HAL
open science

Interactions entre populations naturelles et cultivés : l'exemple du peuplier

Catherine Bastien, Nicolas Chenault, Arnaud Dowkiw, Marc M. Villar, Etienne K. Klein, Pascal Frey

To cite this version:

Catherine Bastien, Nicolas Chenault, Arnaud Dowkiw, Marc M. Villar, Etienne K. Klein, et al.. Interactions entre populations naturelles et cultivés : l'exemple du peuplier. Biofutur, 2009, 28 (305), pp.31-34. hal-02658918

HAL Id: hal-02658918

https://hal.inrae.fr/hal-02658918v1

Submitted on 30 May 2020

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

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

Interactions entre populations naturelles et cultivées
L'exemple du peuplier

Emblématique des derniers fleuves « sauvages » d'Europe (Loire, Danube…), le peuplier noir est inféodé à ces milieux dynamiques et peu aménagés par l'homme, en nette régression. Le réservoir de diversité génétique constitué par les populations naturelles actuelles pourrait être menacé par des échanges de gènes ou de pathogènes avec les peupleraies cultivées. Une analyse des interactions entre compartiments sauvage et cultivé devrait fournir des indicateurs d'aménagement et de gestion durable des ressources biologiques du peuplier noir.

Catherine Bastien*, Nicolas Chenault*, Arnaud Dowkiw*, Marc Villar*, Étienne Klein, Pascal Frey*****

* Inra, Unité d'amélioration, génétique et physiologie forestières, 2163 avenue de la pomme de pin, CS40001 Ardon, 45075 Orléans cedex 2
catherine.bastien@orleans.inra.fr
** Inra, Unité de biostatistique et processus spatiaux, Domaine Saint-Paul site Agroparc, 84914 Avignon Cedex 9
*** UMR Inra/Nancy-Université 1136, Interactions arbres-micro-organismes, Centre Inra de Nancy, 54280 Champenoux

Dans le paysage français, les peupliers occupent trois types de compartiments, espaces caractérisés par des ressources biologiques, des modes de gestion et des perceptions sociétales différentes **(photos p. 33)** :

- les peupleraies « naturelles » (non cultivées) à peuplier noir (*Populus nigra* L.), inféodées aux vallées alluviales et aujourd'hui menacées par l'anthropisation des ripisylves*[1] **(1)** ;
- les peupleraies d'alignement (cultivées), le plus souvent plantées à partir d'un clone mâle fastigié (très étroit) de peuplier noir, le peuplier d'Italie (*P. nigra var. italica*). Perçu comme symbole du paysage rural traditionnel, c'est un donneur de pollen important susceptible d'introgresser*[2] les populations naturelles de peuplier noir ;
- les plantations populicoles à productivité élevée, présentes sous forme de parcelles monoclonales d'hybrides interspécifiques sélectionnés à partir de croisements entre deux espèces nord-américaines (*P. deltoides, P. trichocarpa*) et le peuplier noir.

Ces peupleraies subissent depuis plus de 15 ans des pertes économiques majeures liées aux attaques de rouille foliaire à *Melampsora larici-populina* (*Mlp*), champignon pathogène endémique en Eurasie. L'interaction peuplier-*Mlp* est un modèle d'étude intéressant du fait du contraste important observé entre peupleraies cultivées et sauvages dans leurs relations avec les populations pathogènes **(2)**.

Des travaux ont été menés afin de mieux connaître l'impact de la structuration de ces trois compartiments sur l'évolution des ressources génétiques du peuplier noir et sur la dynamique de l'agent pathogène *Mlp* au sein des peupleraies naturelles et cultivées. L'objectif à terme est d'adopter des modalités de conservation des ressources génétiques pour cet arbre et de préciser de nouvelles règles de gestion durable des résistances du peuplier aux ravageurs.

Flux de pollen depuis le peuplier d'Italie

Depuis plusieurs décennies, les peupliers noirs sauvages évoluent au sein de mosaïques paysagères hétérogènes. L'inventaire de leur diversité, en cours de réalisation, conduit à s'intéresser aux flux de pollen du compartiment cultivé vers le compartiment sauvage, à partir de collections de référence – constituées de peupliers noirs adultes échantillonnés dans un maximum de ripisylves

*[1] « Forêt de rive », formation boisée, buissonnante et herbacée présente le long d'un cours d'eau. Souvent linéaire, elle s'étend la plupart du temps sur une largeur de 30 mètres ou moins et est toujours naturelle.
*[2] Incorporation durable de gènes d'une espèce dans une autre espèce

(1) Villar M *et al.* (2004) *Biofutur* 247, 24-27
(2) Frey P *et al. in* Pei MH, McCracken AR, eds. (2005) *Rust diseases of Willow and Poplar*, CABI Publishing, Wallingford, UK, 63-72

françaises – et, si possible, sur un site d'étude propice aux échanges. De même, il est intéressant de compléter cette étude des flux de pollen par l'identification des facteurs biologiques et physiques qui conditionnent leur efficacité.

