Raphaël RAVERDY - 2021

Résumé de thèse en français (15 pages)

Etude du déterminisme génétique de caractères associés à la production et à la composition de biomasse chez *Miscanthus sinensis*

Résumé - thèse R Raverdy - 2021



THESE DE DOCTORAT

pour obtenir le grade de

Docteur d'AgroParisTech

Spécialité : Sciences Agronomiques

École doctorale n°581 Agriculture, alimentation, biologie, environnement et santé (ABIES)

par

Raphaël RAVERDY

Study of the genetic determinism related to biomass production & composition traits in *Miscanthus sinensis*

Directrice de thèse : Maryse BRANCOURT-HULMEL

Thèse présentée et soutenue à Paris, le 7 juillet 2021

Composition du jury :

Bernadette JULIER, Directrice de Recherche, INRAE Lusignan Evelyne COSTES, Directrice de Recherche, INRAE Montpellier Luisa TRINDADE, Professeure, Wageningen University & Research Jean-Marc GION, Chercheur, CIRAD Matthieu REYMOND, Chargé de Recherche, INRAE Versailles-Grignon Emmanuel DE MAUPEOU, Chef d'entreprise, NovaBiom Maryse BRANCOURT-HULMEL, Directrice de Recherche, INRAE Estrées-Mons Présidente Rapporteur & Examinatrice Rapporteur & Examinatrice Examinateur Examinateur Examinateur Directrice de thèse

UMR transfrontalière BioEcoAgro 2, chaussée Brunehaut, 80200 Estrées-Mons

Résumé de la thèse

Introduction

Le miscanthus est une graminée cellulosique pérenne en C4, native de l'Est et du Sud-Est de l'Asie. Cette plante produit de la biomasse, une ressource biologique synthétisée par photosynthèse grâce à l'énergie solaire. Cette biomasse est directement valorisable pour la bioéconomie, définie comme « l'économie de la photosynthèse » et qui englobe « l'ensemble des activités de production et de transformation de la biomasse d'origine agricole, forestière et aquacole, pour la production alimentaire, l'alimentation animale, les matériaux biosourcés et l'énergie » (Ministère de l'Agriculture, 2019). L'utilisation de cette biomasse renouvelable permettrait de remplacer les ressources fossiles, réduire les émissions de gaz à effet de serre dans l'atmosphère et limiter les impacts négatifs des activités humaines sur le changement climatique (Committee on Climate Change, 2018).

Actuellement, un seul clone de l'espèce *Miscanthus* \times *giganteus* (*M*. \times *giganteus*) est cultivé au champ en Europe, sur une surface de 20,000 ha environ (Lewandowski et al., 2018). En France, la production de miscanthus s'étendait sur environ 6,500 ha en 2019 et 7,500 ha en 2021 d'après une estimation de France-Miscanthus (2021).

Les débouchés actuels du miscanthus sont la combustion qui constitue un débouché majeur en Europe pour la production de chaleur et d'électricité (Brancourt-Hulmel et al., 2014), la litière animale qui représente le premier débouché en France (France-Miscanthus, 2021), le paillage horticole (France-Miscanthus, 2021), l'utilisation en tant que plante ornementale (Stewart et al., 2009) ainsi que la production de papier (Cappelletto et al., 2000). Les débouchés émergents sont la production de biocarburants de seconde génération (Heaton et al., 2008; Belmokhtar et al., 2017), de matériaux composites et de biomatériaux comme le béton allégé (Johnson et al., 2005; Acikel, 2011; Girones et al., 2016). Le projet national français « Biomass For the Future » (BFF, 2012-2020) dans lequel s'inscrit cette thèse, s'intéressait à ces deux derniers débouchés et avait pour but de développer de nouvelles variétés et des systèmes de culture de miscanthus et sorgho, associés à de faibles impacts environnementaux et avec une composition adaptée à ces débouchés.

Le miscanthus est une plante pérenne qui dispose d'un rhizome à partir duquel une partie aérienne se développe annuellement. L'implantation au champ se fait généralement par rhizome. La première année, quelques tiges se développent en mars-avril puis la production de cette biomasse va augmenter au cours du printemps et de l'été, pour s'achever lors de la floraison en été. La récolte de cette partie aérienne peut être effectuée « en vert » à l'automne, ou alors à la fin de l'hiver, en février-mars, suite à la sénescence de la plante. Après la récolte, de nouvelles pousses vont se développer lors du cycle annuel suivant (Arnoult & Brancourt-

Hulmel, 2015). Lors des premiers cycles annuels faisant suite à l'implantation, le rendement en biomasse aérienne s'accroît au cours du temps : cela correspond à la « phase d'élaboration du rendement », qui s'étend de trois à cinq années en moyenne et varie suivant l'espèce, l'âge de la culture, les conditions pédoclimatiques, l'utilisation de fertilisants, la date de récolte, voire encore l'irrigation (Lesur et al., 2013). Suite à cette phase, survient la « phase plateau », correspondant à une stabilité du rendement durant plusieurs années, avant une phase de déclin au bout d'une vingtaine d'années (Lesur et al., 2013). Le rendement de M. × giganteus varie de 10 à 30 t MS ha⁻¹ an⁻¹ suivant ces différents facteurs, selon une étude réalisée sur plusieurs sites à travers l'Europe (Lesur et al., 2013). Différents caractères clés ont été identifiés en vue de l'amélioration génétique du miscanthus et concernent la production de la biomasse et sa composition. Les principaux caractères étudiés pour la production de biomasse aérienne sont la hauteur de canopée, la hauteur totale de la plante (qui inclut la panicule), le nombre de tiges, le diamètre de tige et la circonférence de la plante : le fait d'améliorer les performances de ces caractères, identifiés comme composantes du rendement, vont permettre d'améliorer la production de biomasse aérienne (Clifton-Brown et al., 2001; Jezowski, 2008; Zub et al., 2010; Robson et al., 2013). En ce qui concerne les caractères de composition de la biomasse, il est d'abord intéressant de savoir que la biomasse de miscanthus est constituée de 60 à 90% de paroi cellulaire végétale pour une plante récoltée en fin d'hiver (Allison et al., 2011). Au sein de cette paroi, la cellulose, les hémicelluloses et la lignine représentent une ressource importante pour les différents débouchés visés (Rubin, 2008), sachant que chaque débouché nécessite une composition de biomasse adaptée.

Les espèces du genre *Miscanthus* au sens « strict » ont un nombre de chromosomes de base égal à 19, noté x = 19 (Hodkinson et al., 2015a). Le miscanthus présente une autoincompatibilité qui l'empêche de s'autoféconder et qui est associée à un haut niveau d'hétérozygotie (Głowacka, 2011). M. \times giganteus est un hybride interspécifique stérile issu du croisement entre les espèces M. sacchariflorus et M. sinensis. Le réservoir de diversité génétique du miscanthus et de ses différentes espèces se situe principalement dans l'Est de l'Asie, avec de nombreuses accessions sauvages. En 1935, M. × giganteus a été importé du Japon vers l'Europe (Greef & Deuter, 1993), puis aux Etats-Unis, tout comme certains génotypes de *M. sinensis*, d'abord utilisés en tant que plantes ornementales dans ces nouveaux pays avant d'être étudiés dans des programmes de recherche. $M. \times$ giganteus est triploïde et présente certains freins pour le développement de la culture : i) un manque de diversité génétique (Greef et al., 1997), ce qui peut limiter les besoins relatifs aux débouchés visés, l'adaptation à une diversité de milieux et également poser problème pour la survie de la culture en cas de pression de nouveaux bioagresseurs ; ii) une faible tolérance à la sécheresse et au gel, ainsi que de faibles rendements dans les climats froids (Jones & Walsh, 2001) et iii) un coût d'implantation élevé en raison des coûts de multiplication végétative élevés, sa stérilité empêchant la multiplication par graine (Clifton-Brown & Lewandowski, 2002). En revanche, l'espèce M. sinensis qui est le plus souvent diploïde, présente des caractéristiques intéressantes :

i) une diversité génétique naturelle et élevée (Clark et al., 2014, 2015) ; ii) un haut potentiel de rendement suivant différentes conditions climatiques (Anzoua et al., 2015) et iii) une multiplication par graine possible (tout en s'assurant de la stérilité de la descendance). Ainsi, *M. sinensis* pourrait permettre d'élargir l'offre variétale à destination des agriculteurs.

Il est important de considérer la variabilité génétique à disposition, en regard de la variabilité relative à l'âge de la culture et aux facteurs environnementaux. Pour les caractères de production de biomasse, de meilleures performances ont été mises en évidence avec l'âge (Arnoult & Brancourt-Hulmel, 2015). De plus, la composition va également varier entre des plantes jeunes et des plantes plus âgées (Arnoult & Brancourt-Hulmel, 2015). En ce qui concerne les conditions pédoclimatiques, de meilleurs rendements en biomasse ont été mis en évidence en Europe centrale et au sud de l'Europe, par rapport au nord de l'Europe, en raison des précipitations et des températures associées (Clifton-Brown et al., 2001). La composition de biomasse varie également suivant les conditions pédoclimatiques en un lieu donné (Hodgson et al., 2010b; Van der Weijde et al., 2017a). Cependant, dans ces études précédentes, les dispositifs expérimentaux

utilisés ne permettaient pas de séparer les effets de l'âge et du climat qui sont confondus au sein de l'effet année chez une plante pérenne comme le miscanthus.

Les objectifs de la thèse étaient d'évaluer et de comprendre le déterminisme génétique des caractères relatifs à la production de biomasse et adaptés à différents débouchés. L'hypothèse principale était que la variabilité génétique de *M. sinensis* pouvait permettre d'améliorer les caractères clés de production et de composition de la biomasse, tout en considérant l'âge des plantes et les conditions climatiques. Pour cela, un suivi des plantes a été effectué durant cinq années, à partir d'un staggered-start design, un dispositif expérimental permettant de séparer l'effet de l'âge et du climat, et qui a été implanté en deux lieux contrastés. La thèse était structurée en trois étapes :

• Estimation des paramètres génétiques des différents caractères, en évaluant leurs héritabilités et corrélations

⇒ Cela a permis d'évaluer la possibilité d'amélioration génétique pour chacun des caractères

• Construction d'une carte génétique intégrée (*i.e.* construite à partir de marqueurs SNP présentant différents types de ségrégation).

 \Rightarrow Pour obtenir des marqueurs génétiques et réaliser la détection de QTL (*i.e.* région plus ou moins grande d'ADN étroitement associée à un caractère quantitatif).

Détection de QTL pour les caractères de production et de composition de la biomasse
 ⇒ Afin de comprendre le déterminisme génétique de chacun des caractères étudiés

Cadre expérimental

Deux génotypes de *M. sinensis*, Silberspinne et Malepartus, ont été croisés afin d'obtenir une descendance F1 par multiplication *in vitro*. Au total, 248 individus ont été séquencés et 106 à 159 ont été implantés au champ dans les unités expérimentales de l'INRAE (à Orléans et Estrées-Mons respectivement). Les deux parents précédemment cités ont été croisés du fait de leur nombre de tiges contrasté : cela a engendré une variabilité génétique importante au sein des descendants de la population par rapport aux performances des parents, pour le nombre de tiges et les autres caractères de production de la biomasse mais également pour les caractères de composition. Ainsi, des individus transgressifs ont été obtenus pour chacun des caractères étudiés.

Un staggered-start design a été implanté dans chacun des lieux étudiés, sur un sol limoneux profond (Orthic Luvisol, WRB) à Estrées-Mons (Somme, 49°53'N, 3°00'E) et sur un sol sableux (Dystric Cambisol, WRB) à Orléans (Loiret, 47°49'N, 1°54'E). Ce dispositif consiste à réaliser différentes implantations d'une culture pérenne de façon échelonnée dans le temps. A Estrées-Mons, un premier lot (G1) de 110 génotypes a été implanté en 2014 et un second lot (G2) de 130 génotypes a été implanté en 2015. A Orléans, le premier lot de 2014 (G1) était constitué de 64 génotypes et le second lot de 2015 était constitué de 106 génotypes. Dans chacun des lieux, des génotypes étaient communs à G1 et G2, tandis que des génotypes étaient également

communs entre lieux (Fig. 1). Pour un lot de génotypes implanté (par exemple G1 à Estrées-Mons), les génotypes étaient organisés en cinq blocs incomplets randomisés (Dagnelie, 2012) et répétés quatre fois en moyenne. La densité de plantation était d'une plante par m². Une irrigation au goutte à goutte a été réalisée durant la durée de l'expérimentation de 2014 à 2019, sans appliquer de fertilisants et en réalisant un désherbage manuel lorsque nécessaire.



