

CRÉATION ET AMÉLIORATION DE VARIÉTÉS HYBRIDES D'EUCALYPTUS AU CONGO

Philippe VIGNERON

Ingénieur de recherche au CIRAD-Forêt

**Cette communication a été présentée au Symposium IUFRO
« INTENSIVE FORESTRY : THE ROLE OF EUCALYPTUS »
à Durban (Afrique du Sud) en septembre 1991**



Vergers à graines pour la pollinisation contrôlée.

Seed orchard for control pollination.

Philippe VIGNERON
CIRAD-Forêt
45 bis, avenue de la Belle Gabrielle
94736 NOGENT-SUR-MARNE CEDEX (France)

RÉSUMÉ

CRÉATION ET AMÉLIORATION DE VARIÉTÉS HYBRIDES D'EUCALYPTUS AU CONGO

La maîtrise déjà ancienne de la technique de pollinisation contrôlée et du bouturage herbacé a permis d'envisager la mise en œuvre d'un programme d'obtention d'hybrides performants pour la réalisation de plantations industrielles au Congo.

Un schéma de Sélection Récurrente Réciproque (S.R.R.) a été adopté. Les hybrides concernés sont *Eucalyptus urophylla* x *E. grandis* et *E. urophylla* x *E. pellita*. La sortie variétale sera constituée par les individus hybrides de première génération.

Les arguments en faveur d'une S.R.R. sont discutés puis les diverses formes que peut prendre la sortie variétale, analysées. Les différentes étapes de la mise en œuvre du programme sont décrites : création des populations d'amélioration, présélection des géniteurs, obtention et évaluation des hybrides interspécifiques, sélection des géniteurs pour la phase de recombinaison intraspécifique, présélection des futurs clones.

La souplesse du programme permettra d'effectuer les ajustements nécessaires au fur et à mesure de l'obtention des résultats.

Mots-clés : *EUCALYPTUS* ; AMÉLIORATION DES PLANTES ; SÉLECTION RÉCURRENTÉ ; HYBRIDE ; CONGO.

ABSTRACT

THE CREATION AND IMPROVEMENT OF HYBRID VARIETIES OF EUCALYPTUS IN THE CONGO

Under non-optimal conditions for major species, interspecific hybrids of *Eucalyptus* which combine growth rate and adaptation are the best available material for industrial plantations in the Congo. Controlled pollination and cutting techniques are well known, and suggest the establishment of a hybrid breeding programme to obtain new varieties.

A Reciprocal Recurrent Selection (R.R.S.) scheme has been adopted for the creation of *Eucalyptus urophylla* x *E. grandis* and *E. urophylla* x *E. pellita* after a preliminary phase involving the screening of various hybrid formulae, confirmation trials of the best of them, and variance components analysis of first generation hybrid populations.

Arguments for R.R.S. are discussed, and the possible forms that the commercial varieties can take are analysed. The different stages of the selection scheme are described.

The results will enable the programme to be adjusted subsequently.

Key words : *EUCALYPTUS* ; PLANT BREEDING ; RECURRENT SELECTION ; HYBRIDE ; CONGO.

RESUMEN

CREACION Y MEJORA DE VARIEDADES HIBRIDAS DE EUCALIPTOS EN EL CONGO

El dominio ya antiguo de la técnica de polinización controlada y de reproducción por estacas herbáceas ha permitido contemplar la puesta en aplicación de un programa de obtención de híbridos de excelentes resultados con miras a la realización de plantaciones industriales en el Congo.

Se ha adoptado un esquema de Selección Recurrente Recíproca (S.R.R.). Los híbridos de que se trata son *Eucalyptus urophylla* x *E. grandis* y *E. urophylla* x *E. pellita*. Luego de una fase preliminar de selección de varios híbridos, la producción varietal estará constituida por individuos híbridos de primera generación.

Se exponen los argumentos en pro de una S.R.R. y, acto seguido, se analizan las diversas formas que puede tomar una salida varietal. Se describen las distintas etapas de la puesta en aplicación del programa, a saber : creación de poblaciones de mejora, preselección de los genitores, obtención y evaluación de los híbridos interespecíficos, selección de los genitores para la fase de recombinación intraespecífica, preselección de los futuros clones.

La flexibilidad del programa permitirá llevar a cabo los ajustes necesarios a medida que se van obteniendo los resultados apetecidos.

Palabras clave : *EUCALYPTUS* ; FITOMEJORAMIENTO ; SELECCION RECURRENTÉ ; HIBRIDOS ; CONGO.

Les plantations clonales d'*Eucalyptus* du Congo ont déjà été largement présentées et visitées (DELWAULLE *et al.*, 1980, DELWAULLE, 1988). Leur réussite spectaculaire a fait considérablement évoluer la foresterie tropicale et subtropicale. Conçues à l'origine à partir d'hybrides naturels de base génétique très étroite et plantés sur des sols pauvres, ces plantations ont vu leur production très rapidement plafonner. Si une nette amélioration des méthodes sylvicoles a été possible (VIGNERON et DELWAULLE, 1990) le gain d'origine génétique, en se limitant aux hybrides d'origine, reste nul. Les meilleurs clones actuels sont les mêmes qu'il y a dix ans. Ce problème a fait très tôt l'objet de travaux de recherche. Il est en passe de trouver une solution.

OBJECTIF ET MOYENS

OBJECTIF

L'objectif du programme d'Amélioration Génétique peut être formulé ainsi : « Obtention d'un matériel végétal capable de dépasser la limite de production atteinte par les hybrides naturels *E. PF1* et *E. 12ABL x E. saligna* ». Ce matériel végétal doit pour cela, outre sa forte productivité, être caractérisé par :

- une très bonne adaptation (au moins jusqu'à l'âge d'exploitation),
- une bonne qualité papetière,
- une homogénéité intravariétale suffisante,
- une propagation facile (sous une forme ou une autre),
- une forme correcte.

Il doit, de plus, être diversifié et présenter de fortes potentialités d'amélioration à court, moyen et long terme.

MATÉRIEL DISPONIBLE

□ Les espèces pures

La constitution d'une vaste collection de matériel sauvage bien référencé a réellement débuté vers 1970 avec la mise en place des premiers essais comparatifs d'espèces. Le travail d'introduction et d'évaluation de ce matériel se poursuit essentiellement au niveau provenance. La collection actuelle se compose de 59 espèces, environ 370 provenances (dont 250 pour la quinzaine d'espèces les plus intéressantes) et plus de 1 000 descendances naturelles séparées.

Les principaux résultats qui se dégagent sont les suivants :

- **Sous-genres *Blakella*, *Corymbia*, *Eudesmia*, *Idiogenes* et *Monocalyptus*** : les dix-huit espèces testées sont généralement peu adaptées et peu productives. Seule *Eucalyptus cloeziana* (*Idiogenes*) a donné, pour certaines provenances, d'excellents résultats (VIGNERON, 1988). Elle est potentiellement très productive (vraisemblablement plus de 25-30 m³/ha/an sur dix ans après une sélection sévère) et sans défaut de forme. La composition chimique de son bois la rend cependant inapte à la production papetière.

- **Sous-genre *Symphyomyrtus*** : c'est le sous-genre le plus important. 41 espèces ont été testées. On peut distinguer des espèces adaptées et productives (*Eucalyptus urophylla*), adaptées mais peu productives (*E. alba*, *E. pellita*, *E. resinifera*, *E. tereticornis*...), mal adaptées mais à forte potentialité de croissance (*E. grandis*...), mal adaptées et sans intérêt (ce sont les plus nombreuses), enfin, quelques-unes dont le statut est encore mal défini (*Eucalyptus microcorys*, *E. paniculata*...). Ces résultats sont résumés dans le tableau I.

