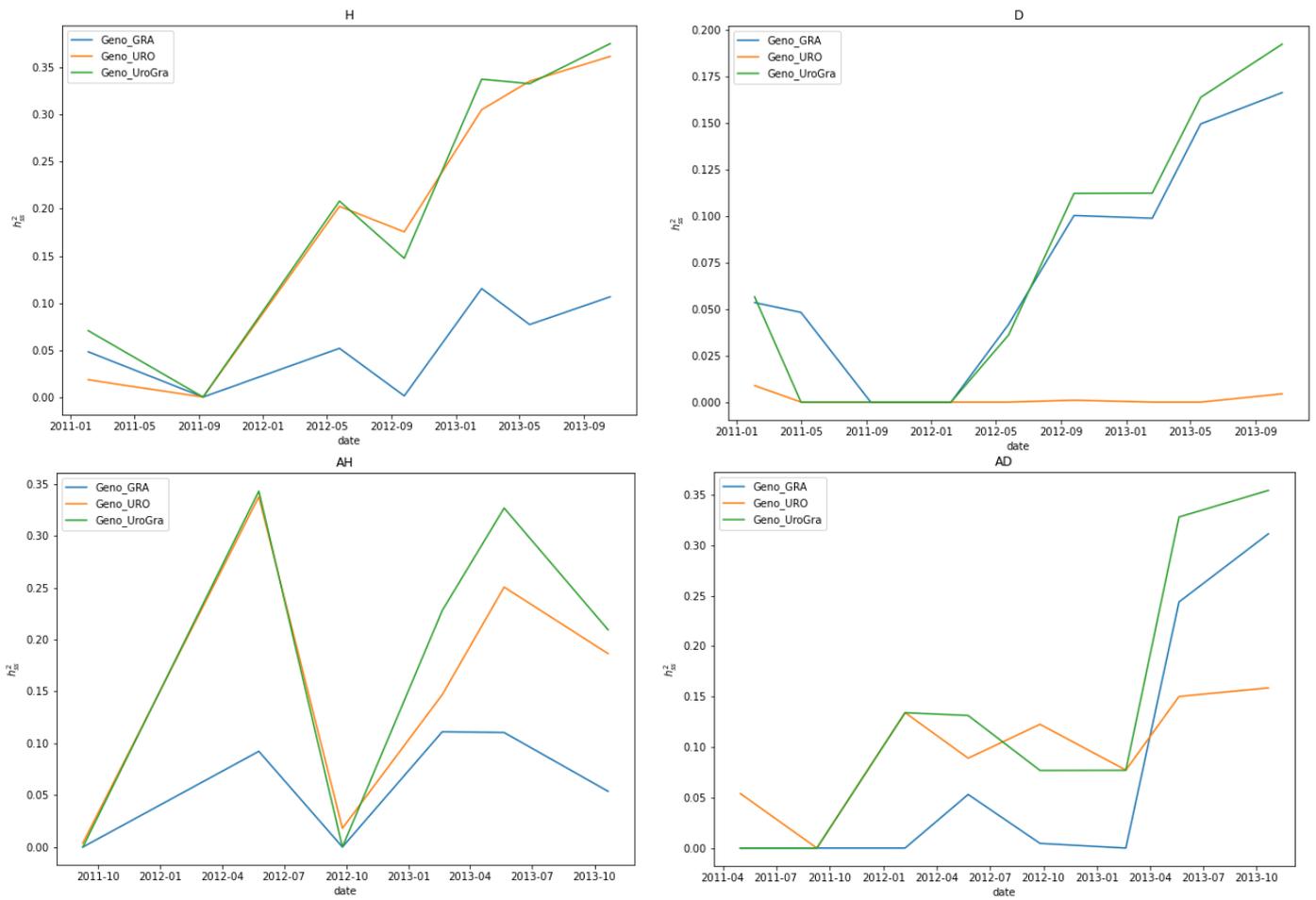


Annexe 24 : Graphiques combinés des individus et des variables pour différents traits selon les deux modalités d'irrigation (dans le titre). Résultats issus d'une ACP sur les coefficients issus d'un modèle d'ajustement linéaire ou log-normale – linéaire sur les normes de réaction (voir Matériel et Méthode). Nous rappelons que les variables de contraction et le Ψ_{sol} ont été passés en absolue





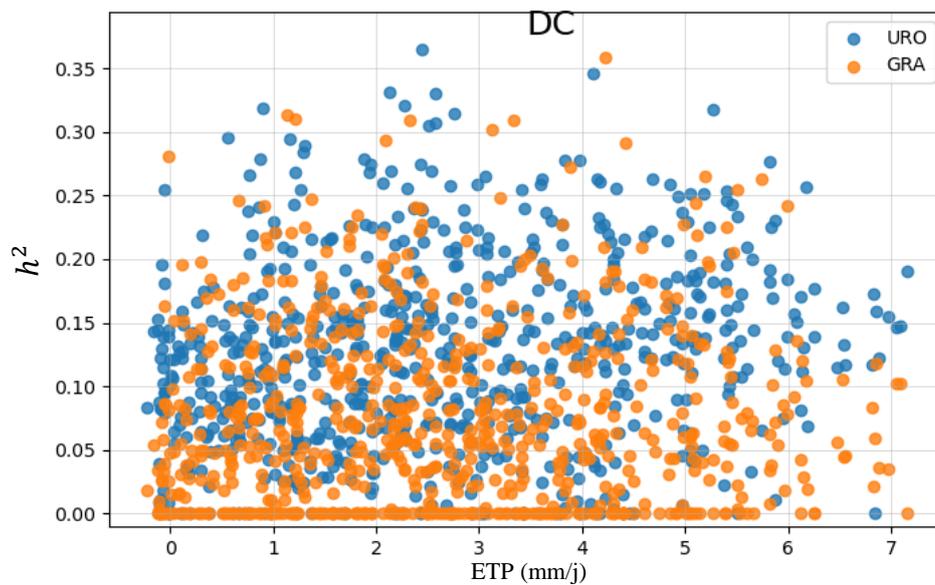
Annexe 25: Heat map des corrélations entre les paramètres des modèles des normes de réaction et les traits classiques de croissance (act : accroissement) basé sur les valeurs clonales de la modalité I



Annexe 26 : Héritabilité au sens strict au cours du temps des traits classiques (H: hauteur, AH: accroissement en hauteur, D: diamètre, AD : accroissement en diamètre) selon trois jeux de marqueurs.

Annexe 27 : Moyenne et écart-type des héritabilités journalières des différents traits de micro-fluctuations selon les jeux de marqueurs ayant servi à la construction de la matrice d'apparement