Fig. 1 Un staggered-start design a été implanté dans chacun des deux lieux : Estrées-Mons et Orléans. Le nombre total de génotypes de M. sinensis (incluant les deux parents) est indiqué pour chaque staggered-start design. Le nombre de génotypes pour chacun des groupes (G1 et G2) et les génotypes communs entre les deux groupes (à l'intersection entre les cercles bleu et rouge) sont également spécifiés pour chaque lieu. Un total de 57 génotypes était commun aux deux sites.

Différents caractères relatifs à la production de la biomasse ont été phénotypés : la hauteur de canopée, la hauteur totale, le nombre de tiges, la circonférence de plante mesurée à une hauteur de 50 cm et le rendement en biomasse aérienne déterminé après une récolte en février. Des caractères relatifs à la composition de la biomasse ont également été phénotypés : le taux de paroi (%MS), appelé « cell wall » ou « Neutral Detergent Fiber » (NDF), le taux de cellulose et de lignine, aussi nommé « Acid Detergent Fiber » (ADF), la cellulose, les hémicelluloses, la lignine (ou ADL pour « Acid Detergent Lignin ») et les cendres. Pour ces caractères biochimiques, des mesures ont été réalisées à partir de la méthode Van Soest (Van Soest & Wine, 1967) sur un échantillon représentatif de génotypes de la population et des prédictions par spectrométrie proche infra-rouge (SPIR) ont été obtenues pour l'ensemble des génotypes de la population.

Estimation des paramètres génétiques pour les caractères de production et de composition de la biomasse

L'estimation des paramètres génétiques a permis d'évaluer la possibilité d'amélioration génétique pour chacun des caractères étudiés, en faisant l'hypothèse que cela dépendait de la variabilité génétique à disposition au sein de la population, de l'âge de la plante et des conditions climatiques. Ces paramètres génétiques, incluant les héritabilités au sens large, les corrélations génétiques et phénotypiques, ont été évalués durant quatre années consécutives, en considérant les effets de l'âge et du climat, et dans deux lieux contrastés.

Pour un staggered-start design dans un lieu donné, deux modèles linéaires mixtes ont permis de séparer l'effet année en effet de l'âge et du climat (Fig. 2). Le package breedR a été utilisé (Muñoz & Sanchez, 2019).

Pour modéliser l'effet de l'âge (Modèle 1), un modèle linéaire mixte a été utilisé pour chaque caractère étudié, en considérant chaque lieu et chaque année (*i.e.* condition climatique) d'expérimentation (Fig. 2). Ce modèle a permis d'estimer les composantes de la variance correspondantes et était paramétré comme suit :

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + \varepsilon_{ijk} (1)$$

où Y_{ijkl} représente la valeur phénotypique mesurée sur la plante k de génotype i et à l'âge j; μ est la moyenne générale ; α_i est l'effet aléatoire du génotype i ; β_j est l'effet fixe de l'âge j; ($\alpha\beta$)_{ij} est l'interaction aléatoire entre le génotype i et l'âge j et ε_{ijk} est la résiduelle aléatoire pour la plante k de génotype i à l'âge j. Une composante spatiale autorégressive a été incluse dans le modèle, à partir des coordonnées x et y de l'essai : cela a permis de décomposer la résiduelle aléatoire ε_{ijk} en un paramètre spatialement dépendant, θ_{ik} , pour la plante k du génotype i, et un résidu indépendant restant (Costa e Silva et al., 2001).

Pour considérer l'effet du climat (Modèle 2), le modèle mixte linéaire suivant a été appliqué pour chaque caractère étudié, en considérant chaque lieu et chaque âge d'expérimentation (Fig. 2).

$$Y_{ikl} = \mu + \alpha'_i + \gamma_l + (\alpha'\gamma)_{il} + \varepsilon'_{ikl} (2)$$

où chaque terme est similaire au modèle 1, sauf que l'effet de l'âge β_j est remplacé par l'effet du climat γ_l de l'année *l*, et l'interaction entre le génotype *i* et l'âge *j* ($\alpha\beta$)_{ij} par l'interaction entre le génotype *i* et l'effet du climat de l'année *l* ($\alpha'\gamma$)_{il}. Il est à noter que les termes α'_i , '*ikl* et θ'_{ik} étaient différents des effets modélisés dans le modèle 1 précédent, puisqu'ils étaient estimés à partir de jeux de données différents, d'où la notation différente de ces paramètres entre les deux modèles.



Fig. 2 Pour chaque lieu considéré séparément, le staggered-start design correspondant a été analysé suivant deux modèles statistiques : (a) l'effet de l'âge modélisé pour chaque année (i.e. condition climatique) pour le Modèle 1 et (b) l'effet du climat modélisé pour chaque âge pour le Modèle 2. Ces modèles étaient basés sur deux jeux de données différents. Par exemple, le cas (a) était basé sur l'année 2016 en considérant G1 et G2, avec l'effet de l'âge modélisé suivant les génotypes âgés de 2 ans pour G1 et de 1 an pour G2. Dans ce cas, les plantes d'âges différents se sont développées dans la même condition climatique survenue pendant une année donnée. Tandis que le cas (b) était par exemple basé sur les génotypes d'un même âge de 2 ans, suivant les génotypes de G1 qui s'étaient développées dans deux conditions climatiques différentes, associées à l'année considérée pour chaque groupe. En dessous de chaque nom de groupe, l'année d'implantation du groupe de génotypes est spécifiée entre parenthèses.

L'héritabilité au sens large (Gallais & Poly, 1990) a ensuite été estimée à partir de chacun des deux modèles précédents. Elle permet de connaître la part de variabilité phénotypique d'un caractère qui est due aux différences génétiques entre les individus de la population étudiée.

L'héritabilité au sens large (H_{sl}^2) a été calculée comme suit pour le modèle 1, considérant la modélisation de l'effet âge pour chaque année (*i.e.* condition climatique) :

$$H_{sl}^2 = \frac{\sigma_{\alpha}^2}{\sigma_{\alpha}^2 + \sigma_{\alpha\beta}^2 + \sigma_{\varepsilon}^2}$$
(3)

où σ_{α}^2 est la variance attribuée au génotype, $\sigma_{\alpha\beta}^2$ est la variance d'interaction génotype × âge et σ_{ϵ}^2 est la variance résiduelle.

Pour l'effet du climat modélisé pour chaque âge (Modèle 2), la formule était la suivante :

$$H_{sl}^2 = \frac{\sigma_{\alpha'}^2}{\sigma_{\alpha'}^2 + \sigma_{\alpha'\gamma}^2 + \sigma_{\varepsilon'}^2}$$
(4)

Ici, chaque terme est similaire à la formule précédente, sauf que $\sigma_{\alpha^{2}\gamma}$ est la variance d'interaction génotype × climat. Ainsi, la possibilité d'amélioration génétique de chacun des caractères, grâce à la sélection, a été quantifiée.

En se concentrant sur les estimations du modèle 2 pour différents âges successifs, il a été observé que les caractères de production de biomasse étaient modérément $(0,3 < H_{sl}^2 < 0,5)$ à fortement héritables $(H_{sl}^2 > 0,5)$, tandis que les caractères de composition étaient modérément héritables (Fig. 3). Ainsi, les caractères relatifs à la production de biomasse étaient plus héritables que les caractères de composition, suggérant une amélioration génétique plus rapide et plus efficace pour ces premiers. Pour l'ensemble des caractères, une augmentation des héritabilités a été observée pour les différents âges successifs (Fig. 3) : cela indique donc que l'amélioration génétique par la sélection sera plus efficace pour les plantes plus âgées (par exemple à 3 ans) que pour les plantes jeunes (par exemple à 1 an). Des résultats similaires ont été obtenus à partir des estimations du modèle 1 pour différentes années (*i.e.* conditions climatiques). L'ensemble des variances d'interaction génétiques et des variances d'interaction génétiques × climat (suivant le modèle considéré).

Les corrélations génétiques ont permis de mettre en évidence des corrélations élevées au sein des caractères de production de biomasse et au sein des caractères de composition de la biomasse (Fig. 4). Cela démontre donc une possibilité d'amélioration génétique conjointe des caractères de production de biomasse ou des caractères de composition. Cependant, des corrélations modérées ont été observées entre les caractères de production et les caractères de composition (Fig. 4) : cela indique une possibilité d'amélioration génétique conjointe de ces deux types de caractères, mais de façon moins aisée. Les corrélations négatives entre les hémicelluloses et

l'ensemble des caractères de production et de composition (Fig. 4), a permis de conclure que l'amélioration génétique des hémicelluloses se fera au détriment des autres caractères : cela sera à considérer suivant les débouchés visés, pour lesquels des compromis devront être faits afin de favoriser une composition de biomasse par rapport à une autre. Ces corrélations ont été observées à l'âge de 3 ans à Estrées-Mons (Fig. 4), mais étaient identiques au fil des âges et entre lieux.



Fig. 3 Valeurs des héritabilités au sens large (H_{st}^2) pour les caractères de production et de composition de biomasse suivant différents âges successifs (Modèle 2), à Estrées-Mons et Orléans.



Fig. 4 Corrélations génétiques des caractères de production et de composition de la biomasse (à l'âge de 3 ans à Estrées-Mons).

Construction de la carte génétique intégrée

Les 248 génotypes de la population de cartographie disponibles pour la construction de la carte génétique ont été séquencés et génotypés suivant la méthode Genotyping-By-Sequencing ou GBS (Elshire et al., 2011; Cormier et al., 2019). Ensuite, des marqueurs « Single-Nucleotide Polymorphism », dits SNP, ont été identifiés grâce au logiciel TASSEL 5 GBS (Glaubitz et al., 2014) et à partir de l'alignement sur le génome de référence de *M. sinensis* qui est disponible depuis 2017 (Mitros et al., 2020). Ces marqueurs SNP ont ensuite été filtrés afin d'obtenir des marqueurs de haute qualité pour la cartographie, en utilisant le programme vcf2pop.1.0.py (Garsmeur et al., 2018). Trois types de marqueurs distincts ont été obtenus : les marqueurs « Malepartus », hétérozygotes chez Malepartus et homozygotes chez Silberspinne (codés ab × aa et qui ségrégent en 1:1) ; les marqueurs « Silberspinne », homozygotes chez Malepartus et hétérozygotes chez Silberspinne (codés aa × ab et qui ségrégent en 1:1) et les marqueurs ponts ou « Bridge », hétérozygotes chez les deux parents (codés ab × ab et qui ségrégent en 1:2:1).

Ces marqueurs ont ensuite été analysés en utilisant le logiciel Onemap (Margarido et al., 2007, 2020). Après l'élimination des marqueurs redondants et l'identification des marqueurs distordus, *i.e.* présentant une distorsion par rapport à la ségrégation attendue, la fraction de recombinaison ou rf entre chaque paire de marqueurs a été estimée. Puis, les marqueurs ont été groupés en 19 groupes de liaison ou LGs qui présentaient chacun une homologie avec chacun des 19 chromosomes du génome de référence de *M. sinensis* : par exemple, les marqueurs du LG1 ont tous été identifiés sur le chromosome 1 du génome de référence, par rapport aux informations fournies par l'alignement.

Suite au groupement des marqueurs en groupes de liaison, les marqueurs distordus ont été éliminés pour effectuer l'ordonnancement des marqueurs non distordus au sein de chaque groupe de liaison. Trois méthodes d'ordonnancement ont été testées, en appliquant une probabilité d'erreur de génotypage de 5% (Taniguti, 2021), afin de considérer l'inflation des distances inter-marqueurs et donc de la taille de carte due à ces erreurs (Hackett & Broadfoot, 2003; Cartwright et al., 2007; Bilton et al., 2018; Mollinari & Garcia, 2019). Les deux premières méthodes étaient basées sur des algorithmes d'ordonnancement (Margarido et al., 2007, 2020; Preedy & Hackett, 2016) et n'ont pas permis d'obtenir des résultats satisfaisants. Ensuite, une méthode d'ordonnancement basée sur les positions physiques des marqueurs selon l'alignement sur le génome de référence, a permis d'obtenir un ordre très satisfaisant pour chacun des groupes de liaison, en vue de la détection de QTL (Fig. 5).