TABLEAU I
Principaux résultats
pour le sous-genre *Symphyomyrtus*

Espèce	Adaptation	Forme	Production	Production potentielle
<i>Eucalyptus alba</i>	++	-	-	-
<i>E. deglupta</i>	--	+	-	+
<i>E. grandis</i>	-	+	-	+++
<i>E. pellita</i>	++		+	?
<i>E. resinifera</i>	+	+	-	?
<i>E. tereticornis</i>	+	+	-	+
<i>E. urophylla</i>	++	++	++	++

-- très mauvais à excellent ++ ? inconnu

Aucune espèce ne supporte réellement la comparaison avec les hybrides naturels *E. PF1* et *E. 12 ABL x E. saligna*. La seule espèce pure potentiellement intéressante, *Eucalyptus urophylla*, présente une variabilité intrafamiliale très forte. Son bouturage herbacé n'est pas totalement maîtrisé, ce qui limite son utilisation en forêt clonale. Son niveau actuel de production reste nettement inférieur aux clones actuels, le retard ne pouvant être comblé en une génération.

□ Les hybrides interspécifiques

Les espèces pures ne pouvant être utilisées en tant que telles, les hybrides interspécifiques constituent une alternative intéressante. Dans le genre *Eucalyptus*, tant dans le matériel sauvage que domestiqué, de très nombreux hybrides ont été observés. GRIFFIN *et al.* (1988) en ont fait une revue. Certains présentent un fort hétérosis.

La mise au point des techniques de pollinisation contrôlée étant réalisée, les premiers travaux prospectifs, entre 1978 et 1982, ont consisté à rechercher tout azimut de meilleures formules hybrides. Ce sont essentiellement les espèces du sous-genre *Symphomyrtus* qui ont été utilisées. Les combinaisons hybrides potentiellement les plus intéressantes sont toutes extraites de croisements effectués entre les sections *Exertaria* (*E. alba*, *E. brasiana*, *E. camaldulensis*, *E. tereticornis*, *E. urophylla*...) et *Transversaria* (*E. grandis*, *E. pellita*, *E. resinifera*, *E. robusta*, *E. saligna*...) (VIGNERON, 1988). Leurs performances sont tout à fait prometteuses. A l'âge de quatre ans, les hauteurs totales, pour les deux hybrides les plus remarquables, sont les suivantes :

<i>Eucalyptus urophylla</i>	17 m	Meilleure famille demi-frères
<i>E. grandis</i>	15 m	Meilleure provenance
<i>E. (urophylla x grandis)</i>	21 m	Famille plein-frères issue de parents tout venants
<i>E. pellita</i>	15 m	Meilleure provenance
<i>E. (urophylla x pellita)</i>	20 m	Idem <i>E. (urophylla x grandis)</i>
<i>E. PF1 et E. 12ABL x E. saligna</i>	19,5 m	Meilleurs clones actuels

Le gain obtenu par les combinaisons interspécifiques par rapport aux espèces parentales est considérable. Les meilleures familles hybrides de plein-frères, obtenues avec du matériel végétal non sélectionné, réalisent des performances de 25 % supérieures à celles des meilleures

descendances naturelles sauvages. Au même âge, les meilleurs clones actuels n'atteignent pas 20 m. En test clonal, ces nouveaux hybrides (actuellement essentiellement *Eucalyptus urophylla x E. grandis*) surclassent les clones actuels. A titre d'exemple, sont présentés dans le tableau II, p. 33, les résultats obtenus à trois ans dans un test comparant 94 clones divers et deux témoins.

Ainsi, dès le premier cycle de sélection, une sortie variétale concurrente du matériel actuel est possible. La création d'hybrides artificiels permet donc d'atteindre l'objectif préalablement fixé.

Pour des raisons évidentes d'efficacité, le nombre de formules hybrides sur lesquelles doit porter le travail est nécessairement restreint. Les meilleures combinaisons, *Eucalyptus urophylla x E. grandis* et *E. urophylla x E. pellita* présentent toutes les caractéristiques indispensables à la réussite de l'entreprise :

- une forte productivité alliée à une bonne qualité papetière,
- une très bonne adaptation conférée par le parent *Eucalyptus urophylla*,
- une forme souvent excellente,
- une multiplication facile (bonne compatibilité des espèces parentales et bouturage herbacé maîtrisé),
- enfin, une variabilité génétique très importante, garante de grandes potentialités d'amélioration à court, moyen et long terme et d'une diversification possible de la production.



Test clonal *E. urophylla x E. grandis* 86.10 à 5 ans : comparaison *E. urophylla x E. grandis* et *E. 12ABL x E. saligna*.

Five-year-old test of *E. urophylla x E. grandis* clones 86.10.

TABLEAU II
Production à trois ans des premières variétés
clonales hybrides artificielles obtenues

Hybride	Nombre de clones présents dans les 20 premiers du test		Production en m ³ /ha/an dans les 20 premiers du test		
	au total		minimale	moyenne	maximale
<i>Eucalyptus urophylla</i> x <i>E. grandis</i>	31	11	24,2	27,4	31,5
<i>E.</i> (12ABL x <i>saligna</i>) (1)	25	4	24,4	26,5	28,1
Témoin <i>E.</i> (12ABL x <i>saligna</i>)	1	0		20,3	
Témoin <i>E.</i> PF1	1	0		21,2	
Tous clones confondus	94	20	10,4	20,6	31,5

(1) Variétés clonales industrielles actuelles.

POUR QUEL SCHÉMA D'AMÉLIORATION ?

Chez l'*Eucalyptus*, comme chez de nombreuses espèces allogames, l'hétérosis peut être très fort. Quel que soit le phénomène en cause, dominance ou superdominance, cet hétérosis apparaît difficilement fixable sous forme de lignées du fait du nombre probablement important de gènes contrôlant les caractères de croissance. La création de variétés hybrides de première génération,

entre populations génétiquement éloignées et complémentaires vis-à-vis des caractères étudiés, apparaît comme étant la meilleure des solutions. Nous allons examiner ici différentes alternatives pour l'obtention de ces hybrides. Celles-ci sont présentées dans la figure 1.