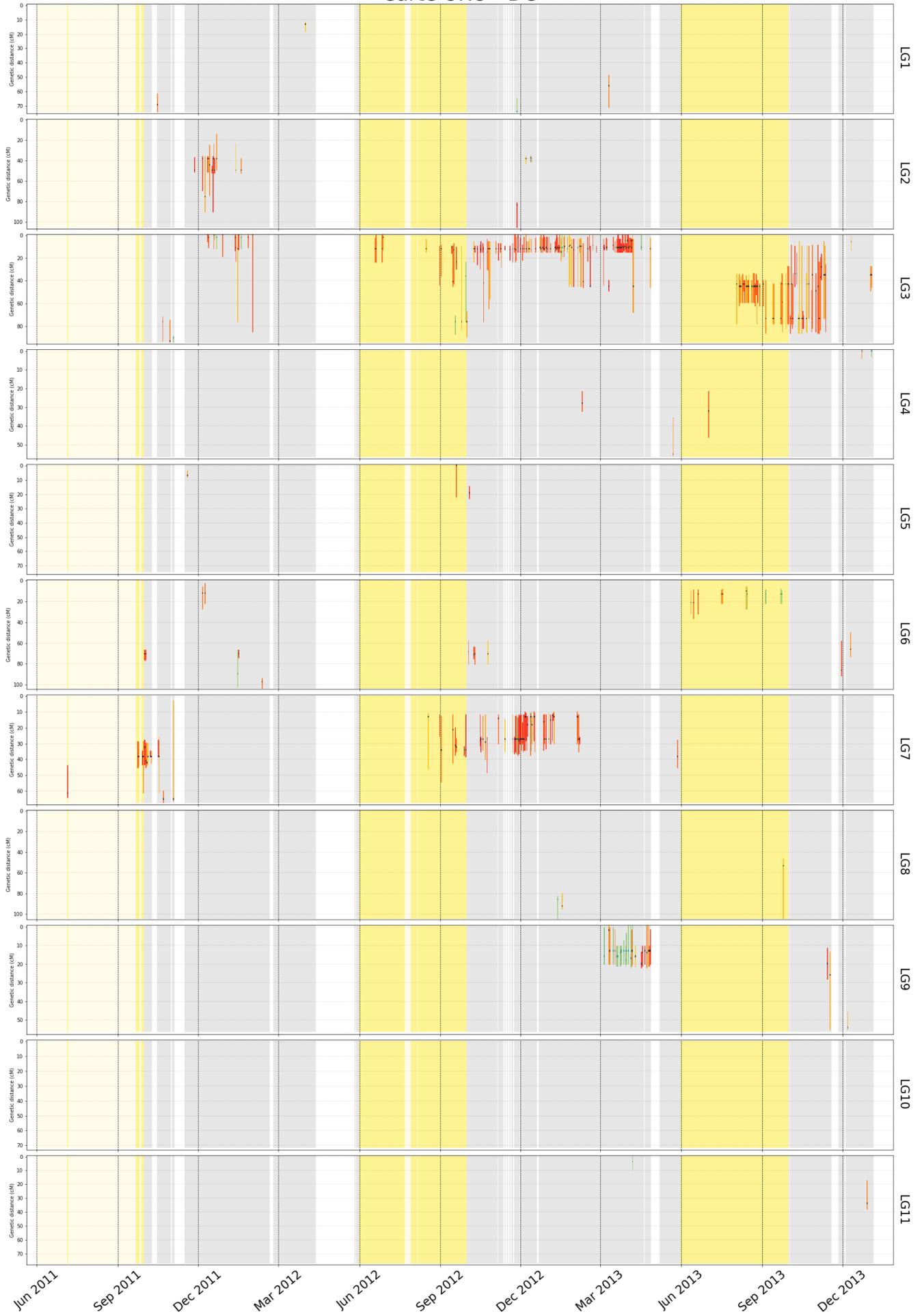
Trait/Carte	Moyenne			Ecart-type		
	GRA	URO	URO+GRA	GRA	URO	URO+GRA
DG*	0.07	0.06	0.1	0.068	0.073	0.089
DG2	0.07	0.06	0.1	0.067	0.072	0.087
DC	0.07	0.12	0.17	0.071	0.076	0.102
DC_moyenne(1 mois)	0.09	0.14	0.2	0.067	0.065	0.091
DC_moyenne(7 jours)	0.08	0.14	0.19	0.068	0.069	0.095
DC_std(21 jours)	0.09	0.11	0.17	0.089	0.08	0.109
DdemiC	0.05	0.1	0.12	0.065	0.08	0.095
S_demi_cont	0.05	0.08	0.1	0.067	0.073	0.094
Scont	0.08	0.1	0.15	0.077	0.075	0.1
deltaT_cont	0.04	0.06	0.07	0.053	0.068	0.085
deltaT_min	0.06	0.09	0.12	0.069	0.086	0.105
deltaT_start	0.03	0.05	0.06	0.05	0.06	0.075
Acont	0.02	0.03	0.04	0.041	0.046	0.057
FL	0.02	0.07	0.08	0.041	0.073	0.084
Ssunrise	0.07	0.07	0.11	0.076	0.075	0.091
Ssunset	0.07	0.1	0.14	0.075	0.08	0.105



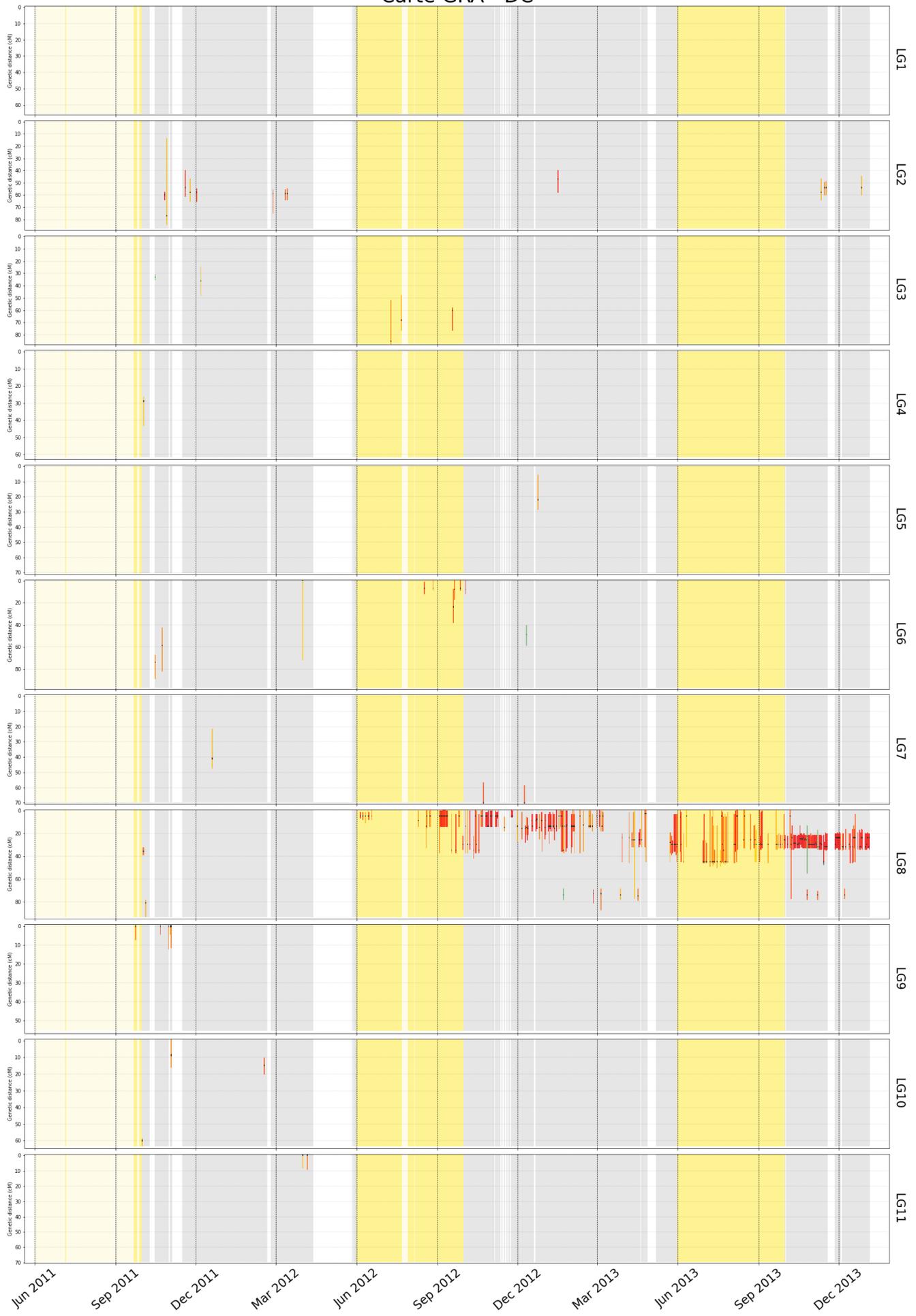
Annexe 28 : Norme de réaction de l'héritabilité journalière au sens strict du trait DC par rapport à l'ETP selon les marqueurs issus de la carte parentale E. urophylla (URO) et E. grandis (GRA).