Fig. 5 Représentation de la qualité de l'ordonnancement des marqueurs au sein des 19 groupes de liaison (LGs). Une diagonale rouge indique que les marqueurs sont correctement ordonnés de proche en proche car génétiquement liés entre eux avec une faible fraction de recombinaison (rf).

Détection de QTL pour les caractères de production et de composition de la biomasse

La détection de QTL pour les caractères de production et de composition de la biomasse a permis de comprendre le déterminisme génétique de chacun des caractères. Elle a été réalisée sur cinq années d'étude, en séparant l'effet année en effet de l'âge et en effet du climat, sur deux lieux contrastés. L'hypothèse sous-jacente était que le nombre, la position et les effets des

QTL d'un caractère étaient déterminés suivant la variabilité génétique disponible au sein de la population, la carte génétique utilisée, l'âge des plantes et les conditions climatiques associées.

Les prédictions des valeurs génétiques ou « Best Linear Unbiased Predictions » (BLUP) des différents génotypes ont été utilisées pour réaliser la détection de QTL. Elles sont issues des modèles mixtes présentés précédemment : dans un premier temps, à partir des prédictions du modèle 1 pour l'effet génotype α_i relatif à chaque année (*i.e.* condition climatique) sur un lieu donné ; et dans un second temps, à partir des prédictions du modèle 2 pour l'effet génotype α'_i relatif à chaque âge dans un lieu donné.

Un total de 260 QTL et 283 QTL de production et de composition de la biomasse a été détecté. La stabilité d'un QTL a été définie lorsqu'un QTL détecté dans une condition donnée, était

détecté à nouveau dans une autre condition : par exemple, un QTL détecté en 2016 et en 2017 était stable suivant les conditions climatiques ; un QTL détecté à l'âge de 2 ans et à l'âge de 3 ans était stable suivant les âges et un QTL détecté en 2016 et à l'âge de 3 ans était stable suivant les conditions climatiques et l'âge. La stabilité était également observée entre lieux, que ce soit suivant les conditions climatiques et/ou les âges. Pour les caractères de production de la biomasse, 40 à 60% de QTL stables ont été détectés pour différents âges et différents conditions climatiques ou entre les différents âges. Pour les caractères de composition de la biomasse, 30% de QTL stables ont été détectés pour différents âges et différents âges et différents ûges et différents conditions climatiques dans chacun des lieux, tables ont été détectés pour les caractères de composition de la biomasse, 30% de QTL stables ont été détectés pour les différents âges et différents âges et différents conditions climatiques dans chacun des lieux, contre 3% à 15% pour les différents âges ou les différentes conditions climatiques. En considérant les deux lieux, 10 à 15% de QTL stables ont été détectés pour les caractères de QTL stables ont été mis en évidence pour les caractères de production que pour les caractères de composition de la biomasse.

Par ailleurs, les QTL les plus stables ont été mis en évidence suivant les 13 conditions étudiées, c'est à dire différentes conditions climatiques et différents âges pour les deux lieux (Fig. 6). Parmi ces QTL les plus stables, ceux l'étant pour différentes conditions climatiques et/ou différents âges sont intéressants pour l'amélioration génétique du miscanthus grâce à la sélection, en particulier ceux stables à l'âge de 3 ans et à l'âge de 4 ans. En effet, cela permettrait une sélection précoce en réalisant de la sélection assistée par marqueurs ou SAM à partir de ces QTL, en vue de l'amélioration génétique du matériel futur.

Différents groupes de QTL ou clusters ont également été mis en évidence : un cluster de QTL était défini lorsqu'un QTL, détecté pour un caractère donné, co-localisait avec deux autres QTL détectés pour deux autres caractères. Douze clusters de QTL ont été détectés : cinq clusters composés de QTL relatifs à la production de biomasse, six clusters composés de QTL relatifs à la composition de la biomasse et un cluster composé à la fois de QTL de production et de composition de la biomasse (Fig. 7). Ces clusters peuvent être expliqués par des gènes pléïotropes (*i.e.* exerçant une influence sur plusieurs caractères à la fois) ou par l'existence d'un déséquilibre d'association entre des locus gouvernant un caractère donné et d'autres locus gouvernant un autre caractère. Cela a été confirmé par les corrélations génétiques élevées (Fig. 4) entre les caractères identifiés au sein des différents clusters. Ainsi, cela confirme la possibilité d'amélioration génétique conjointe des caractères de production de biomasse. Cela était également confirmé pour les caractères de composition de biomasse, sauf pour les hémicelluloses, du fait des corrélations génétiques négatives avec les autres caractères. Par ailleurs, certains clusters de QTL ont été observés comme étant stables suivant différentes conditions climatiques et/ou différents âges (Fig. 7), ce qui est une nouvelle fois bénéfique en vue de l'amélioration génétique par SAM.



Fig. 6 Représentation de 12 LGs sur 19. Les QTL ont été détectés suivant 13 conditions. Seuls les QTL les plus stables, qui colocalisent pour au moins trois conditions différentes, sont présentés. La longueur de chaque groupe de liaison est spécifiée sur la gauche de celui-ci (en cM).

À partir des clusters de QTL mis en évidence, l'identification de gènes sous-jacents à ces QTL, et relatifs à la composition de la biomasse, a été réalisée. Un total de 62 gènes de M.

sinensis ont été ainsi identifiés sur la base d'une orthologie à des gènes de sorgho et de maïs relatifs à l'élaboration de la paroi (Virlouvet et al., *in prep*). Douze de ces gènes (Tableau 1) appartenaient à des familles de gènes pour lesquelles certains gènes ont été identifiés comme étant impliqués dans la biosynthèse de la paroi secondaire chez le miscanthus (Hu et al., 2017; Zeng et al., 2020). Dans les douze gènes identifiés (Tableau 1), la majorité codait pour des enzymes ou des facteurs de transcription et était impliquée dans la biosynthèse des lignines (Vanholme et al., 2010) et la biosynthèse des polysaccharides (*i.e.* cellulose et hémicelluloses principalement).



Fig. 7 Représentation de 8 LGs sur 19. Les QTL ont été détectés suivant 13 conditions. Seuls les groupes de QTL ou clusters sont représentés. La longueur de chaque groupe de liaison est spécifiée sur la gauche de celuici (en cM).

Tableau 1 Liste de 12 gènes de miscanthus orthologues à des gènes de sorgho et de maïs relatifs à la biosynthèse de la paroi. En noir : gènes orthologues au sorgho et au maïs ; en bleu : gènes orthologues au sorgho et en vert : gènes orthologues au maïs.

| Cluster & (Condition) | Type de stabilité | Miscanthus Gene ID: Misin- | Gene ID du sorgho ou du maïs : Sobic.0- or Zm00001d- | Gene ID du maïs ou du sorgho correspondant : Zm00001d- or Sobic.0- | Catégorie | Fonction | Famille de gènes |
|---|----------------------------------|----------------------------------|---|--|--|-----------------------------|------------------|
| LG4_Cluster2 (EM_Age3) | - | 04G129500 | 02G139900 | 005305; 043716; 043714; 043719 | Polysaccharides | Synthase | CslAL |
| | | 04G144200 | 02G158900 | 019957 | Voie de biosynthèse des phénylpropanoïdes | 4-coumarate-CoA ligase | 4CL |
| | | 04G147100 | 02G154600 | 019994 | Cell wall protein | Arabinogalactanprotein | FLA |
| | | 04G152300 | 02G175600 | NA | Voie de biosynthèse des phénylpropanoïdes | Transférase | нст |
| LG7_Cluster1 (EM_Age2) | - | 07G479100 | 04G235900 | NA | Voie de biosynthèse des phénylpropanoïdes | Laccases | LAC |
| | | 07G453800 | 017712 | 04G271800 | Régulation de la transcription | Facteur de transcription | TFWRKY |
| LG13_Cluster1 (ORL_2018) | - | 13G113600 | 07G137400 | 050406; 032188 | Polysaccharides | Synthase | CslAL |
| | | 13G118000 | 07G141200 | 050417 | Voie de biosynthèse des phénylpropanoïdes | Cinnamoyl-CoA reductase | CCR |
| | | 13G118600 | 07G142200 | 050455 | Voie de biosynthèse des phénylpropanoïdes | Hydroxycinnamoyltransferase | нст |
| LG15_Cluster1; LG15_Cluster3 (ORL_2017 ; ORL_Age2) | Condition climatique & Âge | 15G174600* | 08G166100 | 041299 | Polysaccharides | Transférase | GT |
| | | 15G175500* | 08G164800 | 041472 | Régulation de la transcription | Facteur de transcription | TFNAC |
| LG15_Cluster2 (ORL_2018) | - | 15G174600* | 08G166100 | 041299 | Polysaccharides | Transférase | GT |
| | | 15G175500* | 08G164800 | 041472 | Régulation de la transcription | Facteur de transcription | TFNAC |
| LG18_Cluster1; LG18_Cluster2; LG18_Cluster3 (EM_2018; EM_Age2; EM_Age4) | Condition climatique & Âge | 18G260800 | 10G256400 | 014721 | Polysaccharides | Transférase | GT |

Conclusion

L'estimation des héritabilités au sens large des caractères de production et de composition de la biomasse a permis de mettre en évidence que la sélection des plantes au champ sera plus efficace pour des plantes âgées (à partir de l'âge de 3 ans) par rapport à des plantes plus jeunes (c'est-àdire à l'âge de 1 an). Cet âge de 3 ans correspondait à la période de fin de la phase d'élaboration du rendement qui précède la phase de plateau. Cela dépendait également des conditions de climat et de sol, comme cela a été mis en évidence suivant les deux lieux étudiés. Au vu des valeurs de ces héritabilités, la sélection sur les caractères de production de la biomasse semblerait plus aisée que sur les caractères de composition de la biomasse.

Les corrélations génétiques et phénotypiques nous ont renseignés sur le fait que l'amélioration conjointe des caractères de production de la biomasse est possible : en améliorant les performances pour la hauteur de canopée, le nombre de tiges et la circonférence des plantes, le rendement en biomasse sera également meilleur. L'amélioration conjointe de la cellulose et de la lignine sera également bénéfique en vue des débouchés qui en nécessite davantage. Par contre, l'amélioration conjointe des hémicelluloses avec les autres caractères ne sera pas possible : il sera donc nécessaire de faire des compromis en termes de sélection selon les débouchés visés.

La détection de QTL a mis en évidence des QTL stables suivant différentes conditions climatiques et différents âges, en particulier dans un lieu donné. Les QTL les plus intéressants étaient ceux pour lesquels une stabilité était observée à la fois à l'âge de 3 ans et à l'âge de 4 ans, en vue d'une sélection précoce par sélection assistée par marqueurs. La majorité des QTL stables concernaient les caractères de production de la biomasse, confirmant ainsi une possibilité d'amélioration génétique plus aisée que pour les caractères de composition de la biomasse. Les clusters de QTL ont permis de confirmer que l'amélioration conjointe des caractères de production de la biomasse est possible, sauf pour les hémicelluloses. Ces clusters de QTL représentent des cibles à viser dans le génome, pour l'amélioration génétique du miscanthus. D'autant plus que des gènes sousjacents à ces QTL et relatifs à la biosynthèse de la paroi cellulaire ont été mis en évidence, ce qui représente également de nouvelles cibles intéressantes en sélection.

Perspectives

Il sera ensuite intéressant d'explorer les individus de la population présentant les meilleures combinaisons alléliques, dans le but de les utiliser en croisements pour créer de nouveaux M. sinensis triploïdes stériles. Par ailleurs, de nouveaux génotypes de M. sinensis pourraient aussi être créés et ensuite utilisés en tant que géniteurs pour produire de nouveaux génotypes de M. × giganteus.

En plus des gènes sous-jacents aux QTL déjà identifiés, il pourrait être intéressant d'en identifier de nouveaux, à partir de nouvelles analyses transcriptomiques qui seront réalisées au sein du genre *Miscanthus*.

Enfin, une détection de QTL pourrait être réalisée sur de nouveaux types de caractères : par exemple, sur l'anatomie des tiges, puisque des tiges partiellement remplies ont été démontrées comme étant plus adaptées pour l'élaboration de matériaux composites, par rapport à des tiges pleines (Brancourt-Hulmel, Raverdy et al., 2021). Une détection de QTL relative à la teneur en azote des parties aériennes pourrait également permettre de caractériser les régions du génome impliquées dans la remobilisation de l'azote des parties aériennes vers les parties souterraines. Il s'agit d'un caractère clé en termes d'impacts environnementaux de la culture de miscanthus, mais qui n'a cependant pas encore été étudié dans les programmes d'amélioration génétique.