□ Hybrides simples entre lignées

A priori, le développement de lignées homozygotes au sein des populations parentales, préalablement à l'inter-

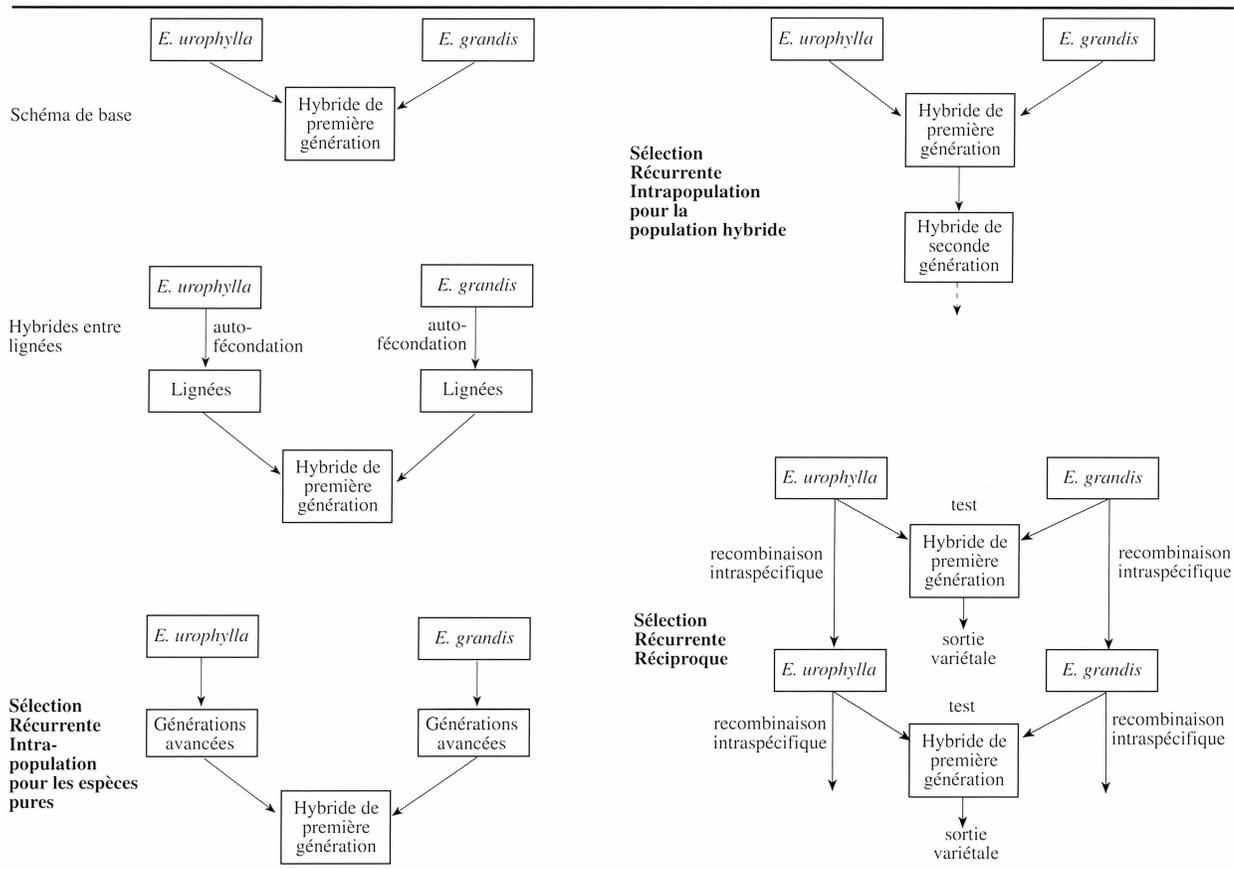


Figure 1 - Diverses alternatives pour l'obtention d'hybrides améliorés.

Various schemes for the production of improved hybrids.

croisement, assure les meilleures chances de succès dans la réalisation de génotypes hybrides très fortement hétérozygotes et débarrassés d'une partie du fardeau génétique du matériel sauvage. Cette méthode présente cependant des inconvénients majeurs :

- allongement du cycle d'amélioration d'au moins une génération,
- forte dépression de consanguinité produisant des génotypes réellement inadaptés et mauvais semenciers,
- augmentation considérable de la taille des populations de base.

En outre, la présélection des candidats aux croisements sur des caractères phénotypiques multigéniques, étape essentielle, devient difficile, les individus les plus performants étant généralement les plus hétérozygotes.

L'obtention d'hybrides entre lignées étant exclue, deux types de méthodes de sélection récurrente se présentent (cf. GALLAIS, 1989).

□ **Sélection Récurrente Intrapopulation (S.R.I.)**

● **S.R.I. pour chaque population parentale**

L'idée est d'améliorer la valeur moyenne des parents en espérant que cette amélioration se répercutera sur la valeur de l'hybride obtenu par la suite. Chaque espèce est alors conduite selon un schéma de S.R.I. pendant une ou plusieurs générations péalablement à la phase d'intercroisement.

De nombreuses méthodes sont disponibles, la sélection récurrente pouvant être phénotypique ou sur descendance. Chacune présente plusieurs modalités possibles. Quel que soit le choix effectué, le gain que l'on contrôle n'intéresse que les valeurs intraspécifiques. Ce sont celles-ci qui servent de critère de sélection pour le passage d'une génération à l'autre.

Le gain réalisé en intercroisement est difficile à prédire. Il dépend de la corrélation existant entre l'Aptitude Générale à la Combinaison (A.G.C.) interspécifique et la valeur propre des géniteurs (dans le cas d'une sélection phénotypique) ou l'A.G.C. intraspécifique (dans le cas d'une sélection sur descendance). La sélection est donc indirecte. Dans le cas où les gènes, ou les groupes de gènes, s'expriment chez l'hybride et dans les espèces pures ne sont pas tous semblables, seule une partie du gain potentiel pourra être valorisée.

La sélection sur des caractères complexes, dont les composantes sont difficiles à identifier, risque de conduire, dans des milieux identiques, à développer les ressemblances entre espèces et non pas la complémentarité. Les effets d'hétérosis seront alors atténués, contrairement au résultat recherché.

La nécessité d'obtenir une sortie variétale rapide amène à réaliser des intercroisements à chaque génération. Les performances de ces intercroisements, qui représentent le caractère à améliorer, sont des estimations directes des valeurs parentales. La sélection des candidats géniteurs, parents de la génération suivante, peut donc se faire sur la valeur des descendance

hybrides. C'est le principe de la Sélection Récurrente Réciproque qui sera examiné plus loin.

● **S.R.I. pour la population hybride**

Les méthodes intrapopulation supposent que l'essentiel de la variabilité génétique utile soit réunie lors de la constitution de la population de base qui, pour nous, est composée de l'ensemble des familles hybrides de première génération. Ceci paraît peu vraisemblable. De plus, sous l'hypothèse de forts effets parentaux (forte variance des A.G.C. des parents de la première génération hybride), les individus hybrides sélectionnés seront issus d'un nombre restreint de géniteurs conduisant rapidement à une forte réduction de la variabilité génétique. L'éclatement de la variabilité en deuxième génération et la forte variance intrafamille qui en résultera (il s'agira alors d'hybrides quatre voies avec deux grand-parents *Eucalyptus urophylla* et deux *E. grandis* ou *E. pellita*) rendra vraisemblablement difficile et coûteuse l'appréciation de la valeur génétique des parents candidats (la variance interfamille est corrélativement réduite). Même en l'absence d'une forte variance des A.G.C., la sélection intrapopulation produit rapidement des croisements consanguins perdant ainsi le bénéfice de l'hétérosis obtenu au départ.

● **Sélection Récurrente Réciproque (S.R.R.)**

Pour le développement de variétés hybrides interspécifiques, la S.R.R. apparaît comme la meilleure méthode dans la mesure où :

- Les populations de base sont très divergentes puisque, d'espèces différentes, elles ont évolué dans des milieux distincts sans flux génique entre elles.
- Ces populations sont fortement complémentaires.
- Le taux de consanguinité de l'hybride ainsi obtenu est nul ; les populations parentales étant reproduites séparément, il n'y a pas de risque de dépression consanguine.