Annexe 29 à annexe 36: Représentation des QTL détectés dans le temps et selon leur position. La position du pic est indiquée par un point noir et les intervalles de confiance avec une gamme de couleur. Plus c'est foncé plus c'est significatif. Il y a deux types de QTL sur ces figures, les QTL de l'étape 1 en SIM (représentés par une gamme de couleur rouge-orange) et les QTL de l'étape 2 en CIM (représenté par une gamme de couleur dans le vert). URO : urophylla, GRA : grandis. Le seuil de significativité est de 10 %. Les couleurs de fond correspondent aux données manquantes et aux saisons. Le jaune représente les saisons sèches, pour lequel on distingue les journées manquantes en jaune clair et les journées renseignées en jaune foncé. Pour les saisons humides, le gris correspond aux journées complètes et le blanc aux journées manquantes.

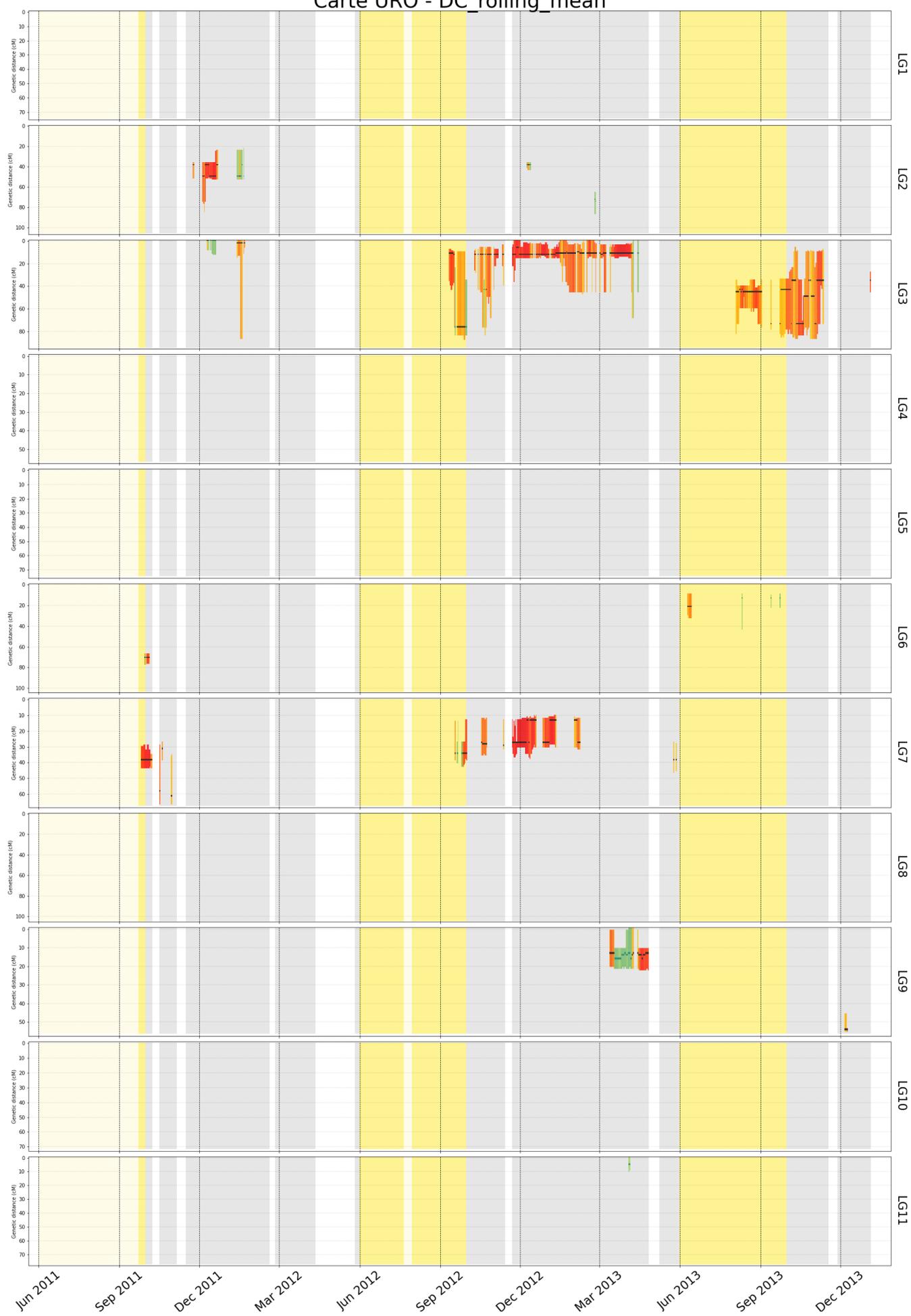
Carte URO - DC



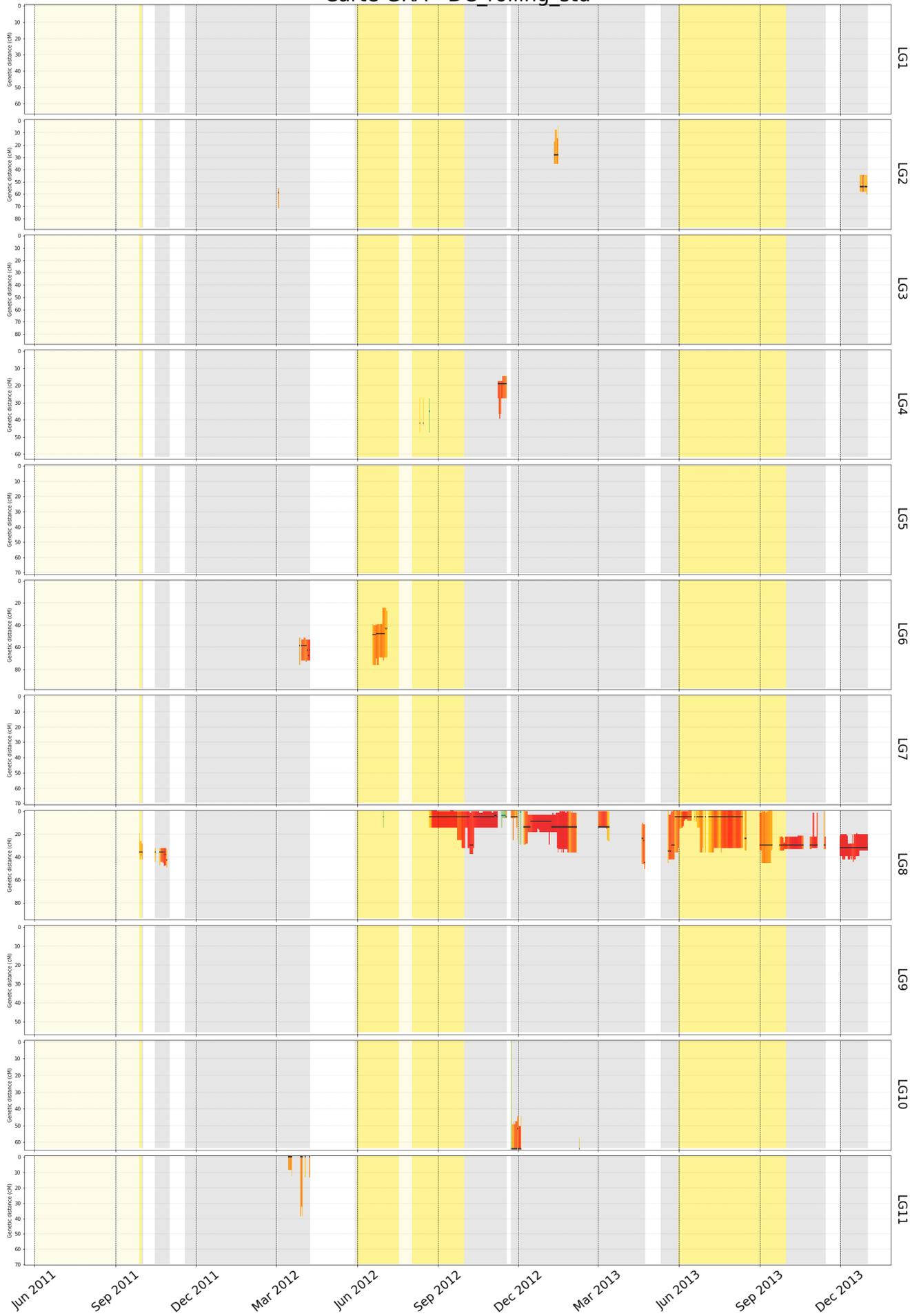
Carte GRA - DC



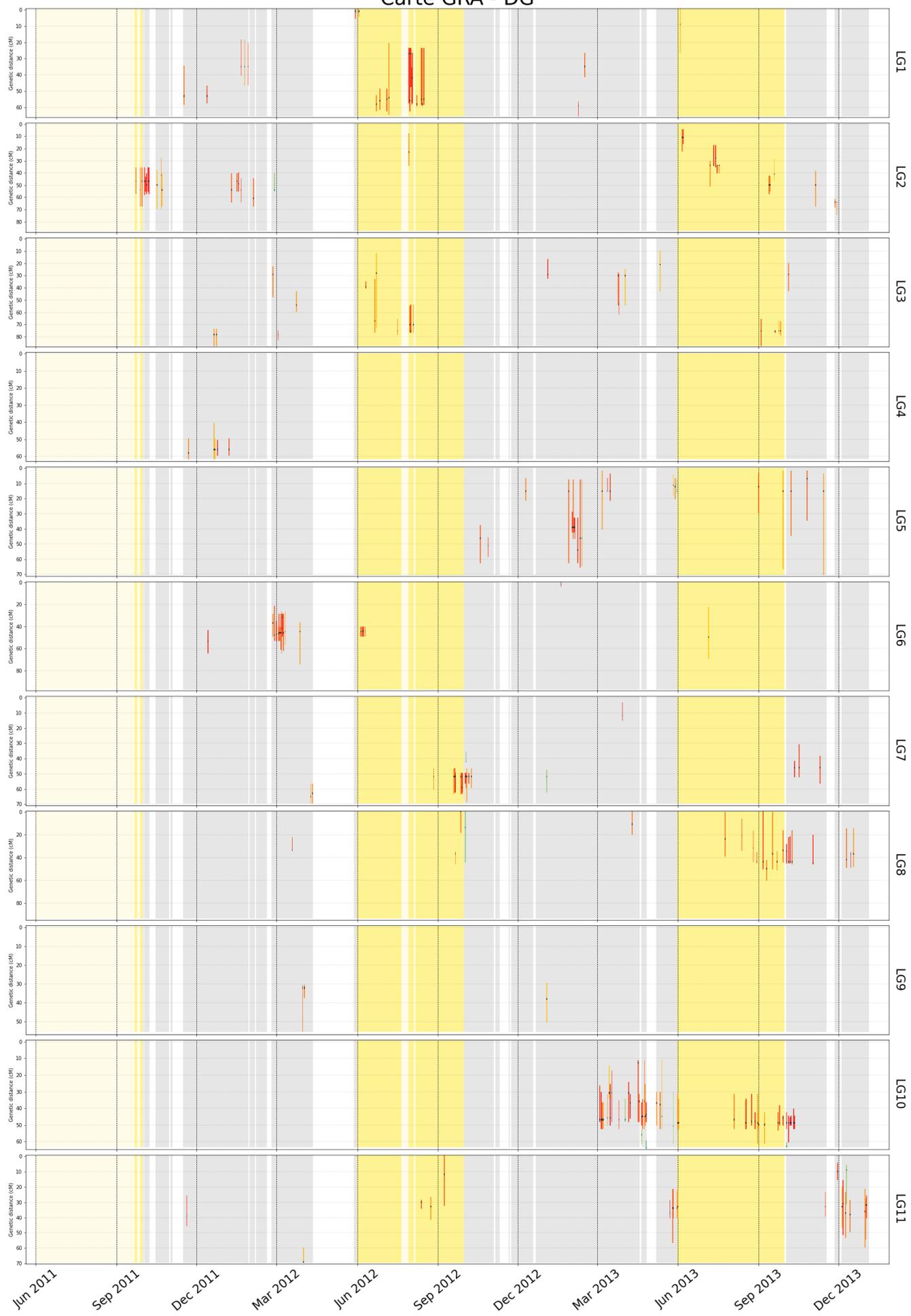
Carte URO - DC_rolling_mean



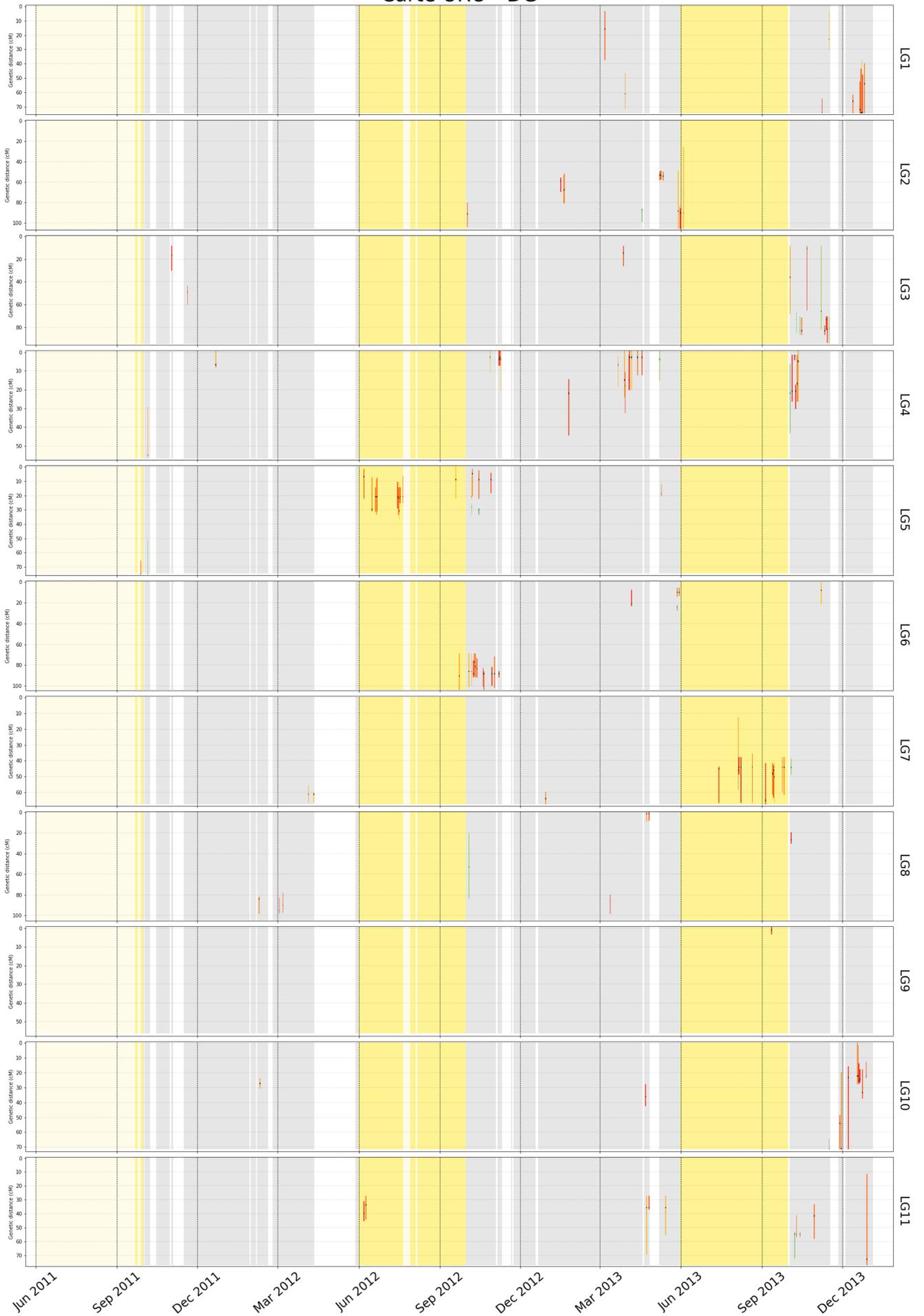
Carte GRA - DC_rolling_std



Carte GRA - DG



Carte URO - DG



Carte URO - deltaT_min

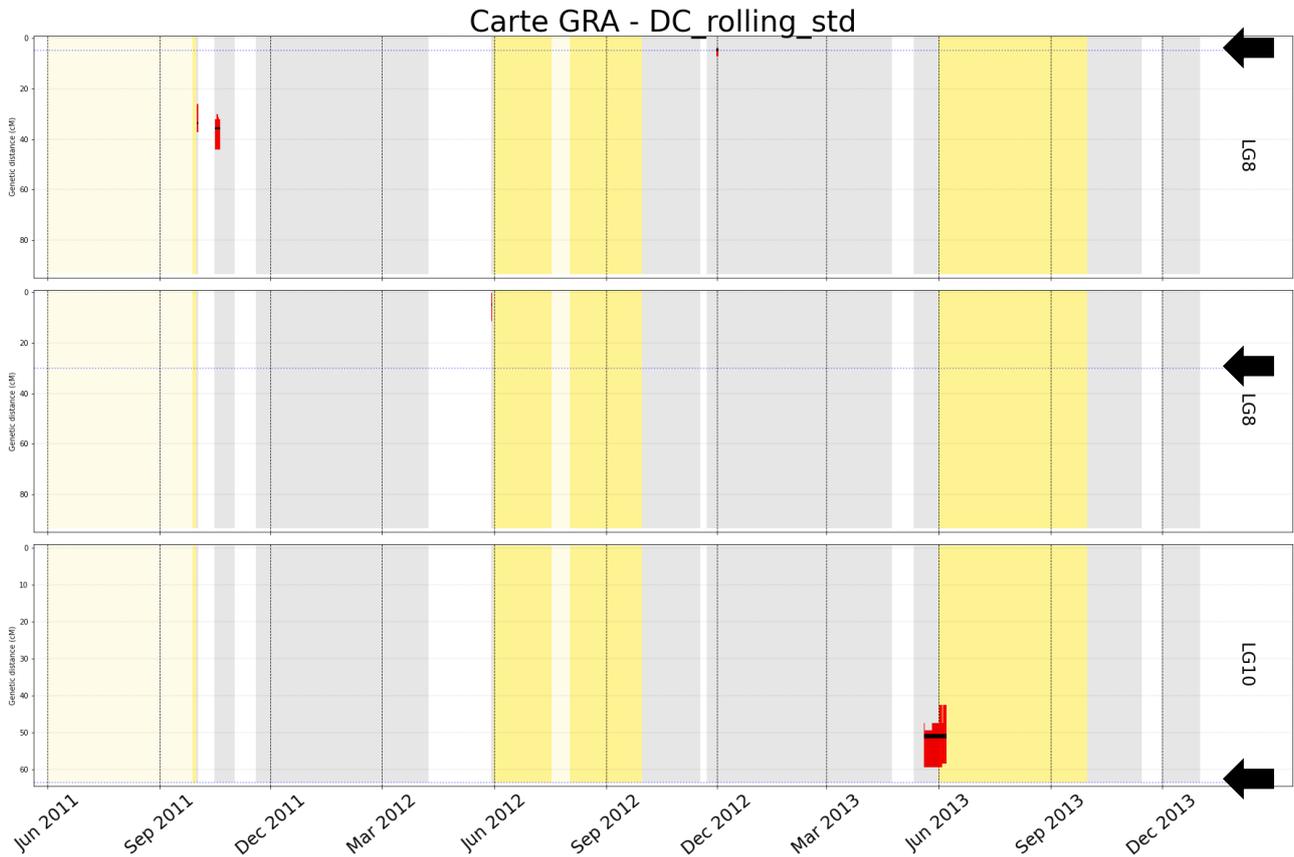


Carte GRA - deltaT_min

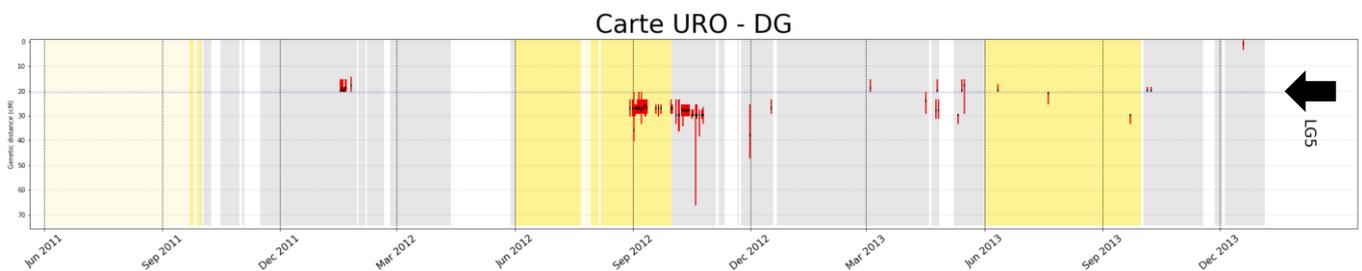


Annexe 37 à 39 : Représentation des résultats QTL dans le temps et selon leur position pour l'étape 3 de l'analyse QTL. L'étape 3 a consisté à refaire des analyses QTL en mettant manuellement les QTL majeurs préalablement détectés (indiqué par une flèche) pour l'ensemble des journées. Seules les QTL supplémentaires (position du pic non contenu dans l'intervalle de confiance d'un QTL de l'étape 1 et 2) figurent. La position du pic est indiqué par un point noir et les intervalles de confiance avec une plage de couleur. Plus c'est foncé plus c'est significatif. URO : urophylla, GRA : grandis. Le seuil de significativité est de 10 % (génome). Les couleurs de fond correspondent aux données manquantes et aux saisons. Le jaune représente les saisons sèches, pour lequel on distingue les journées manquantes en jaune clair et les journées renseignées en jaune foncé. Pour les saisons humides, le gris correspond aux journées complètes et le blanc aux journées manquantes.