Probablement originaire d'Afghanistan, le peuplier d'Italie est un clone de peuplier noir, mâle, également appelé San Giorgio. Son pollen est disséminé par le vent (espèce anémophile). Il a été introduit en Italie au XVIIe siècle pour sa forme décorative en fuseau. Au XVIIIe siècle, les botanistes qui accompagnaient Napoléon lors des campagnes italiennes le remarquèrent et le firent massivement planter dans les régions de l'Est. Multiplié par bouturage, ce clone est aujourd'hui présent dans nos paysages, avec une variabilité génétique nulle.

Quantification des flux de pollen

L'étude des flux de pollen s'appuie sur l'identification d'hybrides de première génération entre le peuplier d'Italie et les peupleraies naturelles, à l'aide d'une analyse de parenté utilisant des marqueurs moléculaires. Un travail mené dans le cadre du programme français Interpopger*[3] a notamment consisté à sélectionner un ensemble de dix marqueurs microsatellites choisis parmi ceux déjà utilisés pour la caractérisation de la diversité génétique au sein de populations naturelles françaises de peuplier noir.

Ces marqueurs, testés au sein d'une collection nationale de référence*[4] et au sein de cinq ripisylves naturelles françaises, ont permis le génotypage de 540 individus, révélant des taux d'hybrides de première génération issus du peuplier d'Italie respectivement de 6 % et 4,3 %. Ce résultat a surpris : la collection nationale de référence (dont le premier arbre a été collecté en 1971) est censée rassembler une très grande partie de la diversité génétique naturelle de plusieurs ripisylves françaises et non des allèles du peuplier d'Italie, d'origine afghane.

*[3] Projet mené par l'Inra – Orléans, Nancy, Avignon, Évry et Bordeaux – dans le cadre du programme Ecoger

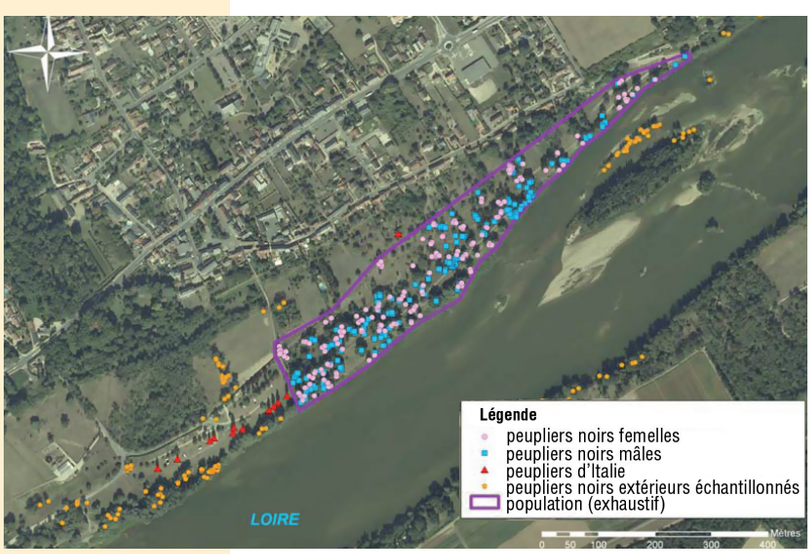
*[4] Il existe actuellement deux « réseaux » de conservation des ressources naturelles : l'un est constitué d'une collection statique d'individus élaborée par bouturage et située en Bretagne, l'autre regroupe plusieurs ripisylves dans des réserves naturelles.

*[5] Étude de l'influence des conditions climatiques sur les phénomènes périodiques de la vie végétale (ouverture des bourgeons, floraison…)

*[6] Dépendant de la direction de la dispersion

(3) Burczyk J *et al.* (2002) *Mol Ecol* 11, 2379-91
(4) Oddou-Muratorio S *et al.* (2006) *Am J Bot* 93, 1650-9

Vue aérienne du site expérimental de Saint-Ay (Loiret) sur lequel a été réalisée l'analyse des flux de pollen entre peupliers d'Italie et peupliers noirs sauvages présentée ici. La peupleraie sauvage est délimitée en violet (carte réalisée à partir de la photographie n°200509lo06500s4545 du SIEL, DIREN Centre, 2005)



© N. CHENAULT/INRA ORLÉANS (2009)

Le résultat indique au contraire qu'une partie des individus la constituant sont naturellement hybridés avec le peuplier d'Italie. Cette découverte, réalisée grâce aux progrès de la génétique moléculaire, va permettre d'épurer la collection nationale et montre qu'il est important de procéder à une estimation de ce phénomène d'hybridation dans les réseaux de conservation in situ intégrés à plusieurs réserves naturelles.