Le maintien de deux populations séparées offre d'autres avantages :

- Dans un tel système, un certain taux de consanguinité dans les populations parentales peut être accepté.
- La gestion des populations est facilitée car elles peuvent être de taille inférieure à une population conduite en S.R.I.
- Il y a possibilité de sélection en parallèle de couples de caractères présentant des corrélations négatives.
- L'intégration de nouveau matériel en cours de cycle est facilitée dans la mesure où il y a moins de caractères sous sélection au sein de chacune des populations parentales.
- Les taux de sélection peuvent être différents d'une population à l'autre (et donc d'un caractère à l'autre).

L'option S.R.R. apparaît donc comme viable et porteuse de gains potentiels élevés. Les premiers plans de croisement indiquent l'existence de fortes A.G.C. bien valorisées par ce type de sélection. Les éventuelles A.S.C. (Aptitude Spécifique à la Combinaison) peuvent, elles, être valorisées, comme nous le verrons, au niveau de la sortie variétale.

MISE EN ŒUVRE DU SCHÉMA DE SÉLECTION

Dans son principe, la S.R.R. vise à améliorer, de façon conjointe et orientée, deux groupes d'individus l'un par rapport à l'autre, de manière à obtenir des hybrides intergroupes recombinant différents caractères présents séparément dans les deux groupes.

Les géniteurs d'hybrides sont sélectionnés sur leur A.G.C. en intercroisement, puis sont recombinés intrapopulation pour donner les populations de sélection du cycle suivant.

L'hybride interspécifique sert ainsi au test des valeurs en croisement et à la sortie variétale. A chaque génération, la complémentarité entre groupes s'accroît (augmentation de la fréquence des gènes favorables) et la valeur attendue de l'hybride augmente (GALLAIS, 1978).

La mise en œuvre d'un tel schéma passe donc par plusieurs étapes :

- constitution des populations parentales,
- présélection des géniteurs,
- recombinaisons intergroupes,
- tests réciproques (mesure des A.G.C.),
- brassage intragroupe.

Nous allons les examiner.

LES POPULATIONS PARENTALES ET LA PRÉSÉLECTION DES CANDIDATS GÉNITEURS

Dans un schéma de S.R.R., il convient, pour valoriser au mieux les effets d'hétérosis, de constituer des groupes les plus distincts possibles et donc d'éviter des relations

d'appareillages entre groupes. Il est évident que pour les croisements interspécifiques cette condition ne pose pas problème. Le non appareillage entre groupes est strict.

Les populations d'introductions sont constituées de plusieurs milliers d'individus (cf. tableau III). Il est bien évidemment impossible, et de toute façon sans intérêt, de croiser l'ensemble des *Eucalyptus urophylla* à l'ensemble des *E. grandis*. Une présélection de candidats à la constitution des populations parentales est un préalable nécessaire à la phase d'intercroisement. Cette présélection, si les effets additifs sont forts et suffisamment corrélés aux valeurs en croisement interspécifique, permet à elle seule la réalisation d'un gain génétique important dès la première génération.

□ *Eucalyptus urophylla*

L'analyse de la variabilité intraspécifique a été conduite sur l'importante collection mise en place à Pointe-Noire et à Loudima. Cette dernière station est située à l'intérieur du pays, au centre d'une vaste région de savanes, où existent des possibilités d'extension des plantations industrielles. La variance génétique totale est très forte et sa décomposition montre l'importance des niveaux « région de provenance » et « provenance » (cf. tableau IV), article en préparation.

Il convient donc d'utiliser ces niveaux de variation. La sélection des individus eux-mêmes, au sein des meilleures provenances, se fait de façon moins stricte dans la mesure où les effets familles de demi-frères sont

TABLEAU III
Matériel végétal introduit
pour les trois principales espèces

Espèce	Nombre de provenances	Nombre de descendance	Nombre d'individus	Origine
<i>Eucalyptus grandis</i>	25	—	3 000	Nord-Queensland
<i>E. pellita</i>	16	—	3 000	Nord-Queensland
<i>E. urophylla</i>	85	500	40 000	Totalité de l'aire

TABLEAU IV
Composantes de la variance selon les sites
et les critères pour *E. urophylla* à quatre ans

Caractère	Site	Composantes de la variance		Moyenne	Variance
		Interprovenances	Intraprovenances		
Hauteur (m)	Pointe-Noire	81	19	12,3	6,14
	Loudima	71	29	16,0	3,46
C130 (cm)	Pointe-Noire	65	35	29,3	13,54
	Loudima	59	41	35,3	16,87

mal estimés et où chaque génotype individuel n'est représenté qu'une seule fois. En cas de prépondérance des effets additifs, hypothèse qui semble correcte à ce stade de la sélection, le choix d'une famille parmi d'autres peut se faire sur des critères qui restent objectifs. Notons, par ailleurs, que les interactions Génotype x Station, significatives au niveau provenance, restent très faibles (de 4 à 8 % de la variance totale). Ainsi, les sélections effectuées à Pointe-Noire restent-elles valables pour Loudima et inversement, ceci au moins pour le premier cycle.

Le nombre total d'arbres « + » *E. urophylla* n'est pas encore définitivement fixé. Les possibilités de gain à long terme dépendent de la préservation d'une certaine variabilité génétique dans les populations d'amélioration. En S.R.R., la taille effective de chaque population peut être inférieure à celle d'une population unique conduite en S.R.I. L'utilisation de la pollinisation contrôlée pour le passage d'une génération à l'autre permet un contrôle strict du pedigree comme de la contribution relative de chaque géniteur. L'augmentation du taux moyen de consanguinité peut être réduite au strict minimum et être corrigée par l'apport de nouveau matériel.

30 à 40 individus sélectionnés par génération et par groupe semble être un bon compromis entre coût et efficacité. Si l'on accepte des intensités de sélection assez faibles, ce qui ne constitue pas, comme nous le verrons, un handicap sérieux, cela suppose le test d'une centaine de candidats.

Tout le matériel *Eucalyptus urophylla* sélectionné est sauvage et les renseignements que l'on a sur le contrôle génétique des caractères sont peu nombreux. Les descendance libres sauvages constituent des familles de demi-frères (avec un fort déséquilibre des contributions paternelles) dont les origines paternelles ne peuvent être considérées comme aléatoires. Les hypothèses génétiques que l'on peut formuler sont alors peu réalistes (notamment sur la valeur de la covariance entre apparentés, sur les corrélations statistiques entre caractères du fait de l'éclatement en petites populations, etc.). Il convient d'étudier, à l'aide de plans de croisements intra- et interprovenances, les décompositions de la variance, les corrélations entre caractères ainsi que les éventuels effets hétérotiques. Les résultats escomptés devraient permettre de déterminer, lors du choix des candidats et pour les prochains cycles, le poids à accorder :

- aux différents éléments structurant la population parentale,
- aux critères de sélection.

□ *Eucalyptus grandis*

À Pointe-Noire, seules les provenances du nord de l'aire d'origine sont capables de survivre. Cela ne représente qu'une part très réduite du potentiel de l'espèce. La variabilité génétique totale de ces populations est nettement inférieure à celle d'*Eucalyptus urophylla*. Les gains génétiques potentiels le seront donc aussi. Les différentes introductions réalisées indiquent, pour les origines consi-

dérées, une mauvaise structuration de l'espèce, au moins au niveau provenance. L'essentiel de la variation doit donc se retrouver au niveau famille et individu. Ces niveaux étant encore mal explorés, les arbres candidats ont été choisis par sélection massale après élimination des lots les plus mauvais. 69 individus ont été ainsi présélectionnés en 1989 et 1990. 19 sont en cours de test pour leur aptitude à la combinaison hybride, les autres seront utilisés au fur et à mesure de leur entrée en floraison.