Références (thèse complète)

- Acikel, H. (2011). The use of miscanthus (Giganteus) as a plant fiber in concrete production. *Scientific Research and Essays*, 6(13), 2660–2667. https://doi.org/10.5897/SRE10.1139
- Adati, S., & Shiotani, I. (1962). The cytotaxonomy of genus Miscanthus and its phylogenetic status. *Bul Fac Agr Mie Univ*, 25, 1–24.
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716–723. https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705.
- Allison, G. G., Morris, C., Clifton-Brown, J., Lister, S. J., & Donnison, I. S. (2011). Genotypic variation in cell wall composition in a diverse set of 244 accessions of Miscanthus. *Biomass and Bioenergy*, 35(11), 4740–4747. https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2011.10.008
- Anderson, E., Arundale, R., Maughan, M., Oladeinde, A., Wycislo, A., & Voigt, T. (2011). Growth and agronomy of Miscanthus × giganteus for biomass production. *Biofuels*, 2(2), 167–183. https://doi.org/10.4155/bfs.10.80
- Andrews, S. (2010). FastQC: a quality control tool for high throughput sequence data. Available online at: http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc.
- Anzoua, K. G., Suzuki, K., Fujita, S., Toma, Y., & Yamada, T. (2015). Evaluation of morphological traits, winter survival and biomass potential in wild Japanese Miscanthus sinensis Anderss. populations in northern Japan. *Grassland Science*, 61(2), 83–91. https://doi.org/10.1111/grs.12085
- Arnoult, S. (2014). Contribution à la définition d'idéotypes de miscanthus valorisables pour la production de bioéthanol de 2ème génération et perspectives en sélection.
- Arnoult, S., & Brancourt-Hulmel, M. (2015). A Review on Miscanthus Biomass Production and Composition for Bioenergy Use: Genotypic and Environmental Variability and Implications for Breeding. *Bioenergy Research*, 8(2), 502–526. https://doi.org/10.1007/s12155-014-9524-7
- Arnoult, S., Mansard, M. C., & Brancourt-Hulmel, M. (2015a). Early prediction of miscanthus biomass production and composition based on the first six years of cultivation. *Crop Science*, 55(3), 1104–1116. https://doi.org/10.2135/cropsci2014.07.0493
- Arnoult, S., Obeuf, A., Béthencourt, L., & Mansard, M. (2015b). Miscanthus clones for cellulosic bioethanol production : Relationships between biomass production , biomass production components , and biomass chemical composition. *Industrial Crops & Products*, 63, 316–328. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2014.10.011
- Atienza, S. G., Satovic, Z., Petersen, K. K., Dolstra, O., & Martín, A. (2002). Preliminary genetic linkage map of Miscanthus sinensis with RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 105(6–7), 946–952. https://doi.org/10.1007/s00122-002-0956-7
- Atienza, S. G., Satovic, Z., Petersen, K. K., Dolstra, O., & Martín, A. (2003a). Identification of QTLs associated with yield and
- its components in Miscanthus sinensis Anderss. Euphytica, 132(3), 353-361. https://doi.org/10.1023/A:1025041926259
- Atienza, S. G., Satovic, Z., Petersen, K. K., Dolstra, O., & Martín, A. (2003b). Identification of QTLs influencing agronomic traits in Miscanthus sinensis Anderss. I. Total height, flagleaf height and stem diameter. *Theoretical and Applied Genetics*, 107(1), 123–129. https://doi.org/10.1007/s00122-003-1220-5
- Atienza, S. G., Satovic, Z., Petersen, K. K., Dolstra, O., & Martín, A. (2003c). Identification of QTLs influencing combustion quality in Miscanthus sinensis Anderss. II. Chlorine and potassium content. *Theoretical and Applied Genetics*, 107(5), 857–863. https://doi.org/10.1007/s00122-003-1218-z
- Atienza, S. G., Satovic, Z., Petersen, K. K., Dolstra, O., & Martin, A. (2003d). Influencing combustion quality in Miscanthus sinensis Anderss.: Identification of QTLs for calcium, phosphorus and sulphur content. *Plant Breeding*, 122(2), 141– 145. https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.2003.00826.x
- Axens solutions. Futurol. https://www.axens.net/product/processlicensing/20121/futurol.html
- Balsalobre, T. W. A., da Silva Pereira, G., Margarido, G. R. A., Gazaffi, R., Barreto, F. Z., Anoni, C. O., Cardoso-Silva, C. B., Costa, E. A., Mancini, M. C., Hoffmann, H. P., de Souza, A. P., Garcia, A. A. F., & Carneiro, M. S. (2017). GBS-based single dosage markers for linkage and QTL mapping allow gene mining for yield-related traits in sugarcane. *BMC Genomics*, 18(1), 1–19. https://doi.org/10.1186/s12864-016-3383-x
- Barbier, E. B. (1989). Sustaining Agriculture on Marginal Land: A Policy Framework. Environment, 31, 12-40.
- Beale, C. V., & Long, S. P. (1995). Can perennial C4 grasses attain high efficiencies of radiant energy conversion in cool climates? *Plant, Cell & Environment*, 18(6), 641–650. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00565.x
- Beale, C. V., Bint, D. A., & Long, S. P. (1996). Leaf photosynthesis in the C4-grass Miscanthus x giganteus, growing in the cool temperate climate of southern England. *Journal of Experimental Botany*, 47(295), 267–273. https://doi.org/10.1093/jxb/47.2.267
- Belmokhtar, N., Arnoult, S., Chabbert, B., Charpentier, J. P., & Brancourt-Hulmel, M. (2017). Saccharification performances of miscanthus at the pilot and miniaturized assay scales:

Genotype and year variabilities according to the biomass composition. *Frontiers in Plant Science*, 8(May), 1–13. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00740

- Bilton, T. P., Schofield, M. R., Black, M. A., Chagné, D., Wilcox, P. L., & Dodds, K. G. (2018). Accounting for Errors in Low Coverage High-Throughput Sequencing Data when Constructing Genetic Maps using Biparental Outcrossed Populations. *BioRxiv*, 209(May), 65–76. https://doi.org/10.1101/249722
- Bonin, C. L., Heaton, E. A., & Barb, J. (2014). Miscanthus sacchariflorus biofuel parent or new weed? *GCB Bioenergy*, 6(6), 629–636. https://doi.org/10.1111/gcbb.12098
- Boudet, A. M., Kajita, S., Grima-Pettenati, J., & Goffner, D. (2003). Lignins and lignocellulosics: A better control of synthesis for new and improved uses. *Trends in Plant Science*, 8(12), 576–581. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2003.10.001
- Brancourt-Hulmel, M., Demay, C., Rosiau, E., Ferchaud, F., Bethencourt, L., Arnoult, S., Dauchy, C., Beaudoin, N., & Boizard, H. (2014). Miscanthus Genetics and Agronomy for Bioenergy Feedstock. In D. L. Karlen (Ed.), *Cellulosic Energy Cropping Systems* (Wiley, pp. 43–73).
- Brancourt-Hulmel, M., Arnoult, S., Cézard, L., El Hage, F., Gineau, E., Girones, J., Griveau, Y., Jacquemont, M. P., Jaffuel, S., Mignot, E., Mouille, G., Lapierre, C., Legée, F., Méchin, V., Navard, P., Vo, L. T. T., & Reymond, M. (2021a). A Comparative Study of Maize and Miscanthus Regarding Cell-Wall Composition and Stem Anatomy for Conversion into Bioethanol and Polymer Composites. *Bioenergy Research*. https://doi.org/10.1007/s12155-020-10239-z
- Brancourt-Hulmel, M., Raverdy, R., Girones, J., Arnoult, S., Mignot, E., Griveaux, Y., & Navard, P. (2021b). Variability of stem solidness among miscanthus genotypes and its role on mechanical properties of polypropylene composites. GCB Bioenergy, 0–2. https://doi.org/10.1111/gcbb.12818
- Broman, K. W., Wu, H., Sen, Ś., & Churchill, G. A. (2003). R/qtl: QTL mapping in experimental crosses. *Bioinformatics*, 19(7), 889–890. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg112
- Cadoux, Stéphane, Riche, A. B., Yates, N. E., & Machet, J. M. (2012). Nutrient requirements of Miscanthus x giganteus: Conclusions from a review of published studies. *Biomass and Bioenergy*, 38, 14–22. https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2011.01.015
- Cadoux, Stephane, Ferchaud, F., Demay, C., Boizard, H., Machet, J. M., Fourdinier, E., Preudhomme, M., Chabbert, B., Gosse, G., & Mary, B. (2014). Implications of productivity and nutrient requirements on greenhouse gas balance of annual and perennial bioenergy crops. *GCB Bioenergy*, 6(4), 425–438. https://doi.org/10.1111/gcbb.12065
- Cai, X., Zhang, X., & Wang, D. (2011). Land availability for biofuel production. *Environmental Science and Technology*, 45(1), 334–339. https://doi.org/10.1021/es103338e
- Cappelletto, P., Mongardini, F., Barberi, B., Sannibale, M., Brizzi, M., & Pignatelli, V. (2000). Papermaking pulps from the fibrous fraction of Miscanthus x Giganteus. *Industrial Crops and Products*, *11*(2–3), 205–210. https://doi.org/10.1016/S0926-6690(99)00051-5
- Cartwright, D. A., Troggio, M., Velasco, R., & Gutin, A. (2007). Genetic mapping in the presence of genotyping errors. *Genetics*, 176(4), 2521–2527. https://doi.org/10.1534/genetics.106.063982
- Chae, W. B., Hong, S. J., Gifford, J. M., Rayburn, A. L., Sacks, E. J., & Juvik, J. A. (2014). Plant morphology, genome size, and SSR markers differentiate five distinct taxonomic groups among accessions in the genus Miscanthus. GCB Bioenergy, 6(6), 646–660. https://doi.org/10.1111/gcbb.12101
- Chen, L., & Storey, J. D. (2006). Relaxed significance criteria for linkage analysis. Genetics,
- *173*(4), 2371–2381. https://doi.org/10.1534/genetics.105.052506
- Chen, S., & Renvoize, S. (2006). Miscanthus. Flora of China, 22, 581–583.
- Chouvarine, P., Cooksey, A. M., McCarthy, F. M., Ray, D. A., Baldwin, B. S., Burgess, S. C., & Peterson, D. G. (2012). Transcriptome-based differentiation of closely-related Miscanthus lines. PLoS ONE, 7(1). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029850
- Chundawat, S. P. S., Beckham, G. T., Himmel, M. E., & Dale, B. E. (2011). Deconstruction of lignocellulosic biomass to fuels and chemicals. *Annual Review of Chemical and*
- Biomolecular Engineering, 2, 121-145. https://doi.org/10.1146/annurev-chembioeng061010-114205
- Clark, L. V., Brummer, J. E., Głowacka, K., Hall, M. C., Heo, K., Peng, J., Yamada, T., Yoo, J. H., Yu, C. Y., Zhao, H., Long, S. P., & Sacks, E. J. (2014). A footprint of past climate change on the diversity and population structure of Miscanthus sinensis. *Annals of Botany*, 114(1), 97–107. https://doi.org/10.1093/aob/mcu084
- Clark, L. V., Ryan Stewart, J., Nishiwaki, A., Toma, Y., Kjeldsen, J. B., Jørgensen, U., Zhao, H., Peng, J., Yoo, J. H., Heo, K., Yu, C. Y., Yamada, T., & Sacks, E. J. (2015). Genetic structure of Miscanthus sinensis and Miscanthus sacchariflorus in Japan indicates a gradient of bidirectional but asymmetric introgression. *Journal of Experimental Botany*, 66(14), 4213–4225. https://doi.org/10.1093/jxb/eru511
- Clark, L. V, Dzyubenko, E., Dzyubenko, N., Bagmet, L., Sabitov, A., Chebukin, P., Johnson,
 D. A., Kjeldsen, J. B., Petersen, K. K., Jørgensen, U., Yoo, J. H., Heo, K., Yu, C. Y., Zhao, H., Jin, X., Peng, J., & Yamada, T. (2016). Ecological characteristics and in situ genetic associations for yield-component traits of wild Miscanthus from eastern Russia. *Annals of Botany*, 941–955. https://doi.org/10.1093/aob/mcw137
- Clark, L. V., Dwiyanti, M. S., Anzoua, K. G., Brummer, J. E., Ghimire, B. K., Głowacka, K., Hall, M., Heo, K., Jin, X., Lipka, A. E., Peng, J., Yamada, T., Yoo, J. H., Yu, C. Y., Zhao, H., Long, S. P., & Sacks, E. J. (2019). Biomass yield in a genetically diverse Miscanthus sinensis germplasm panel evaluated at five locations revealed individuals with exceptional potential. *GCB Bioenergy*, 11(10), 1125–1145. https://doi.org/10.1111/gcbb.12606