Facteurs influençant l'efficacité des flux de pollen

Au-delà de cette quantification d'échanges de gènes, le rôle de plusieurs déterminants biologiques (synchronisme de floraison, taille des arbres sources de pollen, compétition pollinique) et physiques (distance puits-sources, topographie, force et direction des vents) conditionnant les flux de pollen efficaces a été analysé sur un site expérimental propice à ces échanges.

Ce site, d'environ 11 ha, situé à Saint-Ay (Loiret), est typique d'une ripisylve telle qu'il en subsiste en bord de Loire **(photo ci-dessous)**. Un recensement exhaustif de la population florifère a conduit au géoréférencement et au génotypage de 214 peupliers noirs mâles, 199 peupliers noirs femelles et 13 peupliers d'Italie (mâles). Un suivi régulier de la phénologie*[5] des floraisons mâles et femelles entre avril et mai 2006 a permis de récolter les graines de 75 arbres femelles, répartis sur le site et représentatifs de la gamme de précocité de floraison observée.

Le synchronisme mâle/femelle dans les périodes d'émission/réceptivité de pollen s'est montré très élevé en 2006 et 2007. En 2006, le nombre de pollinisateurs potentiels par peuplier noir femelle a varié de 5 à 100 durant la période de floraison. Cette même année, les 13 peupliers d'Italie présentaient un stade maximum d'émission du pollen début avril, lorsque seuls quelques peupliers noirs sauvages étaient en pleine floraison.

Des analyses de paternité conduites sur plus de 1 350 graines échantillonnées ont révélé un taux d'hybridation depuis les peupliers d'Italie d'au moins 1,9 %, confirmant la participation significative des peupliers ornementaux à la pollinisation des peupleraies sauvages.

La position et les génotypes de tous les pères potentiels du site étant connus, l'analyse statistique des génotypes des graines a permis d'obtenir des estimations de la dispersion du pollen et des fertilités des pères potentiels inventoriés **(3,4)**. Les premières conclusions de cette étape de modélisation sont les suivantes :

- le pourcentage de graines issues de pollinisation par du pollen extérieur au site dépasse 51 %. De plus, les résultats témoignent de l'existence d'événements de dispersion à très longue distance (plus de 1 km), particularité partagée par de nombreuses espèces forestières anémophiles ;
- la dynamique des flux d'air propre aux bordures de fleuves fait privilégier un modèle anisotrope*[6] de dispersion ;
- une forte hétérogénéité des fertilités mâles est mise en évidence. De façon logique, les échanges de gènes ont lieu préférentiellement entre individus mâles et femelles synchrones (floraisons simultanées) et sont significativement plus limités chez les individus les plus précoces et les plus tardifs de la population. Ainsi, sur le site étudié, la faible contribution du

© C. MAÎTRE/P. FREY/M. VILLAR/INRA

Les différents compartiments se côtoient fréquemment, comme ici, sur les bords de la Dordogne.

peuplier d'Italie au nuage pollinique pourrait s'expliquer en partie par sa relative précocité, qui ne lui permettrait de polliniser que les peupliers noirs femelles les plus précoces. Le synchronisme des floraisons des peupliers noirs sauvages et du peuplier d'Italie mériterait d'être étudié dans différentes conditions climatiques afin de préciser l'ampleur des risques d'hybridation dans différentes régions françaises dans un contexte de changement climatique ;

- un résultat moins attendu est que le pollen du peuplier d'Italie a une fécondité 2,7 fois plus faible que celui des peupliers noirs sauvages du site d'étude. Ce phénomène, plutôt rassurant pour la dynamique de la diversité locale, reste à expliquer : moins bonne viabilité ? Compétition pollinique avec les autres peupliers noirs mâles ? Il pourrait en effet compenser la forte productivité en pollen des peupliers d'Italie, conduits en alignement.

Des épidémies de rouille foliaire disjointes dans la vallée de la Durance

Les stratégies de sélection du peuplier développées en Europe depuis trente ans ont été majoritairement orientées vers la création d'hybrides interspécifiques porteurs de résistances qualitatives héritées de l'espèce nord-américaine *P. deltoides*. Les résistances qualitatives se traduisent par l'absence totale de maladie, à la différence des résistances quantitatives, qui ne font que limiter son ampleur.