Les considérations faites pour *Eucalyptus urophylla* sur la taille de la population de géniteurs sélectionnés restent *a priori* valables. Cependant, la variabilité génétique étant plus faible pour *Eucalyptus grandis*, l'investissement en coût et en temps pourra être plus limité lors des cycles suivants. La prise en considération de nouveaux caractères pourrait nous amener à revoir cette option. De même, l'adaptation de l'hybride étant conférée par le géniteur *Eucalyptus urophylla*, il peut être intéressant d'explorer de nouvelles sources de variabilité et, en ce sens, les provenances du sud constituent un important potentiel utilisable. Son intégration dans le matériel local pourrait se faire par le biais de croisements intraspécifiques, les géniteurs locaux utilisés comme mères, le pollen étant fourni par d'autres stations de recherche (on peut penser à Madagascar, au Burundi, à l'Afrique australe...).

□ *Eucalyptus pellita*

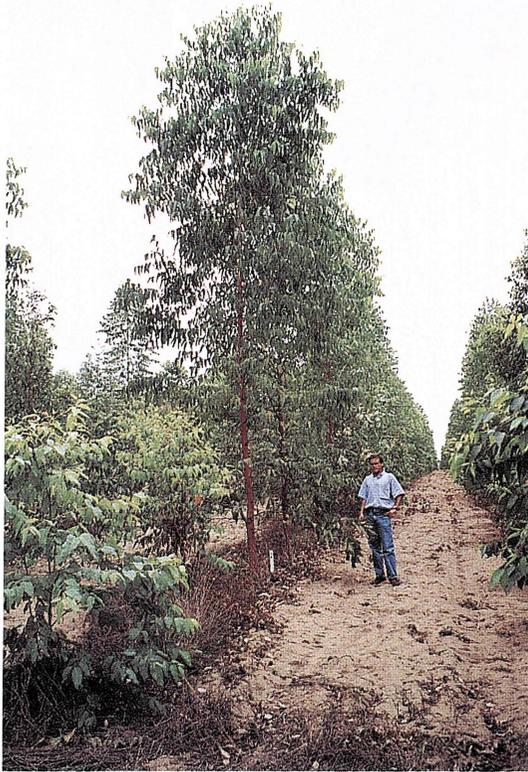
Les introductions à Pointe-Noire concernent essentiellement les petites populations isolées de l'extrême nord de l'aire d'origine. Seul le niveau provenance est pour le moment étudié. En l'absence de résultat bien clair sur la structuration de la variabilité et de manière à en capter l'essentiel, une sélection massale a été effectuée. Elle a porté sur la vigueur et la forme, généralement très satisfaisante chez *Eucalyptus pellita*, l'espèce ne présentant pas de problème sanitaire à Pointe-Noire.

78 individus ont donc été présélectionnés, 28 sont en cours de test. Cette présélection a conduit à un certain déséquilibre dans le choix des géniteurs en faveur des bonnes provenances.

Il ne fait pas de doute que, si l'option *Eucalyptus urophylla* x *E. pellita* se confirme, il sera nécessaire d'augmenter la base de sélection. Pour cela, de nouvelles introductions sont d'ores et déjà programmées.

RECOMBINAISONS INTERSPÉCIFIQUES

La réalisation de croisements interspécifiques constitue l'objectif principal du programme. C'est le départ de la sortie variétale. Son autre rôle, caractéristique de la S.R.R., est de permettre le test des A.G.C. (en croisement interspécifique) des arbres candidats et la sélection définitive des géniteurs parents des populations de deuxième cycle. Nous allons examiner ces deux points en commençant par le dernier.



Comparaison de familles hybrides *E. urophylla* x *E. grandis* à 18 mois.

E. urophylla x *E. grandis* families at 18 months.

□ Test des candidats

Comme nous l'avons vu, environ 200 à 250 candidats devront être testés en hybridation interspécifique ces prochaines années, ce qui représente un travail considérable. Il faudra le mener de façon judicieuse afin d'économiser au maximum temps et argent.

L'utilisation de polycross permettant de tester chaque géniteur à partir de la valeur d'une seule descendance de demi-frères a été envisagée. De cette façon, 200 descendances doivent être obtenues, chaque géniteur étant utilisé comme mère et, en mélange pollinique, comme père pour le test des géniteurs de l'autre espèce. L'économie engendrée par un tel plan de croisement n'est pas évidente. Les inconvénients majeurs qui nous l'ont fait rejeter sont les suivantes :

- la récolte de pollen doit se faire sur l'ensemble des géniteurs,
- l'expérience montre une très forte variabilité interparentale de la viabilité pollinique et de la compatibilité et, donc, un fort déséquilibre des contributions paternelles dans les descendances,
- la valeur des variétés dérivables, familles de plein-frères ou clones, est mal estimée.

Le système de test adopté est constitué par une série de plans factoriels reliés par des témoins. Le nombre de géniteurs pose divers types de problèmes : comment estimer et comparer les A.G.C. de ces géniteurs, comment réaliser des dispositifs de terrain suffisamment puissants et robustes pour un grand nombre de traitements ?

Il est clair que seule une faible partie des croisements possibles sera réalisée et que le plan factoriel sera très incomplet. On peut estimer que quatre ou cinq familles de plein-frères par géniteur conduisent à une bonne évaluation de ce dernier. Quatre à cinq cents familles de chacun des deux hybrides devront donc être réalisées, puis testées. A partir du moment où la mobilisation et la floraison des géniteurs sont effectives, l'ensemble des croisements devrait être obtenu en quatre ans et l'évaluation terminée en huit ou neuf ans. L'obstacle que constitue ce laps de temps peut être partiellement contourné, bien que cela ne soit pas très orthodoxe, en initiant la phase de recombinaison intraspécifique dès l'obtention des résultats sur les géniteurs testés les premiers.

Les dispositifs de terrain et la configuration du plan factoriel ne sont pas encore totalement définis. La nécessité d'obtenir une population, source de sorties variétales à large base génétique, empêche de réaliser une sélection sur testeurs réciproques qu'il faudrait d'ailleurs définir (*Eucalyptus urophylla* testés en croisement avec un petit nombre d'*Eucalyptus grandis* et inversement). La variabilité génétique et donc la probabilité d'observer les meilleures combinaisons seront optimisées en équilibrant au mieux, pour un nombre de géniteurs et de croisements donné, les contributions parentales. Les plans factoriels seront donc partiels et, dans la mesure du possible, équilibrés. Les liens entre plans successifs seront assurés par quelques familles-témoins (couples de géniteurs déjà testés permettant la comparaison des valeurs familiales) ainsi que par quelques géniteurs-témoins (permettant la comparaison des A.G.C.).

□ Sortie variétale

Les populations hybrides de première génération constituent la base de la sortie variétale, quel que soit le type de variétés envisagé. L'éclatement de la variabilité génétique en deuxième génération, tel qu'il a été discuté, impose l'utilisation du premier intercroisement. La sortie variétale peut alors prendre plusieurs formes (fig. 2, p. 38) :

- clones ou mélanges de clones,
- familles de pleins-frères reproduites par voies sexuée ou végétative (propagation en vrac).

Les familles demi-frères, telles qu'elles seraient obtenues avec un système polycross, sont trop hétérogènes pour être utilisées en plantation industrielle.