- Clifton-Brown, J C, Neilson, B., Lewandowski, I., & Jones, M. B. (2000). The modelled productivity of Miscanthus × giganteus (GREEF et DEU) in Ireland. *Industrial Crops & Products*, 12, 97–109.
- Clifton-Brown, John C, Lewandowski, I., Andersson, B., Basch, G., Christian, D. G., Kjeldsen,
 - J. B., Jørgensen, U., Mortensen, J. V, Riche, A. B., Schwarz, K.-U., Tayebi, K., & Teixeira, F. (2001). Performance of 15 Miscanthus genotypes at five sites in Europe. *Agronomy Journal*, 93(5), 1013–1019. https://www.crops.org/publications/aj/abstracts/93/5/1013
- Clifton-Brown, J. C., & Lewandowski, I. (2002). Screening miscanthus genotypes in field trials to optimise biomass yield and quality in southern germany. *European Journal of Agronomy*, *16*(2), 97–110. https://doi.org/10.1016/S1161-0301(01)00120-4
- Clifton-Brown, John C., Stampfl, P. F., & Jones, M. B. (2004). Miscanthus biomass production for energy in Europe and its potential contribution to decreasing fossil fuel carbon emissions. *Global Change Biology*, *10*(4), 509–518. https://doi.org/10.1111/j.15298817.2003.00749.x
- Clifton-Brown, J. C., Breuer, J., & Jones, M. B. (2007). Carbon mitigation by the energy crop, Miscanthus. *Global Change Biology*, *13*(11), 2296–2307. https://doi.org/10.1111/j.13652486.2007.01438.x
- Clifton-Brown, J. C., Chiang, Y., & Hodkinson, T. R. (2008). Miscanthus genetic resources and breeding potential. In W. Vermerris (Ed.), *Genetic Improvement of Bioenergy Crops* (pp.
 - 273–290). Springer Science. https://doi.org/10.1007/978-0-387-70805
- Clifton-Brown, J., Harfouche, A., Casler, M. D., Dylan Jones, H., Macalpine, W. J., MurphyBokern, D., Smart, L. B., Adler, A., Ashman, C., Awty-Carroll, D., Bastien, C., Bopper, S., Botnari, V., Brancourt-Hulmel, M., Chen, Z., Clark, L. V., Cosentino, S., Dalton, S.,
 - Davey, C., ... Lewandowski, I. (2018). Breeding progress and preparedness for mass-scale deployment of perennial lignocellulosic biomass crops switchgrass, miscanthus, willow and poplar. *GCB Bioenergy*, *May 2018*, 118–151. https://doi.org/10.1111/gcbb.12566
- Committee on Climate Change. (2018). Land use: Reducing emissions and preparing for climate change. *Committee on Climate Change, November*, 100.

www.theccc.org.uk/publications%0Ahttps://www.theccc.org.uk/publication/land-usereducing-emissions-and-preparing-for-climate-change/

- Conson, A. R. O., Taniguti, C. H., Amadeu, R. R., Andreotti, I. A. A., de Souza, L. M., dos Santos, L. H. B., Rosa, J. R. B. F., Mantello, C. C., da Silva, C. C., José Scaloppi Junior, E., Ribeiro, R. V., Le Guen, V., Garcia, A. A. F., Gonçalves, P. de S., & de Souza, A. P. (2018). High-Resolution Genetic Map and QTL Analysis of Growth-Related Traits of Hevea brasiliensis Cultivated Under Suboptimal Temperature and Humidity Conditions. *Frontiers in Plant Science*, 9(August), 1–16. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01255
- Cormier, F., Lawac, F., Maledon, E., Gravillon, M. C., Nudol, E., Mournet, P., Vignes, H., Chaïr, H., & Arnau, G. (2019). A reference high-density genetic map of greater yam (Dioscorea alata L.). *Theoretical and Applied Genetics*, *132*(6), 1733–1744. https://doi.org/10.1007/s00122-019-03311-6
- Costa e Silva, J., Dutkowski, G. W., & Gilmour, A. R. (2001). Analysis of early tree height in forest genetic trials is enhanced by including a spatially correlated residual. *Canadian Journal of Forest Research*, *31*(11), 1887–1893. https://doi.org/10.1139/cjfr-31-11-1887
- Da Costa, R. M. F., Lee, S. J., Allison, G. G., Hazen, S. P., Winters, A., & Bosch, M. (2014). Genotype, development and tissue-derived variation of cell-wall properties in the lignocellulosic energy crop Miscanthus. *Annals of Botany*, 114(6), 1265–1277. https://doi.org/10.1093/aob/mcu054
- Dagnelie, P. (2012). *Principes d'expérimentation : planification des expériences et analyse de leurs résultats* (Les Presses Agronomiques de Gembloux).
- De Souza, A. P., Kamei, C. L. A., Torres, A. F., Pattathil, S., Hahn, M. G., Trindade, L. M., & Buckeridge, M. S. (2015). How cell wall complexity influences saccharification efficiency in Miscanthus sinensis. *Journal of Experimental Botany*, 66(14), 4351–4365. https://doi.org/10.1093/jxb/erv183
- Demirbas, A. (2004). Combustion characteristics of different biomass fuels. *Progress in Energy and Combustion Science*, 30(2), 219–230. https://doi.org/10.1016/j.pecs.2003.10.004
- Deuter, M., & Abraham, J. (1998). Genetic resources of miscanthus and their use in breeding. In H. Kopetz, T. Weber, W. Palz, P. Chartier, & G. . Ferrero (Eds.), *Biomass for Energy and Industry: Proceedings of the International Conference* (pp. 775–777).
- Doblin, M. S., Pettolino, F., & Bacic, A. (2010). Plant cell walls: The skeleton of the plant world. Functional Plant Biology, 37(5), 357–381. https://doi.org/10.1071/FP09279
- Dohleman, F. G., & Long, S. P. (2009). More productive than maize in the Midwest: How does Miscanthus do it? Plant Physiology, 150(4), 2104–2115. https://doi.org/10.1104/pp.109.139162
- Dong, H., Liu, S., Clark, L. V., Sharma, S., Gifford, J. M., Juvik, J. A., Lipka, A. E., & Sacks, E. J. (2018). Genetic mapping of biomass yield in three interconnected Miscanthus populations. *GCB Bioenergy*, 10(3), 165–185. https://doi.org/10.1111/gcbb.12472

- Donnelly, A., Styles, D., Fitzgerald, J., & Finnan, J. (2011). A proposed framework for determining the environmental impact of replacing agricultural grassland with Miscanthus in Ireland. *GCB Bioenergy*, *3*(3), 247–263. https://doi.org/10.1111/j.17571707.2010.01086.x
- Dwiyanti, M. S., Rudolph, A., Swaminathan, K., Nishiwaki, A., Shimono, Y., Kuwabara, S., Matuura, H., Nadir, M., Moose, S., Stewart, J. R., & Yamada, T. (2013). Genetic Analysis of Putative Triploid Miscanthus Hybrids and Tetraploid M. sacchariflorus Collected from Sympatric Populations of Kushima, Japan. *Bioenergy Research*, 6(2), 486–493. https://doi.org/10.1007/s12155-012-9274-3
- Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., & Mitchell, S. E. (2011). A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. PLoS ONE, 6(5), 1–10. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379 Falconer, D. S. (1981). Introduction to Quantitative Genetics. Ronald Press New York.
- Farquhar, G. D., von Caemmerer, S., & Berry, J. . (1980). A biochemical model of photosynthetic CO2 assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 149, 78–90.
- Farrell, A. D., Lewandowski, I., & Jones, M. B. (2006). Genotypic variation in cold tolerance influences the yield of Miscanthus. Annals of Applied Biology, 149, 337–345. https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2006.00099.x
- Feng, X. P., Lourgant, K., Castric, V., Saumitou-Laprade, P., Zheng, B. S., Jiang, D., & Brancourt-Hulmel, M. (2014). The discovery of natural Miscanthus accessions related to Miscanthus × giganteus using chloroplast DNA. *Crop Science*, 54(4), 1645–1655. https://doi.org/10.2135/cropsci2013.02.0091
- Foley, J. A., Ramankutty, N., Brauman, K. A., Cassidy, E. S., Gerber, J. S., Johnston, M., Mueller, N. D., O'Connell, C., Ray, D. K., West, P. C., Balzer, C., Bennett, E. M.,
 - Carpenter, S. R., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert,
 - S., ... Zaks, D. P. M. (2011). Solutions for a cultivated planet. *Nature*, 478(7369), 337–342. https://doi.org/10.1038/nature10452
- Formule Verte (2020). Axens commercialise pour la première fois son procédé futurol.
- https://www.formule-verte.com/axens-commercialise-pour-la-premiere-fois-son-procedefuturol).
- France-Miscanthus. France-Miscanthus. https://www.france-miscanthus.org/
- French Ministry of Agriculture and Food. (2019). La bioéconomie, nouvelle vision du vivant.
- https://agriculture.gouv.fr/la-bioeconomie-nouvelle-vision-du-vivant
- Gabrielle, B., Bamière, L., Caldes, N., De Cara, S., Decocq, G., Ferchaud, F., Loyce, C., Pelzer, E., Perez, Y., Wohlfahrt, J., & Richard, G. (2014). Paving the way for sustainable bioenergy in Europe: Technological options and research avenues for large-scale biomass feedstock supply. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 33, 11–25. https://doi.org/10.1016/j.rser.2014.01.050
- Gallais, A., & Poly, J. (1990). Théorie de la sélection en amélioration des plantes (Masson). Collection Sciences Agronomiques.
- Gallos, A., Paës, G., Allais, F., & Beaugrand, J. (2017). Lignocellulosic fibers: A critical review of the extrusion process for enhancement of the properties of natural fiber composites. *RSC Advances*, 7(55), 34638–34654. https://doi.org/10.1039/c7ra05240e
- Garsmeur, O., Droc, G., Antonise, R., Grimwood, J., Potier, B., Aitken, K., Jenkins, J., Martin, G., Charron, C., Hervouet, C., Costet, L., Yahiaoui, N., Healey, A., Sims, D., Cherukuri, Y., Sreedasyam, A., Kilian, A., Chan, A., Van Sluys, M. A., ... D'Hont, A. (2018). A mosaic monoploid reference sequence for the highly complex genome of sugarcane. *Nature Communications*, 9(1). https://doi.org/10.1038/s41467-018-05051-5
- Gauder, M., Graeff-Hönninger, S., Lewandowski, I., & Claupein, W. (2012). Long-term yield and performance of 15 different Miscanthus genotypes in southwest Germany. Annals of Applied Biology, 160(2), 126–136. https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2011.00526.x
- Gazaffi, R., Margarido, G. R. A., Pastina, M. M., Mollinari, M., & Garcia, A. A. F. (2014). A model for quantitative trait loci mapping, linkage phase, and segregation pattern estimation for a full-sib progeny. *Tree Genetics and Genomes*, 10(4), 791–801. https://doi.org/10.1007/s11295-013-0664-2
- Gazaffi, R., Amadeu, R. R., Mollinari, M., Taniguti, C. H., Margarido, G. R. A., & Antonio, A. F. (2020). *fullsibQTL* : an R package for QTL mapping in biparental populations of outcrossing species. 2003.
- Ge, C., Ai, X., Jia, S., Yang, Y., Che, L., Yi, Z., & Chen, C. (2018). Interspecific genetic maps in Miscanthus floridulus and M. sacchariflorus accelerate detection of QTLs associated with plant height and inflorescence. *Molecular Genetics and Genomics*, 0(0), 0. https://doi.org/10.1007/s00438-018-1486-6
- Gifford, J. M., Chae, W. B., Swaminathan, K., Moose, S. P., & Juvik, J. A. (2015). Mapping the genome of Miscanthus sinensis for QTL associated with biomass productivity. *GCB Bioenergy*, 7(4), 797–810. https://doi.org/10.1111/gcbb.12201
- Girones, J., Vo, L., Arnoult, S., Brancourt-Hulmel, M., & Navard, P. (2016). Miscanthus stem fragment Reinforced polypropylene composites: Development of an optimized preparation procedure at small scale and its validation for differentiating genotypes. *Polymer Testing*, 55, 166–172. https://doi.org/10.1016/j.polymertesting.2016.08.023
- Glaubitz, J. C., Casstevens, T. M., Lu, F., Harriman, J., Elshire, R. J., Sun, Q., & Buckler, E. S. (2014). TASSEL-GBS: A high capacity genotyping by sequencing analysis pipeline. *PLoS ONE*, 9(2). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090346