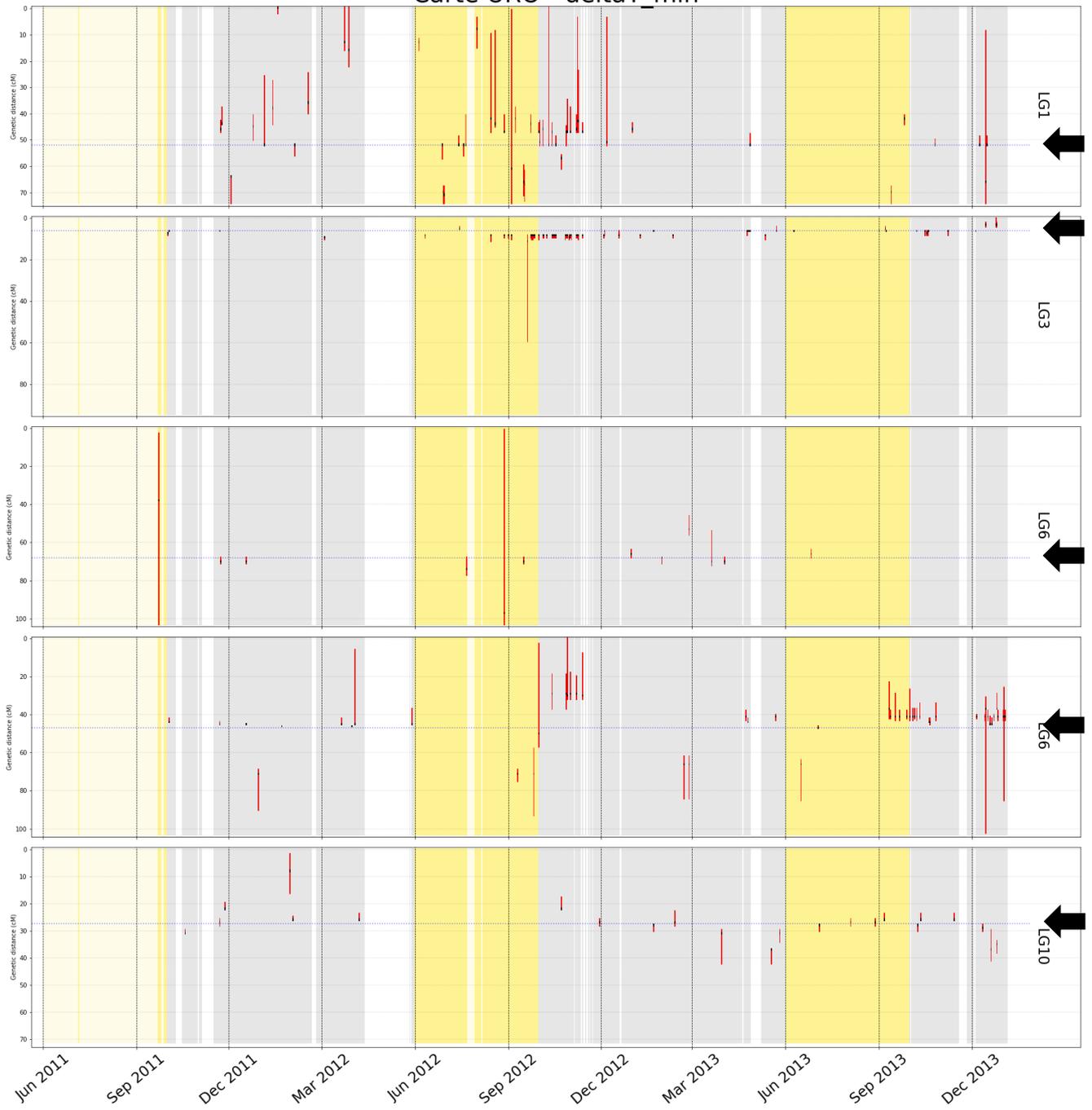
Annexe 37 (écart-type calculé dans une fenêtre glissante de 14 jours)