Les clones utilisés jusqu'à présent sont des hybrides naturels obtenus par pollinisation libre. Leur origine maternelle est très restreinte et leurs pères sont inconnus. Ces individus hybrides performants ne représentent qu'un faible pourcentage des populations de semis d'où ils sont extraits. Ces populations sont extrêmement hété-

rogènes et la part des effets environnementaux dans la réalisation du phénotype est prépondérante. Malgré une intense sélection, un grand nombre d'ortets est mis en comparaison. Un premier test clonal sert au tri rapide et

quelquefois grossier des meilleurs génotypes qui sont alors recomparés dans un dispositif plus puissant. Ce processus, long et coûteux, a été décrit dans de nombreuses communications (DELWAULLE, 1988).

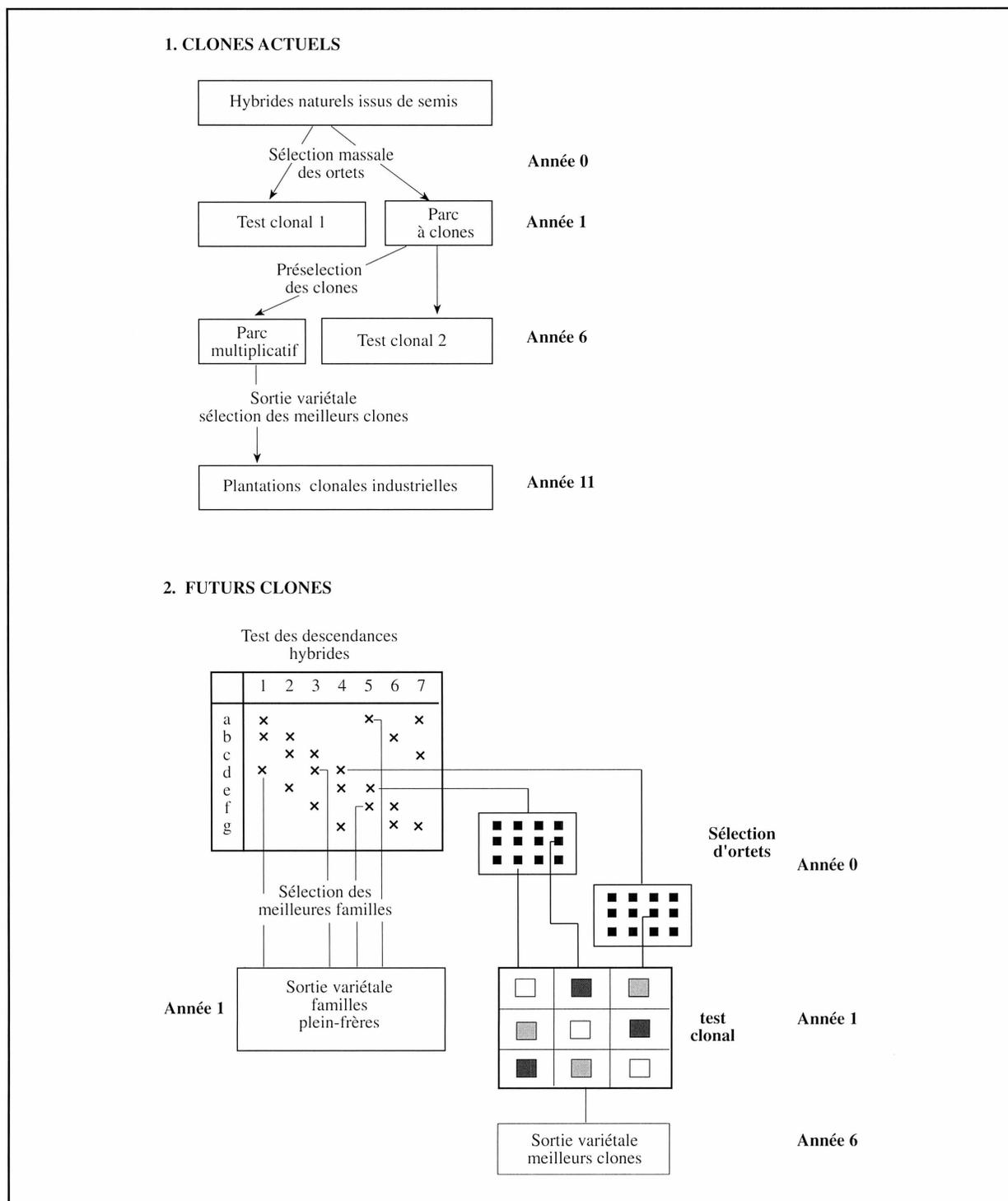


Figure 2 – Les nouvelles options de la sortie variétale : la propagation des familles peut se faire par bouturage en vrac ou par semis.
 New options for varietal output : vegetative multiplication in bulk or seedlings can be used to propagate the families.

Dans le cas des nouveaux hybrides, de nombreux renseignements sur les valeurs génétiques seront disponibles avant la phase de comparaison (tests clonaux ou autres). Les A.G.C. des parents, constituant une part importante de la valeur du génotype, auront été évaluées. Il en sera de même de l'A.S.C., chaque famille étant comparée aux autres tout au long de sa croissance. Tous les individus, le futur ortet et ses voisins, auront été mesurés pendant plusieurs années et il y aura donc possibilité d'écarter ceux présentant des croissances trop irrégulières, signe probable de fortes interactions Génotype x Environnement ou d'une forte instabilité interannuelle.

Ainsi, la sélection des meilleurs génotypes sera beaucoup moins lourde. Le déchet important des tests clonaux de première génération pouvant être évité, la sélection sera conduite en une seule étape et le gain génétique plus rapidement valorisé. Il conviendra, bien sûr, de contrôler la valeur des génotypes par une utilisation progressive en plantation industrielle.

L'utilisation de familles de pleins-frères, telle qu'elle est envisagée par l'U.A.I.C.*, permet, si l'homogénéité intrafamiliale est suffisante, la valorisation immédiate ou presque des meilleures combinaisons hybrides. Aucun test supplémentaire n'est nécessaire, la valeur de la famille étant correctement estimée dans le plan factoriel lui-même (plusieurs répétitions, connaissance des apparentés et des courbes de croissance...).

Les résultats des plans factoriels incomplets permettent, par ailleurs, de préjuger de la valeur d'une famille non réalisée, ceci sous l'hypothèse où les effets parentaux sont importants. La recombinaison des meilleures A.G.C. doit conduire à l'obtention de familles particulièrement intéressantes, optimisant la sortie variétale malgré les faibles intensités de sélection pratiquées dans les populations parentales.

BRASSAGE INTRASPÉCIFIQUE

La sélection finale des candidats, suite à la mesure de leurs A.G.C., est suivie d'une phase de recombinaison intraspécifique. Actuellement, le programme est trop peu avancé pour discuter longuement de cette étape. Il faut cependant la prévoir. L'irrégularité des floraisons et la position géographique des géniteurs imposent le recours à la pollinisation contrôlée. Afin de suivre les généalogies dans des populations d'effectifs limités, les familles de plein-frères devront être conservées séparément. De manière à raccourcir l'ensemble du cycle, les premières recombinaisons pourront être effectuées, comme indiqué, dès l'obtention des premiers résultats en combinaison interspécifique.

* Unité d'Afforestation Industrielle du Congo.

Greffes des géniteurs « candidats » en pépinière.

Grafts of candidate plus trees in the nursery.