- Głowacka, K., Jezowski, S., & Kaczmarek, Z. (2010). In vitro induction of polyploidy by colchicine treatment of shoots and preliminary characterisation of induced polyploids in two Miscanthus species. *Industrial Crops and Products*, 32(2), 88– 96. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2010.03.009 Głowacka, Katarzyna. (2011). A review of the genetic study of the energy crop Miscanthus. *Biomass and Bioenergy*, 35(7), 2445–2454. https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2011.01.041
- Głowacka, Katarzyna, Clark, L. V., Adhikari, S., Peng, J., Stewart, J. R., Nishiwaki, A., Yamada, T., Jørgensen, U., Hodkinson, T. R., Gifford, J., Juvik, J. A., & Sacks, E. J. (2015). Genetic variation in Miscanthus × giganteus and the importance of estimating genetic distance thresholds for differentiating clones. *GCB Bioenergy*, 7(2), 386–404. https://doi.org/10.1111/gcbb.12166
- Gosse, G., Varlet-Grancher, C., Bonhomme, R., Chartier, M., Allirand, J.-M., & Lemaire, G. (1986). Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, *6*(1), 47–56. https://doi.org/10.1051/agro:19860103
- Gouvêa, L. R. L., Silva, G. A. P., Verardi, C. K., Oliveira, A. L. B., & Gonçalves, P. de S. (2013). Simultaneous selection of rubber yield and girth growth in young rubber trees. *Industrial Crops and Products*, 50, 39–43. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2013.06.040
- Grattapaglia, D., & Sederoff, R. (1994). Genetic linkage maps of Eucalyptus grandis and Eucalyptus urophylla using a Pseudo-Testcross: Mapping strategy and RAPD Markers. *Genetics*, *137*, 1121–1137.
- Greef, J., & Deuter, M. (1993). Syntaxonomy of Miscanthus x giganteus Greed et Deu. Angewandte Botanik, 67, 87-90.
- Greef, J. M., Deuter, M., Jung, C., & Schondelmaier, J. (1997). Genetic diversity of European Miscanthus species revealed by AFLP fingerprinting. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 44(2), 185–195. https://doi.org/10.1023/A:1008693214629
- Hackett, C. A., & Broadfoot, L. B. (2003). Effects of genotyping errors, missing values and segregation distortion in molecular marker data on the construction of linkage maps. *Heredity*, 90(1), 33–38. https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800173
- Hastings, A., Clifton-Brown, J., Wattenbach, M., Stampfl, P., Paul Mitchell, C., & Smith, P. (2008). Potential of Miscanthus grasses to provide energy and hence reduce greenhouse gas emissions. *Agronomy for Sustainable Development*, 28(4), 465–472. https://doi.org/10.1051/agro:2008030
- Hastings, A., Clifton-Brown, J., Wattenbach, M., Paul Mitchell, C., Stampfl, P. F., & Smith, P. (2009). Future energy potential of Miscanthus in Europe. GCB Bioenergy, 1(2), 180–196. https://doi.org/10.1111/j.1757-1707.2009.01012.x
- Heaton, E. A., Clifton-Brown, J., Voigt, T. B., Jones, M. B., & Long, S. P. (2004). Miscanthus for renewable energy generation: European Union experience and projections for Illinois. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 9(4), 433–451. https://doi.org/10.1023/B:MITI.0000038848.94134.be
- Heaton, E. A., Dohleman, F. G., & Long, S. P. (2008). Meeting US biofuel goals with less land: The potential of Miscanthus. *Global Change Biology*, *14*(9), 2000–2014. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01662.x
- Henderson, C. R. (1984). Applications of Linear Models in Animal Breeding. University of Guelph, Guelph.
- Himmel, M. E., Ding, S., Johnson, D. K., & Adney, W. S. (2007). Biomass recalcitrance: engineering plants and enzymes for biofuels production. *Science*, 315, 804–807.
- Hodgson, E. M., Fahmi, R., Yates, N., Barraclough, T., Shield, I., Allison, G., Bridgwater, A. V., & Donnison, I. S. (2010a). Miscanthus as a feedstock for fast-pyrolysis: Does agronomic treatment affect quality? *Bioresource Technology*, 101(15), 6185–6191.
 - https://doi.org/10.1016/j.biortech.2010.03.024
- Hodgson, Edward M., Lister, S. J., Bridgwater, A. V., Clifton-Brown, J., & Donnison, I. S. (2010b). Genotypic and environmentally derived variation in the cell wall composition of Miscanthus in relation to its use as a biomass feedstock. *Biomass and Bioenergy*, 34(5), 652–660. https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2010.01.008
- Hodkinson, T. R., Renvoize, S., & Chase, M. (1997). Systematics in Miscanthus. Aspects Appl. Biol., 49, 189-198.
- Hodkinson, Trevor R., Chase, M. W., Lledó, M. D., Salamin, N., & Renvoize, S. A. (2002a). Phylogenetics of Miscanthus, Saccharum and related genera (Saccharinae, Andropogoneae, Poaceae) based on DNA sequences from ITS nuclear ribosomal DNA and plastid trnL intron and trnL-F intergenic spacers. *Journal of Plant Research*, 115(5), 381–392. https://doi.org/10.1007/s10265-002-0049-3
- Hodkinson, Trevor R., Chase, M. W., & Renvoize, S. A. (2002b). Characterization of a genetic resource collection for Miscanthus (Saccharinae, Andropogoneae, Poaceae) using AFLP and ISSR PCR. Annals of Botany, 89(5), 627–636. https://doi.org/10.1093/aob/mcf091
- Hodkinson, T. R., Klaas, M., Jones, M. B., Prickett, R., & Barth, S. (2015a). Miscanthus: A case study for the utilization of natural genetic variation. *Plant Genetic Resources: Characterisation and Utilisation*, 13(3), 219–237. https://doi.org/10.1017/S147926211400094X
- Hodkinson, T. R., Petrunenko, E., Klass, M., & Münnich, C. (2015b). New breeding collections of Miscanthus sinensis, M. sacchariflorus and hybrids from Primorsky Krai, Far Eastern Russia. In *Proceedings of the Biomass 2015: Perennial biomass crops for a resource constrained world* (Springer).
- Howe, T., Saruul, P., Davis, J., & Chen, H. (2000). *Quantitative genetics of bud phenology*, *frost damage*, *and winter survival in an F 2 family of hybrid poplars*. 632–642.

- Hu, R., Xu, Y., Yu, C., He, K., Tang, Q., Jia, C., He, G., Wang, X., Kong, Y., & Zhou, G. (2017). Transcriptome analysis of genes involved in secondary cell wall biosynthesis in developing internodes of Miscanthus lutarioriparius. *Scientific Reports*, 7(1), 1–16. https://doi.org/10.1038/s41598-017-08690-8
- International code of nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011 (Koeltz Sci). (2012). Regnum Vegetabile, 154.
- INRAE. Biomass For the Future. https://www6.inrae.fr/biomassforthefuture
- Iqbal, Y., & Lewandowski, I. (2014). Inter-annual variation in biomass combustion quality traits over five years in fifteen Miscanthus genotypes in south Germany. *Fuel Processing Technology*, 121, 47–55. https://doi.org/10.1016/j.fuproc.2014.01.003
- Iqbal, Y., Kiesel, A., Wagner, M., Nunn, C., Kalinina, O., Hastings, A. F. S. J., Clifton-Brown, J. C., & Lewandowski, I. (2017). Harvest time optimization for combustion quality of different miscanthus genotypes across europe. *Frontiers in Plant Science*, 8(May), 1–10. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00727
- Jakob, K., Zhou, F., & Paterson, A. H. (2009). Genetic improvement of C4 grasses as cellulosic biofuel feedstocks. In Vitro Cellular and Developmental Biology - Plant, 45(3), 291–305. https://doi.org/10.1007/s11627-009-9214-x
- Jenkins, B. M., Baxter, L. L., Miles, T. R., & Miles, T. R. (1998). Combustion properties of biomass. *Fuel Processing Technology*, 54(1–3), 17–46. https://doi.org/10.1016/S03783820(97)00059-3
- Jensen, E., Farrar, K., Thomas-Jones, S., Hastings, A., Donnison, I., & Clifton-Brown, J. (2011). Characterization of flowering time diversity in Miscanthus species. GCB Bioenergy, 3(5), 387–400. https://doi.org/10.1111/j.1757-1707.2011.01097.x
- Jensen, E., Robson, P., Norris, J., Cookson, A., Farrar, K., Iain, D., & Clifton-Brown, J. (2013). Flowering induction in the bioenergy grass Miscanthus sacchariflorus is a quantitative short-day response, whilst delayed flowering under long days increases biomass accumulation. *Journal of Experimental Botany*, 64(2), 541–552.
- Jezowski, Stanisław. (2008). Yield traits of six clones of Miscanthus in the first 3 years following planting in Poland. *Industrial Crops and Products*, 27(1), 65–68. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2007.07.013
- Jezowski, S., Głowacka, K., & Kaczmarek, Z. (2010). Variation on biomass yield and morphological traits of energy grasses from the genus Miscanthus during the first years of crop establishment. *Biomass and Bioenergy*, 35(2), 814–821. https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2010.11.013
- Johnson, M., Tucker, N., Barnes, S., & Kirwan, K. (2005). Improvement of the impact performance of a starch based biopolymer via the incorporation of Miscanthus giganteus fibres. *Industrial Crops and Products*, 22(3), 175–186. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2004.08.004
- Jones, M., & Walsh, M. (2001). Miscanthus for Energy and Fibre. James & James (Science Publishers) Ltd.
- Jørgensen, U. (1997). Genotypic variation in dry matter accumulation and content of N, K and Cl in Miscanthus in Denmark. *Biomass and Bioenergy*, *12*(3), 155–169. https://doi.org/10.1016/S0961-9534(97)00002-0
- Jørgensen, U. (2011). Benefits versus risks of growing biofuel crops: The case of Miscanthus. Current Opinion in Environmental Sustainability, 3(1-2), 24–30. https://doi.org/10.1016/j.cosust.2010.12.003
- Kaiser, C. M., Clark, L. V., Juvik, J. A., Voigt, T. B., & Sacks, E. J. (2015). Characterizing a miscanthus germplasm collection for yield, yield components, and genotype × environment interactions. *Crop Science*, 55(5), 1978–1994. https://doi.org/10.2135/2014.11.0805
- Kalinina, O., Nunn, C., Sanderson, R., Hastings, A. F. S., Van Der Weijde, T., Özgüven, M., Tarakanov, I., Schüle, H., Trindade, L. M., Dolstra, O., Schwarz, K. U., Iqbal, Y., Kiesel, A., Mos, M., Lewandowski, I., & Clifton-Brown, J. C. (2017). Extending miscanthus cultivation with novel germplasm at six contrasting sites. *Frontiers in Plant Science*, 8(April), 1–15. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00563
- Kar, S., Weng, T. Y., Nakashima, T., Villanueva-Morales, A., Stewart, J. R., Sacks, E. J., Terajima, Y., & Yamada, T. (2019). Field Performance of Saccharum × Miscanthus Intergeneric Hybrids (Miscanes) Under Cool Climatic Conditions of Northern Japan. *Bioenergy Research*. https://doi.org/10.1007/s12155-019-10066-x
- Kayama, M. (2001). Comparison of the Aluminum tolerance of Miscanthus sinensis Anderss. and Miscanthus sacchariflorus Bentham in hydroculture. *International Journal of Plant Sciences*, 162, 1025–1031.
- Kim, C., Zhang, D., Auckland, S. A., Rainville, L. K., Jakob, K., Kronmiller, B., Sacks, E. J., Deuter, M., & Paterson, A. H. (2012). SSR-based genetic maps of Miscanthus sinensis and M. sacchariflorus, and their comparison to sorghum. *Theoretical and Applied Genetics*, 124(7), 1325–1338. https://doi.org/10.1007/s00122-012-1790-1
- Klinke, H. B., Thomsen, A. B., & Ahring, B. K. (2004). Inhibition of ethanol-producing yeast and bacteria by degradation products produced during pre-treatment of biomass. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 66(1), 10–26. https://doi.org/10.1007/s00253-0041642-2
- Kosambi, D. D. (1943). The estimation of map distances from recombination values. *Annals of Eugenics*, *12*, 172–175. https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1943.tb02321.x
- Lander, E. S., & Green, P. (1987). Construction of multilocus genetic linkage maps in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 84(8),