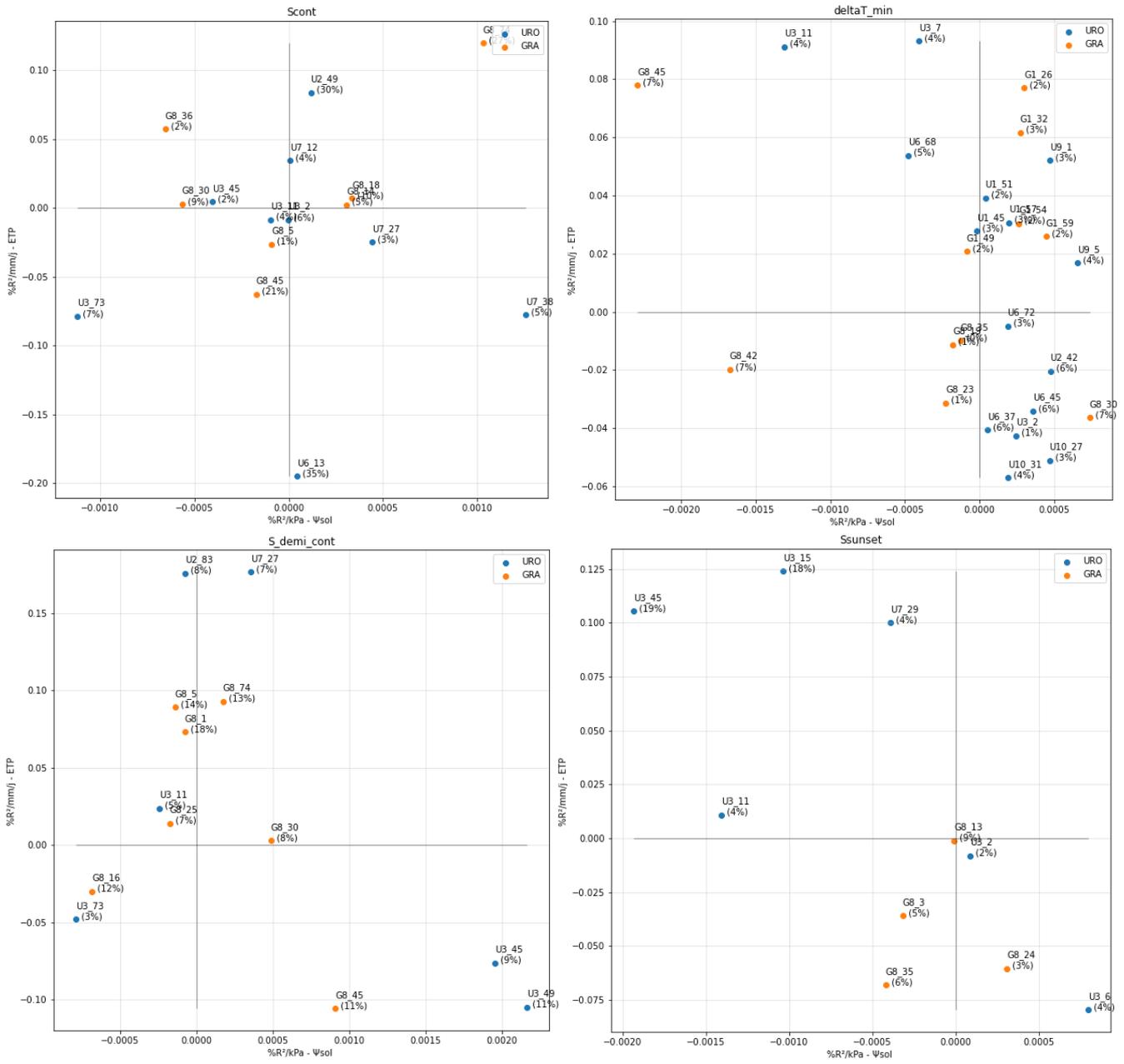
Annexe 38



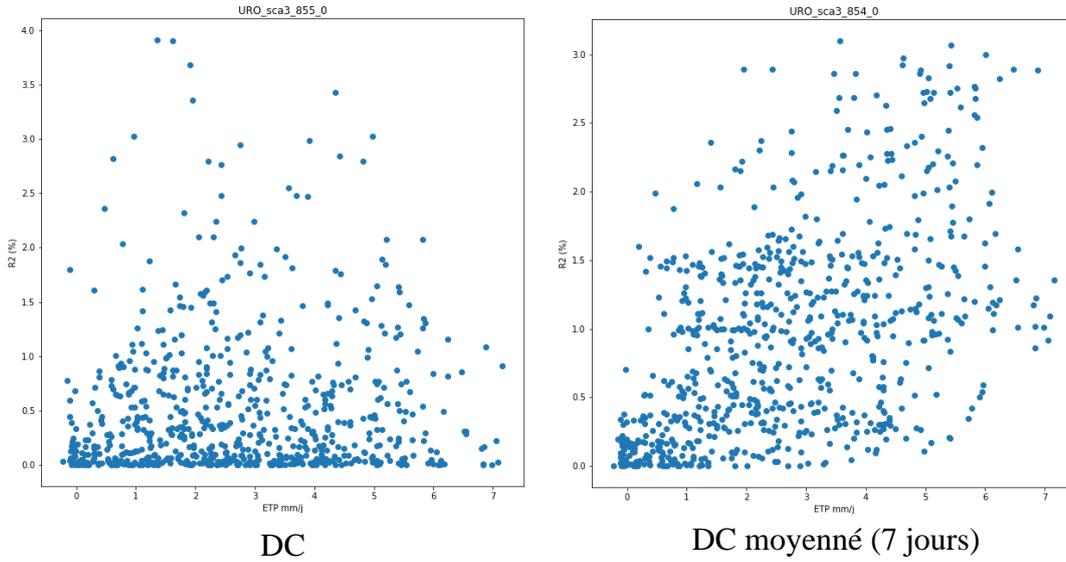
Carte URO - deltaT_min



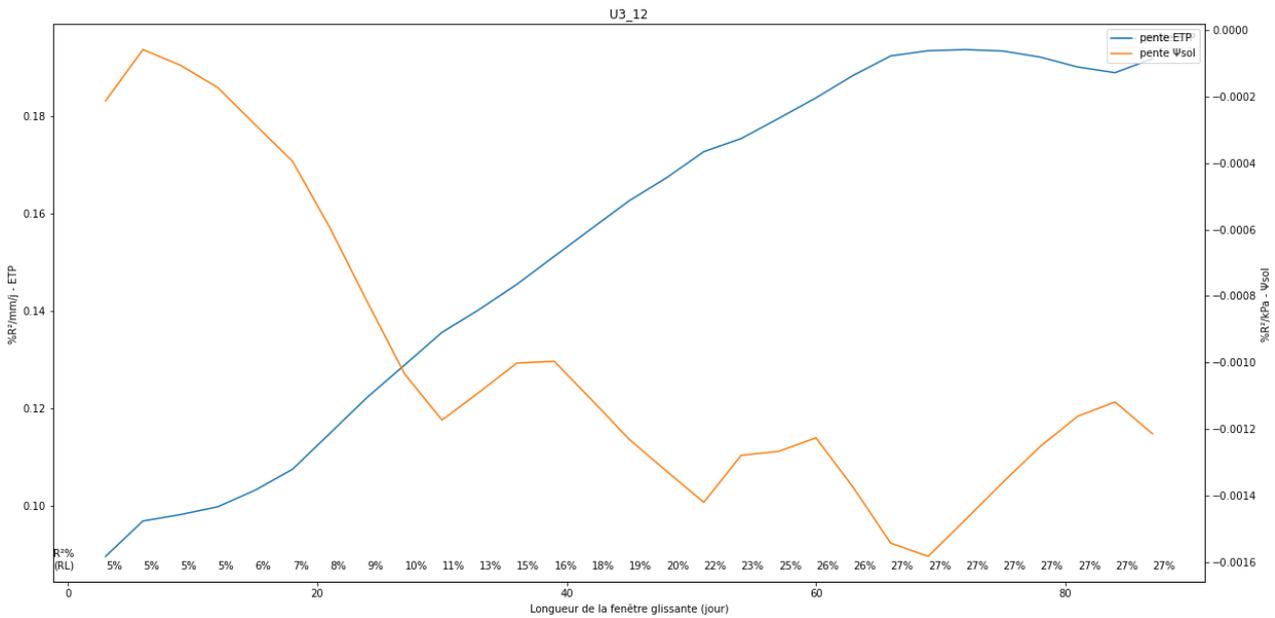
Annexe 40 : Répartition des pentes (normes de réaction - modèle linéaire complet) des R^2 expliqués pour les QTL majeurs pour 4 traits (titre des graphiques). Sur l'axe des x, il y a la pente par rapport à la variable explicative Ψ_{sol} , et sur l'axe des ordonnées, il y a la pente par rapport à la variable explicative ETP. Le modèle ajusté est un modèle linéaire tel que nous l'avons présenté précédemment avec l'interaction ETP* Ψ_{sol} et le temps. La qualité du modèle est représentée entre parenthèses. Les QTL ont été renommés : la lettre correspond à la carte sur lequel se trouve le QTL, Le premier numéro correspond au LG et le deuxième à la position en cM.



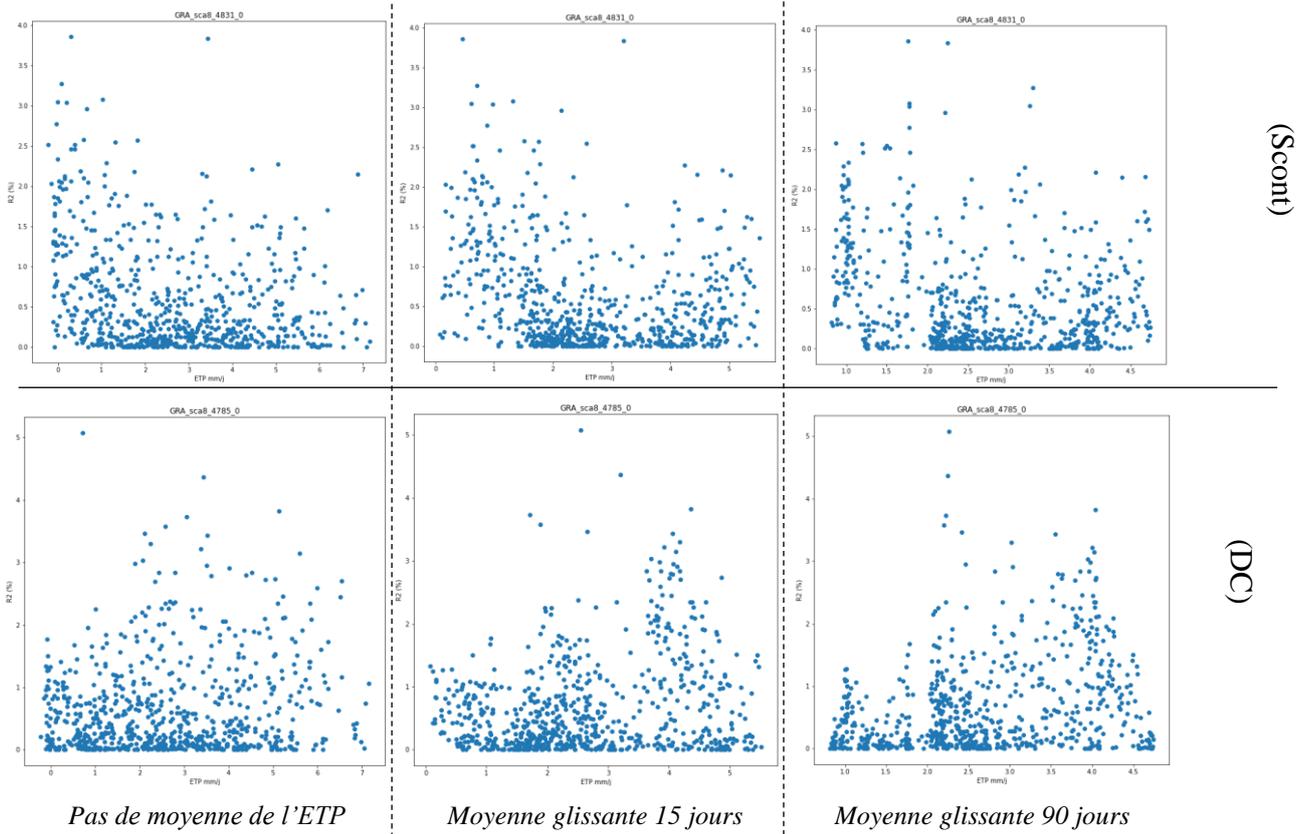
Annexe 41 : Effet du lissage de données (**moyenne glissante de DC**) sur la norme de réaction de l'effet d'un QTL vis à vis de l'ETP. Ce QTL se situe sur le LG3 à 10-11 cM (ces deux SNP sont à 1 cM) sur la carte urophylla.