CONCLUSIONS SUR LE SCHÉMA DE S.R.R.

Le schéma de S.R.R. pour *Eucalyptus urophylla* x *E. grandis* est résumé dans la figure 3, p. 40. Les travaux en cours concernent :

- la présélection et la mobilisation des candidats,
- leur test en croisement hybride (plans factoriels incomplets totalisant 153 familles d'*Eucalyptus urophylla* x *E. grandis* et 181 familles d'*E. urophylla* x *E. pellita*).

D'autres aspects du programme d'amélioration génétique font, ou feront ces prochaines années, l'objet de recherches. Il convient de citer :

- l'analyse de la structure des populations d'*Eucalyptus urophylla* et son effet sur la structure des populations hybrides,
- la mesure des corrélations génétiques entre les caractères sous sélection,
- la construction d'index intégrant certaines données technologiques (densité basale, etc.),
- la recherche de caractères pouvant prédire la croissance,
- la détermination des conditions optimales assurant précocité et abondance de la floraison.



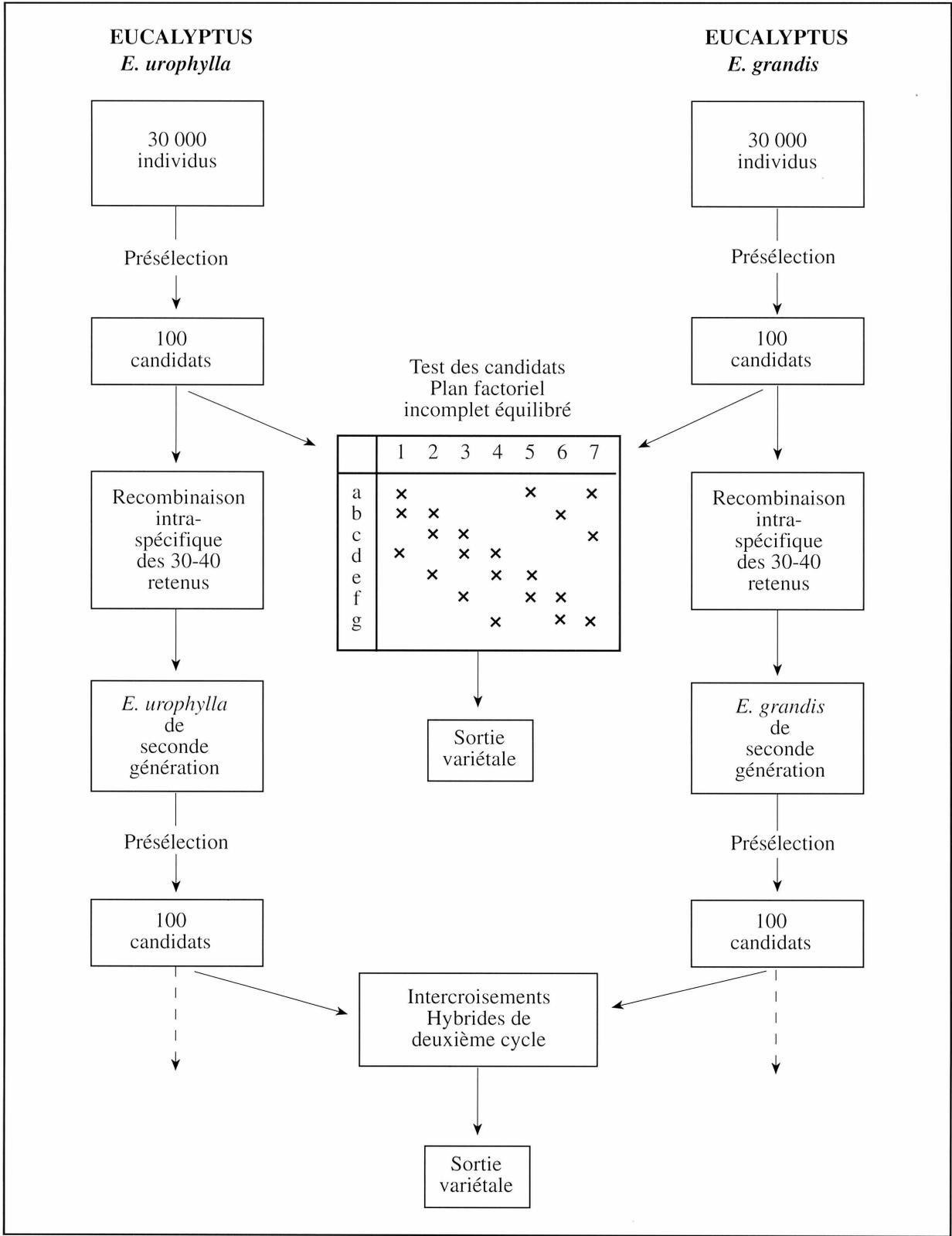


Figure 3 – Sélection Récurrente Réciproque pour *Eucalyptus urophylla* x *E. grandis*, schéma général des deux premiers cycles.

Reciprocal Recurrent Selection scheme for E. urophylla x E. grandis : the first two cycles.

CONCLUSION

L'optimisation de la production de bois de trituration d'*Eucalyptus*, dans les savanes sableuses de la zone tropicale humide de basse altitude, se heurte à l'inadaptation quasi générale des espèces à forte croissance. Ces espèces semblent inutilisables et il convient de trouver des alternatives permettant d'en exploiter les énormes potentialités.

La maîtrise du bouturage herbacé (MARTIN et QUILLET, 1974), obtenue dans les années 70, puis sa mise en œuvre (CHAPERON et QUILLET, 1977) a permis la réalisation au Congo des premières plantations clonales d'*Eucalyptus*. Les rares individus performants et bien adaptés ont donc pu être valorisés. Ces individus, hybrides interspécifiques obtenus involontairement en fécondation libre, représentent une base génétique très étroite, incapable de générer un progrès génétique important et d'assurer la pérennité économique de plantations commerciales.

La « découverte » il y a moins de vingt ans des possibilités offertes, dans cette zone, par *Eucalyptus urophylla* a donné un nouvel essor à la recherche. Cette espèce, très bien adaptée pour l'essentiel des provenances, surclasse, du point de vue productivité, l'ensemble des autres espèces introduites. Elle reste cependant bien inférieure aux clones

hybrides naturels et présente une forte hétérogénéité. Son utilisation ne peut donc être envisagée telle quelle.

A la fin de la décennie 70, les premiers hybrides artificiels étaient réalisés. C'est au début des années 80 qu'a été véritablement perçu l'intérêt de ces nouveaux hybrides interspécifiques dont la valeur s'est confirmée à l'âge d'exploitabilité. Les premiers clones hybrides artificiels étaient mis en comparaison et surclassaient pour certains les clones de l'époque. Les meilleurs hybrides obtenus ont pour parent commun *Eucalyptus urophylla* qui confère à ses descendances interspécifiques son excellente adaptation. Par ce biais, la valorisation des potentialités d'espèces telles qu'*Eucalyptus grandis* devient possible.