2363-2367. https://doi.org/10.1073/pnas.84.8.2363

Lander, E. S., & Botstein, S. (1989). Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics*, 121(1), 185. https://doi.org/10.1093/genetics/121.1.185

- Langmead, B., & Salzberg, S. (2012). Fast gapped-read alignment with Bowtie 2. *Nat. Methods*, 9, 357–359. https://doi.org/10.1038/nmeth.1923
- Le, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25, 1–18. https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01
- Lesur, C., Jeuffroy, M. H., Makowski, D., Riche, A. B., Shield, I., Yates, N., Fritz, M., Formowitz, B., Grunert, M., Jorgensen, U., Laerke, P. E., & Loyce, C. (2013). Modeling long-term yield trends of Miscanthus×giganteus using experimental data from across Europe. *Field Crops Research*, 149, 252–260. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.05.004
- Lewandowski, I., & Kicherer, A. (1997). Combustion quality of biomass: Practical relevance and experiments to modify the biomass quality of Miscanthus x giganteus. *European Journal of Agronomy*, 6(3–4), 163–177. https://doi.org/10.1016/S1161-0301(96)02044-8
- Lewandowski, I., Clifton-Brown, J. C., Scurlock, J. M. O., & Huisman, W. (2000). Miscanthus: European experience with a novel energy crop. *Biomass and Bioenergy*, 19(4), 209–227. https://doi.org/10.1016/S0961-9534(00)00032-5
- Lewandowski, I., & Heinz, A. (2003). Delayed harvest of miscanthus Influences on biomass quantity and quality and environmental impacts of energy production. *European Journal of Agronomy*, 19(1), 45–63. https://doi.org/10.1016/S1161-0301(02)00018-7
- Lewandowski, I, Andersson, B., Basch, G., Christian, D. G., Jørgensen, U., Jones, M. B., Riche, A. B., Schwarz, K. U., Tayebi, K., & Teixeira, F. (2003a). Environment and Harvest Time Affects the Combustion Qualities of Miscanthus Genotypes. *Agronomy Journal*, 1274–1280.
- Lewandowski, Iris, Scurlock, J. M. O., Lindvall, E., & Christou, M. (2003b). The development and current status of perennial rhizomatous grasses as energy crops in the US and Europe. *Biomass and Bioenergy*, 25(4), 335–361. https://doi.org/10.1016/S0961-9534(03)000308
- Lewandowski, Iris, Clifton-Brown, J., Kiesel, A., Hastings, A., & Iqbal, Y. (2018). Miscanthus. Perennial Grasses for Bioenergy and Bioproducts, 23, 35–59. https://doi.org/10.1016/b978-0-12-812900-5.00002-3
- Linde-Laursen, I. (1993). Cytogenetic Analysis of Miscanthus'Giganteus', an Interspecific Hybrid. *Hereditas*, 119(3), 297– 300. https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1993.00297.x
- Liu, S., Clark, L. V., Swaminathan, K., Gifford, J. M., Juvik, J. A., & Sacks, E. J. (2016). Highdensity genetic map of Miscanthus sinensis reveals inheritance of zebra stripe. GCB Bioenergy, 8(3), 616–630. https://doi.org/10.1111/gcbb.12275
- Loughin, T. M. (2006). Improved experimental design and analysis for long-term experiments. *Crop Science*, 46(6), 2492–2502. https://doi.org/10.2135/cropsci2006.04.0271
- Lundquist, L., Arpin, G., Leterrier, Y., Berthold, F., Lindström, M., & Månson, J. A. E. (2004). Alkali-Methanol-Anthraquinone Pulping of Miscanthus x Giganteus for Thermoplastic Composite Reinforcement. *Journal of Applied Polymer Science*, 92(4), 2132–2143. https://doi.org/10.1002/app.20179
- Ma, X. F., Jensen, E., Alexandrov, N., Troukhan, M., Zhang, L., Thomas-Jones, S., Farrar, K., Clifton-Brown, J., Donnison, I., Swaller, T., & Flavell, R. (2012). High resolution genetic mapping by genome sequencing reveals genome duplication and tetraploid genetic structure of the diploid miscanthus sinensis. *PLoS ONE*, 7(3). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033821
- Maliepaard, C., Jansen, J., & Van Ooijen, J. W. (1997). Linkage analysis in a full-sib family of an outbreeding plant species: Overview and consequences for applications. *Genetical Research*, 70(3), 237–250. https://doi.org/10.1017/S0016672397003005
- Margarido, G. R. A., Souza, A. P., & Garcia, A. A. F. (2007). OneMap: Software for genetic mapping in outcrossing species. *Hereditas*, 144(3), 78–79. https://doi.org/10.1111/j.2007.0018-0661.02000.x
- Margarido, G. R. A., Mollinari, M., Broman, K., Ferreira, G. C., Amadeu, R. R., Taniguti, C. H., & Al., E. (2020). onemap: Software for constructing genetic maps in experimental crosses: full-sib, RILs, F2 and backcrosses. R package version 2.2.0.
- McCalmont, J. P., Hastings, A., McNamara, N. P., Richter, G. M., Robson, P., Donnison, I. S., & Clifton-Brown, J. (2017). Environmental costs and benefits of growing Miscanthus for bioenergy in the UK. GCB Bioenergy, 9(3), 489–507. https://doi.org/10.1111/gcbb.12294
- Mitchell, R., Lee, D. ., & Casler, M. (2014). Switchgrass. In D. L. Karlen (Ed.), *Cellulosic Energy Cropping Systems* (Wiley, pp. 75–89).
- Mitros, T., Session, A. M., James, B. T., Wu, G. A., Belaffif, M. B., Clark, L. V, Shu, S., Dong, H., Barling, A., Holmes, J. R., Mattick, J. E., Bredeson, J. V, Liu, S., Farrar, K., Głowacka, K., Jeżowski, S., Barry, K., Chae, W. B., Juvik, J. A., ... Rokhsar, D. S. (2020). Genome biology of the paleotetraploid perennial biomass crop Miscanthus. *Nature Communications*, 2020, 1–11. https://doi.org/10.1038/s41467-020-18923-6
- Mollinari, M., & Garcia, A. A. F. (2019). Linkage analysis and haplotype phasing in experimental autopolyploid populations with high ploidy level using hidden Markov models. *G3: Genes, Genetics, Genetics*, 9(10), 3297–3314. https://doi.org/10.1534/g3.119.400378
- Mollinari, M., Olukolu, B. A., da Pereira, G. S., Khan, A., Gemenet, D., Yencho, C., & Zeng, Z. B. (2020). Unraveling the hexaploid sweetpotato inheritance using ultra-dense multilocus mapping. G3: Genes, Genomes, Genetics, 10(January), 281–292. https://doi.org/10.1101/689638

- Monlau, F., Sambusiti, C., Barakat, A., Guo, X. M., Latrille, E., Trably, E., Steyer, J. P., & Carrere, H. (2012). Predictive models of biohydrogen and biomethane production based on the compositional and structural features of lignocellulosic materials. *Environmental Science and Technology*, 46(21), 12217–12225. https://doi.org/10.1021/es303132t
- Monteith, J. L. (1978). Reassessment of maximum growth rates for C3 and C4 crops. *Experimental Agriculture*, 14(1), 1–5. https://doi.org/10.1017/S0014479700008255
- Muñoz, F., & Sanchez, L. (2019). breedR: Statistical Methods for Forest Genetic Resources Analysts. R package version 0.12-4. https://github.com/famuvie/breedR
- Nie, G., Huang, L., Zhang, X., Taylor, M., Jiang, Y., & Yu, X. (2016). Marker-Trait Association for Biomass Yield of Potential Bio-fuel Feedstock Miscanthus sinensis from Southwest. *Frontiers in Plant Science*, 7(June). https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00802
- Nishiwaki, A., Mizuguti, A., Kuwabara, S., Toma, Y., Ishigaki, G., Miyashita, T., Yamada, T., Matuura, H., Yamaguchi, S., Lane Rayburn, A., Akashi, R., & Ryan Stewart, J. (2011). Discovery of natural Miscanthus (Poaceae) triploid plants in sympatric populations of Miscanthus sacchariflorus and Miscanthus sinensis in southern Japan. *American Journal of Botany*, 98(1), 154–159. https://doi.org/10.3732/ajb.1000258
- Nunn, C., Hastings, A. F. S. J., Kalinina, O., Özgüven, M., Schüle, H., Tarakanov, I. G., Van Der Weijde, T., Anisimov, A. A., Iqbal, Y., Kiesel, A., Khokhlov, N. F., McCalmont, J. P., Meyer, H., Mos, M., Schwarz, K. U., Trindade, L. M., Lewandowski, I., & CliftonBrown, J. C. (2017). Environmental influences on the growing season duration and ripening of diverse Miscanthus germplasm grown in six countries. *Frontiers in Plant Science*, 8(May), 1–14. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00907
- Pauly, M., & Keegstra, K. (2008). Cell-wall carbohydrates and their modification as a resource for biofuels. *Plant Journal*, 54(4), 559–568. https://doi.org/10.1111/j.1365313X.2008.03463.x
- Petit, J., Salentijn, E. M. J., Paulo, M. J., Thouminot, C., van Dinter, B. J., Magagnini, G., Gusovius, H. J., Tang, K., Amaducci, S., Wang, S., Uhrlaub, B., Müssig, J., & Trindade, L. M. (2020). Genetic Variability of Morphological, Flowering, and Biomass Quality Traits in Hemp (Cannabis sativa L.). *Frontiers in Plant Science*, 11(February), 1–17. https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00102

Phytozome. https://phytozome.jgi.doe.gov

- Preedy, K. F., & Hackett, C. A. (2016). A rapid marker ordering approach for high-density genetic linkage maps in experimental autotetraploid populations using multidimensional scaling. *Theoretical and Applied Genetics*, *129*(11), 2117–2132. https://doi.org/10.1007/s00122-016-2761-8
- Preedy, Katharine F, Hackett, C. A., & Boskamp, B. (2018). *MDSMap : High density linkage maps using multi-dimensional scaling*. 2016, 1–10.
- Rambaud, C., Arnoult, S., Bluteau, A., Mansard, M. C., Blassiau, C., & Brancourt-Hulmel, M. (2013). Shoot organogenesis in three Miscanthus species and evaluation for genetic uniformity using AFLP analysis. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 113(3), 437–448. https://doi.org/10.1007/s11240-012-0284-9
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.r-project.org
- Richard Jr, E. P., & Anderson, W. F. (2014). Sugarcane, Energy Cane and Napier Grass. In D. L. Karlen (Ed.), Cellulosic Energy Cropping Systems (Wiley, pp. 91–108).
- Robson, P., Jensen, E., Hawkins, S., White, S. R., Kenobi, K., Clifton-brown, J., Donnison, I., & Farrar, K. (2013). Accelerating the domestication of a bioenergy crop : identifying and modelling morphological targets for sustainable yield increase in Miscanthus. *Journal of Experimental Botany*, 64(14), 4143–4155. https://doi.org/10.1093/jxb/ert225
- Rubin, E. M. (2008). Genomics of cellulosic biofuels. Nature, 454(7206), 841-845. https://doi.org/10.1038/nature07190
- Sacks, E. J., Juvik, J. A., Lin, Q., Stewart, J. R., & Yamada, T. (2013). The Gene Pool of Miscanthus Species and Its Improvement. In Paterson A. (eds) Genomics of the Saccharinae. Plant Genetics and Genomics: Crops and Models, vol 11. Springer, New York, NY. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-1-4419-5947-8_4 SAS Institute Inc. (2000). SAS user's guide: Statistics. SAS Institute.
- Segura, V., Cilas, C., Segura, V., Cilas, C., & Costes, E. (2008). Dissecting apple tree architecture into genetic, ontogenetic and environmental effects: mixed linear modelling of repeated spatial and temporal measures. *New Phytologist*. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02374.x
- Segura, V., Durel, C., & Costes, E. (2009). Dissecting apple tree architecture into genetic , ontogenetic and environmental effects : QTL mapping. *Tree Genetics and Genomes*, 165–179. https://doi.org/10.1007/s11295-008-0181-x
- SIEP du Santerre. https://www.siep-du-santerre.fr
- Slavov, G., Robson, P., Jensen, E., Hodgson, E., Allison, G., Hawkins, S., Thomas-jones, S., Ma, X., Huang, L. I. N., Swaller, T., & Flavell, R. (2013a). Contrasting geographic patterns of genetic variation for molecular markers vs . phenotypic traits in the energy grass Miscanthus sinensis. GCB Bioenergy, 562–571. https://doi.org/10.1111/gcbb.12025
- Slavov, G. T., Nipper, R., Robson, P., Farrar, K., Allison, G. G., Bosch, M., Clifton-brown, J. C., Donnison, I. S., & Jensen, E. (2013b). Genome-wide association studies and prediction of 17 traits related to phenology, biomass and cell wall composition in the energy grass Miscanthus sinensis. *New Phytologist*.