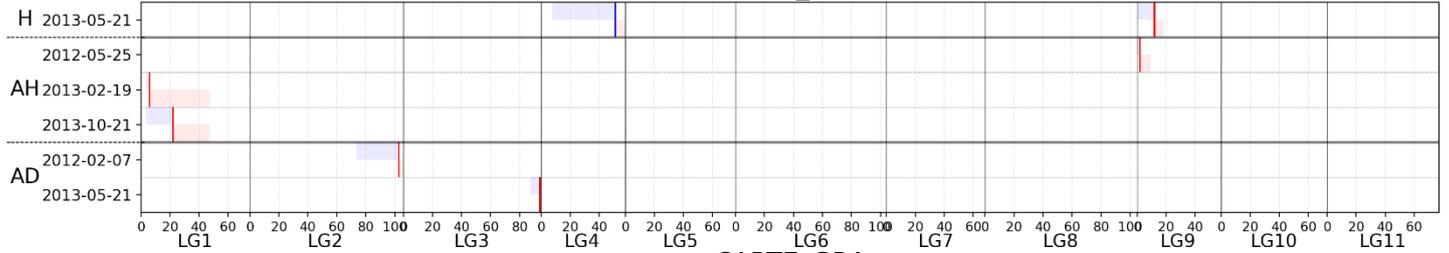
Annexe 42 : Evolution de la pente du R^2 expliqué par un QTL de DC par rapport aux variables de forçage ETP (en bleu, axe de gauche) et Ψ_{sol} (orange, axe de droite) selon la taille de la de la fenêtre de la moyenne mobile de ces variables de forçage (axe des abscisses). Il s'agit du QTL U3_12 c'est-à-dire le QTL positionné à 12 cM sur le LG3 de la carte urophylla. Les R^2 du modèle ajusté pour chaque fenêtre sont indiqués en bas du graphique



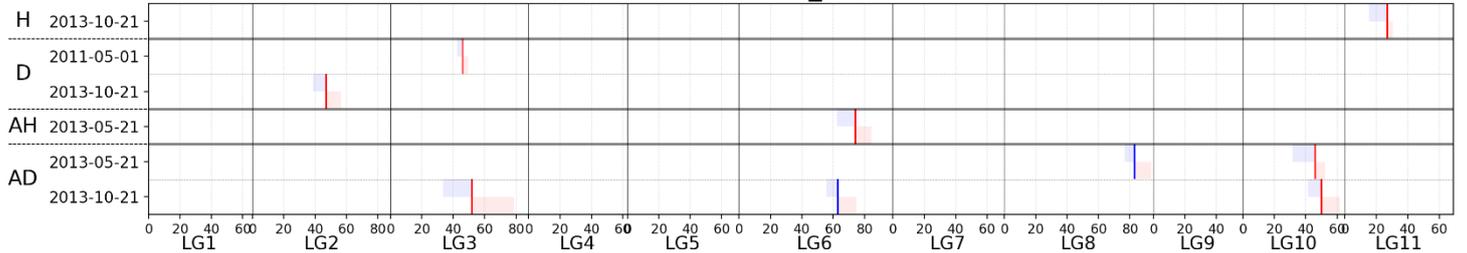
Annexe 43 : Evolution du nuage de point du R2 expliqué de deux QTL contrastés selon le lissage de la variable de forçage (ETP)



CARTE_URO



CARTE_GRA



Annexe 44 : Position (cM) et intervalle de confiance des QTL détectés sur les traits classiques. Les traits pleins correspondent au pic du Lod. Les traits transparents aux intervalles de confiance : en amont en violet et en aval en rose. Les QTL rouge sont ceux détectés lors de la première étape (SIM) et les bleus lors de la deuxième. Le risque de faux positifs est fixé à 10%. H : hauteur, D : diamètre, AH : accroissement en hauteur, AD : accroissement en diamètre. Pour les accroissements les dates correspondent à la fin de la période évaluée qui est d'environ 3 mois.

 	Diplôme : Ingénieur Spécialité : Horticulture Spécialisation / option : Science et Ingénierie du Végétal / GAP Enseignant référent : Anne Laperche
Auteur(s) : Marc-Antoine VILLECHANOUX Date de naissance : 06/05/1998	Organisme d'accueil : CIRAD Adresse : 42 rue Scheffer, 75116 Paris
Nb pages : 32 Annexe(s) : 16	Maîtres de stage : Jean-Marc Gion, Alexandre Bosc
Année de soutenance : 2021	
Titre français : Etude du déterminisme et de l'architecture génétique de la réponse au stress hydrique de l' <i>Eucalyptus</i> par l'analyse des micro-fluctuations du rayon du tronc. Titre anglais : Study of the determinism and genetic architecture of the response to water stress in <i>Eucalyptus</i> by analyzing trunk radius microfluctuations	
Résumé (1600 caractères maximum) : <p>Dans un contexte d'étude de l'adaptation des plantes forestières à des environnements de plus en plus contraints (projet H2020 "B4EST", N° 773383), nous avons étudié des données micro-dendrométriques (variation du rayon du tronc) à haute fréquence (échelle sub-horaire) pour caractériser cette adaptation. Cela est aussi motivé par le fait que l'on cherche à comprendre les changements de classement au cours du tiers de la rotation traduisant de faible corrélation juvénile-adulte. Nous nous sommes basés sur deux types de population : une population clonale (<i>E. globulus</i>) et une population d'hybrides interspécifiques (<i>E. urophylla</i> x <i>E. grandis</i>). Sur le signal micro-dendrométrique, une multitude de traits journaliers ont été extraits dans le but d'isoler des propriétés hydrauliques de la plante. Ces traits journaliers ont ensuite été étudiés dans le temps et par rapport aux variables environnementales (normes de réaction) permettant ainsi de quantifier les interactions génotypes environnements (IGE). Des analyses QTL ont aussi été menées. Des résultats intéressants ont pu être obtenus : i/ des corrélations entre des traits de croissance classique et des paramètres de normes de réaction de nos traits journaliers ont pu être mis en évidence, et ii/ une multitude de QTL ont pu être obtenus dont certains présentent des profils très intéressants par leur pattern d'expression et leur colocalisation avec des QTL obtenus dans d'autres études sur des traits de fonctionnement stomatique ou de densité du bois. Un important travail d'approfondissement et de valorisation de ces résultats reste à faire.</p>	
Abstract (1600 caractères maximum): <p>In the context of studying forest plant adaptation to increasingly constrained environments (European H2020 project "B4EST", N°773383), we studied microdendrometric data (trunk radius variation) at high frequency (subhourly scale) to characterize this adaptation. Moreover, this is motivated by the fact that we seek to understand the changes in rank during the young stage that reflect weak juvenile-adult correlation. We used two different populations: a clonal population (<i>E. globulus</i>) and a population of interspecific hybrids (<i>E. urophylla</i> x <i>E. grandis</i>). On the microdendrometric signal, a multitude of daily traits were extracted in order to isolate hydraulic properties of the plant. These daily traits were then studied over time and in relation to environmental variables (reaction norms) allowing the quantification of genotype-environment interactions (GEI). QTL analyses were also conducted. Interesting results were obtained: i/ correlations between classical growth traits and reaction norms parameters of our daily traits could be highlighted, and ii/ a multitude of QTL could be obtained, some of which present very interesting profiles by their expression pattern and their colocalization with QTL obtained in other studies on stomatal functioning or wood density traits. An important work of deepening and valorization of these results remains to be done.</p>	
Mots-clés : micro-dendromètre, statut hydrique, données longitudinales, interaction génotype environnement, normes de réaction, QTL Key Words: micro dendrometer, hydraulic status, longitudinal data, genotype-environment interactions, reaction norms, QTL	