Les résultats des premiers plans de croisements systématiques ont nourri la réflexion et un schéma d'amélioration a été élaboré (VIGNERON, 1989). L'utilisation de la très grande variabilité génétique d'*Eucalyptus urophylla* et le développement de la complémentarité avec les espèces en confrontation ont, entre autres arguments, décidé de la mise en œuvre d'un schéma de Sélection Récurrente Réciproque pour l'obtention d'hybrides *Eucalyptus urophylla* x *E. grandis* et *E. urophylla* x *E. pellita*. ■

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CHAPERON (H.) et QUILLET (G.), 1977. — Résultats des travaux sur le bouturage des *Eucalyptus* au Congo-Brazzaville. Troisième Consultation Mondiale sur l'Amélioration Génétique des arbres forestiers, Canberra, Australie.
- DELWAULLE (J.-C.), 1980. — Création et multiplication végétative par bouturage d'*Eucalyptus* hybrides en République Populaire du Congo. Contribution au symposium IUFRO de São Pedro, São Paulo, Brésil.
- DELWAULLE (J.-C.), 1988. — Plantations clonales au Congo : point des recherches sur le choix des clones dix ans après les premières plantations. Contribution à la réunion IUFRO de Pattaya, Thaïlande.
- GALLAIS (A.), 1978. — Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. III. Bases théoriques pour l'étude de la sélection récurrente réciproque. Ann. Amélior. Plantes, 28 : 637-666.
- GALLAIS (A.), 1989. — Théorie de la sélection en amélioration des plantes, 588 p., Masson Ed.
- GRIFFIN (A.-R.), BURGESS (I.-P.) et WOLF (L.), 1988. — Patterns of natural and manipulated hybridisation in the genus *Eucalyptus* L'Hérit. — a Review. Aust. J. Bot., 36 : 41-66.
- MARTIN (B.) et QUILLET (G.), 1974. — Bouturage des arbres forestiers au Congo : résultats des essais effectués à Pointe-Noire de 1969 à 1973. Bois et Forêts des Tropiques, 154 : 41-57, 155 : 15-33, 156 : 61, 157 : 21-40.
- VIGNERON (Ph.), 1988. — Les hybrides artificiels d'*Eucalyptus* au Congo : création et multiplication. Contribution à la réunion IUFRO de Pattaya, Thaïlande.
- VIGNERON (Ph.), 1988. — Provenances d'*Eucalyptus cloeziana* F. Muell. Bases pour l'amélioration génétique de l'espèce. Contribution à la réunion IUFRO de Pattaya, Thaïlande.
- VIGNERON (Ph.), 1989. — Aspects de l'amélioration génétique des *Eucalyptus* au Congo. Séminaire CIRAD sur l'amélioration génétique des arbres forestiers et des plantes pérennes, Montpellier, France.
- VIGNERON (Ph.) et DELWAULLE (J.-C.), 1990. — Sylviculture clonale des *Eucalyptus* au Congo. XIX^e Congrès Mondial de l'IUFRO, Montréal, Canada.

HYBRID VARIETIES OF EUCALYPTUS IN THE CONGO

Philippe VIGNERON

Clonal plantations of Eucalyptus in the Congo now cover nearly 40,000 hectares of sandy savanna land. Naturally-produced interspecific hybrids account for almost all the plant material used. Only a slight genetic gain can be expected from this material, which has a very narrow genetic base. The best clones at the present time are the same as those of ten years ago. Increased productivity is achieved through improved silvicultural methods and by the use of new plant material. The objective of the genetic improvement programme is therefore to obtain new « varieties » which are capable of exceeding the production of natural hybrids, and which at the same time are more suitable for papermaking, are satisfactorily homogeneous, and are relatively easy to use.

GENETIC POTENTIAL AND IMPROVEMENT SCHEME

The collection of species and provenances in the Congo represents an inestimable genetic potential. But this material is of very variable quality, and no species can really compare in quality with natural hybrids. The mastery of the technique of controlled pollination made it possible, between 1978 and 1982, to create many interspecific hybrids. The evaluation of these new « artificial » genotypes has revealed a number of potentially worth-while crosses, mainly among hybrids between the *Extertaria* and the *Transversaria* sections of the sub-genus *Symphyomyrtus*.

Crosses between *E. urophylla* and either *E. grandis* or *E. pellita* are believed to be particularly productive. In addition they possess all the characteristics that are essential for the attainment of our objective : productivity, excellent adaptability and shape, easy vegetative multiplication, and high genetic variability of the parent species, a warrant of substantial genetic gains in the short, medium and long terms.

To maximize genetic gains, various improvement schemes have been studied from the point of view of the facilities to implement and of the expectancy of the gain : the production of single hybrids between lines, Intrapopulation Recurrent Selection (IRS) for the parent

or for the hybrid populations, and Reciprocal Recurrent Selection (RRS). The biological particularities of *Eucalyptus* (high outcrossing rate, sensitivity to inbreeding depression, divergence and complementarity of parent species, and high interspecific General Combining Ability (inter GCA) have led us to adopt the RRS improvement scheme.

Reciprocal Recurrent Selection is aimed at the joint and oriented improvement of two groups of individuals by comparing one with the other, so as to obtain intergroup hybrids re-combining different characteristics existing separately in each group. The parents of the hybrids are selected on the basis of their GCA in intercrosses and are then combined within the population to produce the populations for selection in the next cycle. The interspecific hybrid thus serves both to test the parents for their value in crosses and for the varietal output. With each generation, the groups become more complementary and the expected value of the hybrid increases.

In order to implement this scheme the following steps have to be taken : the parent populations should be constituted, « the candidate plus trees (CPT) » should be selected in each parent population, genetic recombination intergroups should be conducted, performances should be evaluated in reciprocal tests and intragroup mixing should be carried out to produce the breeding populations for the next selection cycle.

CROSSING IN PROGRESS AND VARIETAL OUTPUT

The parent populations consist of material of various origins introduced into the Congo. For *E. urophylla*, the whole of its natural area was prospected and evaluated ; the available genetic variability is very large. In the case of *E. grandis* and *E. pellita*, only North Queensland provenances are worthwhile. About 46,000 individuals of all three species have been evaluated. Analysis of the genetic structure of these populations has led to the preselection of « candidates plus trees (CPT) » on the basis of their phenotypes. This phenotypic selection was either a mass

selection or an individual within family selection depending on the relative importance of the inter- and intra- variation at the provenance and at the progeny levels. An initial group of CPT was thus constituted.

The methodology of making the interspecific crosses was chosen according to the following considerations : full-sib crosses are needed in order to make a better use of the Specific Combining Ability (SCA) ; a large number of CPT have to be tested ; the genetic variability of the hybrid population must be maximized ; the direction of crossing is important. The system adopted consists of a series of incomplete factorial designs, as balanced as possible, connected by control crosses.

The varietal output is achieved at the first generation of the hybrid population. It can take several forms : clones, or families of full-sibs reproduced either sexually or vegetatively. The system of tests developed to compare these new clones is considerably simplified and markedly improved compared to previous tests. The analysis of the factorial designs, the knowledge of the components of the individual genotypes (GCA of parents, SCA for the family of full-sib), and the monitoring of the growth of each single tree, will provide sound bases for the choice of the ortets which should be tested. The best clones will be selected in a single stage, and the genetic gain thus more rapidly enhanced.

The methodology of the interspecific mixing of the CPT possessing the best inter GCA has not yet been fully decided upon. Controlled pollination to obtain full-sib families will be required so as to enable genealogies in these small populations to be properly monitored.

The optimization of the RRS procedure adopted in the Congo to obtain interspecific hybrids of *E. urophylla* x *E. grandis* and *E. urophylla* x *E. pellita* justifies work in progress in the field of the study of correlations between the individuals being selected, correlations between juveniles and adults, the onset of blossoming, etc.