- Souza, L. M., Gazaffi, R., Mantello, C. C., Silva, C. C., Garcia, D., Le Guen, V., Cardoso, S. E. A., Garcia, A. A. F., & Souza, A. P. (2013). QTL Mapping of Growth-Related Traits in a Full-Sib Family of Rubber Tree (Hevea brasiliensis) Evaluated in a Sub-Tropical Climate. *PLoS ONE*, 8(4). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061238
- Staub, J. E., Serquen, F. C., & Gupta, M. (1996). Genetic markers, map construction, and their application in plant breeding. *HortScience*, 31(5), 729–740. https://doi.org/10.21273/hortsci.31.5.729
- Steinbach, D., Alaux, M., Amselem, J., Choisne, N., Durand, S., Flores, R., Keliet, A. O., Kimmel, E., Lapalu, N., Luyten, I., Michotey, C., Mohellibi, N., Pommier, C., Reboux, S., Valdenaire, D., Verdelet, D., & Quesneville, H. (2013). GnpIS: An information system to integrate genetic and genomic data from plants and fungi. *Database*, 2013, 1–9. https://doi.org/10.1093/database/bat058
- Stewart, J. R., Toma, Y., Fernandez, F. G., Nishiwaki, A., Yamada, T., & Bollero, G. (2009). The ecology and agronomy of Miscanthus sinensis, a species important to bioenergy crop development, in its native range in Japan: a review. GCB Bioenergy, 1(2), 126–153. https://doi.org/10.1111/j.1757-1707.2009.01010.x
- Strullu, L., Cadoux, S., Preudhomme, M., Jeuffroy, M. H., & Beaudoin, N. (2011). Biomass production and nitrogen accumulation and remobilisation by Miscanthus×giganteus as influenced by nitrogen stocks in belowground organs. *Field Crops Research*, 121(3), 381–391. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.01.005
- Sun, Q., Lin, Q., Yi, Z.-L., Yang, Z.-R., & Zhou, F.-S. (2010). A taxonomic revision of Miscanthus s.l. (Poaceae) from China. Botanical Journal of the Linnean Society, 164(2), 178–220. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01082.x

Swaminathan, K., Chae, W. B., Mitros, T., Varala, K., Xie, L., Barling, A., Glowacka, K., Hall, M., Jezowski, S., Ming, R., Hudson, M., Juvik, J. A., Rokhsar, D. S., & Moose, S. P. (2012). A framework genetic map for Miscanthus sinensis from RNAseq-based markers shows recent tetraploidy. *BMC Genomics*, 13(1), 142. https://doi.org/10.1186/1471-216413-142

- Taniguti, C. H. (2021). Building highly saturated genetic maps with OneMap 3.0: new approaches using workflows. Taylor, J., & Butler, D. (2017). R package ASMap: Efficient genetic linkage map construction and diagnosis. Journal of
- Statistical Software, 79(6). https://doi.org/10.18637/jss.v079.i06
- Tejera, M., Boersma, N., Vanloocke, A., Archontoulis, S., Dixon, P., Miguez, F., & Heaton, E. (2019). Multi-year and Multisite Establishment of the Perennial Biomass Crop Miscanthus × giganteus Using a Staggered Start Design to Elucidate N Response. *Bioenergy Research*, *12*(3), 471–483. https://doi.org/10.1007/s12155-019-09985-6
- Thomas, H. L., Arnoult, S., Brancourt-Hulmel, M., & Carrère, H. (2019). Methane Production Variability According to Miscanthus Genotype and Alkaline Pretreatments at High Solid Content. *Bioenergy Research*, 12(2), 325–337. https://doi.org/10.1007/s12155-018-99575
- Tran, A., & Chambers, R. (1985). Red oak wood derived inhibitors in the ethanol fermentation of xylose by Pichia stipitis CBS 5776. *Biotechnology Letters*, 7(11), 841–846.
- URGI Versailles. *GnpIS*. https://urgi.versailles.inra.fr/Tools/GnpIS
- Uwatoko, N., Tamura, K. ichi, Yamashita, H., & Gau, M. (2016). Naturally occurring triploid hybrids between Miscanthus sacchariflorus and M. sinensis in Southern Japan, show phenotypic variation in agronomic and morphological traits. *Euphytica*, 212(3), 355–370. https://doi.org/10.1007/s10681-016-1760-9
- Valentine, J., Clifton-Brown, J., Hastings, A., Robson, P., Allison, G., & Smith, P. (2012). Food vs. fuel: The use of land for lignocellulosic "next generation" energy crops that minimize competition with primary food production. *GCB Bioenergy*, 4(1), 1–19. https://doi.org/10.1111/j.1757-1707.2011.01111.x
- Van der Weijde, T., Torres, A. F., Dolstra, O., Dechesne, A., Visser, R. G. F., & Trindade, L.
 M. (2016). Impact of Different Lignin Fractions on Saccharification Efficiency in Diverse Species of the Bioenergy Crop Miscanthus. *Bioenergy Research*, 9(1), 146–156. https://doi.org/10.1007/s12155-015-9669-z
- Van der Weijde, T., Dolstra, O., Visser, R. G. F., & Trindade, L. M. (2017a). Stability of cell wall composition and saccharification efficiency in Miscanthus across diverse environments. *Frontiers in Plant Science*, 7(January), 1–14. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.02004
- Van der Weijde, T., Kiesel, A., Iqbal, Y., Muylle, H., Dolstra, O., Visser, R. G. F., Lewandowski, I., & Trindade, L. M. (2017b). Evaluation of Miscanthus sinensis biomass quality as feedstock for conversion into different bioenergy products. *GCB Bioenergy*, 9(1), 176–190. https://doi.org/10.1111/gcbb.12355
- Van der Weijde, T., Kamei, C. L. A., Severing, E. I., Torres, A. F., Gomez, L. D., Dolstra, O., Maliepaard, C. A., McQueen-Mason, S. J., Visser, R. G. F., & Trindade, L. M. (2017c). Genetic complexity of miscanthus cell wall composition and biomass quality for biofuels. *BMC Genomics*, 18(1), 1–15. https://doi.org/10.1186/s12864-017-3802-7
- Van Soest, P. J., & Wine, R. H. (1967). Use of Detergents in the Analysis of Fibrous Feeds. IV. Determination of Plant Cell-Wall Constituents. *Journal of AOAC INTERNATIONAL*, 50(1), 50–55. https://doi.org/10.1093/jaoac/50.1.50
- Vanholme, R., Demedts, B., Morreel, K., Ralph, J., & Boerjan, W. (2010). Lignin biosynthesis and structure. *Plant Physiology*, 153(3), 895–905. https://doi.org/10.1104/pp.110.155119
- Vogler, D. W., & Kalisz, S. (2001). Sex among the flowers: The distribution of plant mating systems. *Evolution*, 55(1), 202–204. https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb01285.x
- von Caemmerer, S., & Furbank, R. T. (1999). Modeling C4 photosynthesis. In R. . Sage & R. . Monson (Eds.), C4 Plant Biology (Academic P, pp. 173–211).

- Wagoner, P. (1990). Perennial grain development past efforts and potential for the future. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 9(5), 381–408.
- Wei, T., & Simko, V. (2017). *R package "corrplot": Visualization of a Correlation Matrix (version 0.84)*. https://github.com/taiyun/corrplot
- Wu, R., Ma, C. X., Painter, I., & Zeng, Z. B. (2002a). Simultaneous Maximum Likelihood Estimation of Linkage and Linkage Phases in Outcrossing Species. *Theoretical Population Biology*, 61(3), 349–363. https://doi.org/10.1006/tpbi.2002.1577
- Wu, R., Ma, C. X., Wu, S. S., & Zeng, Z. B. (2002b). Linkage mapping of sex-specific differences. *Genetical Research*, 79(1), 85–96. https://doi.org/10.1017/S0016672301005389
- Xu, W. Z., Zhang, X. Q., Huang, L. K., Nie, G., & Wang, J. P. (2013). Higher genetic diversity and gene flow in wild populations of Miscanthus sinensis in southwest China. *Biochemical Systematics and Ecology*, 48, 174–181. https://doi.org/10.1016/j.bse.2012.11.024
- Yan, J., Chen, W., Luo, F., Ma, H., Meng, A., Li, X., Zhu, M., Li, S., Zhou, H., Zhu, W., Han, B., Ge, S., Li, J., & Sang, T. (2012). Variability and adaptability of Miscanthus species evaluated for energy crop domestication. *GCB Bioenergy*, 4(1), 49–60. https://doi.org/10.1111/j.1757-1707.2011.01108.x
- Zapater, M., Catterou, M., Mary, B., Ollier, M., Fingar, L., Mignot, E., Ferchaud, F., Strullu, L., Dubois, F., & Brancourt-Hulmel, M. (2017). A Single and Robust Critical Nitrogen Dilution Curve for Miscanthus × giganteus and Miscanthus sinensis. *Bioenergy Research*, 10(1), 115–128. https://doi.org/10.1007/s12155-016-9781-8
- Zeng, X., Sheng, J., Zhu, F., Wei, T., Zhao, L., Hu, X., Zheng, X., Zhou, F., Hu, Z., Diao, Y., & Jin, S. (2020). Genetic, transcriptional, and regulatory landscape of monolignol biosynthesis pathway in Miscanthus × giganteus. *Biotechnology for Biofuels*, *13*(1), 1–14. https://doi.org/10.1186/s13068-020-01819-4
- Zhao, H., Wang, B., He, J., Yang, J., Pan, L., Sun, D., & Peng, J. (2013). Genetic Diversity and Population Structure of Miscanthus sinensis Germplasm in China. PLoS ONE, 8(10). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075672
- Zhao, H., Li, Q., He, J., Yu, J., Yang, J., Liu, C., & Peng, J. (2014). Genotypic variation of cell wall composition and its conversion efficiency in Miscanthus sinensis, a potential biomass feedstock crop in China. GCB Bioenergy, 6(6), 768– 776. https://doi.org/10.1111/gcbb.12115
- Zhao, W., Zhang, L., & Liu, D. (2012). Biomass recalcitrance. Part I: the chemical compositions and physical structures affecting the enzymatic hydrolysis of lignocellulose. *Biofuels, Bioproducts and Biorefining*, *6*, 465–482. https://doi.org/10.1002/bbb
- Zub, H. W., Arnoult, S., & Brancourt-Hulmel, M. (2010). Key traits for biomass production identified in different Miscanthus species at two harvest dates. *Biomass and Bioenergy*, 35(1), 637–651. https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2010.10.020
- Zub, H. W., & Brancourt-Hulmel, M. (2010). Agronomic and physiological performances of different species of Miscanthus, a major energy crop. A review. Agronomy for Sustainable Development, 30(2), 201–214. https://doi.org/10.1051/agro/2009034
- Zub, H. W., Rambaud, C., Béthencourt, L., & Brancourt-Hulmel, M. (2012). Late Emergence and Rapid Growth Maximize the Plant Development of Miscanthus Clones. *Bioenergy Research*, 5(4), 841–854. https://doi.org/10.1007/s12155-012-9194-2