Les résistances qualitatives sont a priori facilement contournables par un agent pathogène qui acquiert une nouvelle virulence, vraisemblablement par mutation.

Ainsi, au cours des trente dernières années, huit virulences contournant un gène de résistance qualitative sélectionné chez le peuplier ont été découvertes **(5)**. Il a fallu moins de 15 ans à *Mlp*, l'agent de la rouille foliaire, pour contourner le gène de résistance R7 porté par plusieurs cultivars interaméricains. Cet événement témoigne d'une évolution rapide et marquée des populations de *Mlp*, due aux déploiements variétaux peu diversifiés des zones cultivées.

L'analyse des isolats de *Mlp* capables de contourner cette résistance R7 a montré qu'ils avaient acquis, vraisemblablement par mutation, une nouvelle virulence, appelée Vir7 **(5)**. Celle-ci constitue un marqueur phénotypique spécifique des peupleraies cultivées car elle est initialement absente des peupleraies sauvages. En moins de cinq ans, la fréquence de Vir7 a fortement augmenté : quasiment toutes les populations de *Mlp* échantillonnées en peupleraies cultivées sur le territoire français avaient été envahies par des individus porteurs **(6)**. En revanche, en 2001, les populations de *Mlp* du sud-est de la France, et plus particulièrement celles de la vallée de la Durance, ne présentaient pas cette virulence **(7)**. Les isolats de *Mlp* porteurs de Vir7 n'y ayant pas encore colonisé les peupleraies sauvages, cette région constituait donc un terrain parfait pour étudier les flux de gènes récents entre compartiments cultivés et sauvages, afin de comprendre comment évoluent les populations de champignons, ce qui permettrait à terme une meilleure sélection et un meilleur déploiement des peupliers présentant des résistances plus durables.

La vallée de la Durance s'apparente à un corridor écologique au fond duquel se situe une ripisylve à peuplier noir quasi continue sur plus de 200 km. En amont

(5) Pinon J (1995) *Rev For Fr* 47, 230-4
(6) Pinon J, Frey P *in* Pei MH, McCracken AR, eds. (2005) *Rust diseases of Willow and Poplar*, CABI Publishing, Wallingford, UK, 139-54
(7) Gérard P *et al.* (2006) *Phytopathol* 96, 1027-36

À gauche, rameaux de mélèze infectés au printemps par le stade sexué de *Melampsora larici-populina*, agent de la rouille du peuplier. À droite, symptômes dus à la rouille causée par *Mlp* sur la face inférieure des feuilles de peuplier.

de la vallée se situe une zone de sympatrie peuplier-mélèze qui cantonne la reproduction sexuée à cette partie de la vallée, réinitialisant l'épidémie à partir de cette zone au printemps. En effet, la particularité du cycle biologique de *Mlp* est la nécessité pour ce champignon d'infecter successivement deux plantes hôtes, le peuplier et le mélèze, pour effectuer son cycle de reproduction sexuée **(photos) (8)**.

Quelques peupleraies cultivées de petite taille sont présentes dans la vallée de la Durance et dans celle du Drac, de l'autre côté du massif des Écrins. Ces plantations sont majoritairement composées de cultivars de peuplier porteurs de la résistance R7. Durant l'automne 2004, en fin d'épidémie de rouille, des populations de *Mlp* ont été échantillonnées dans les deux compartiments (cultivé et sauvage) dans la ripisylve sur un transect de 200 km. En amont de la vallée, dans la zone peuplier-mélèze, la proportion d'isolats de *Mlp* porteurs de Vir7 est restée inférieure à 5 %, alors qu'elle atteignait en moyenne 25 % en aval, ce qui atteste des flux de gènes des peupleraies cultivées vers les peupleraies sauvages en aval.

Afin de préciser l'importance des flux migratoires de *Mlp* mis en évidence entre peupleraies cultivées et sauvages, une analyse de structuration génétique a été réalisée à l'aide de marqueurs microsatellites. Les individus Vir7 échantillonnés dans le compartiment sauvage sont majoritairement assignés au groupe génétique « cultivé », ce qui témoigne de migrations entre compartiments. Les événements de migration de *Mlp* du compartiment cultivé vers le compartiment sauvage, plus fréquents en aval de la zone peuplier-mélèze, ont globalement peu de conséquences sur la diversité génétique des populations naturelles de *Mlp* car les signes d'introgression de Vir7 dans le compartiment sauvage restent d'ampleur limitée. Ces résultats sont encourageants et montrent une bonne résilience des populations de *Mlp* évoluant dans les peupleraies naturelles de la vallée de la Durance, encore bien isolées des peupleraies cultivées.

(8) Frey P, Pinon J (2004) *Biofutur* 247, 28-32

Tous les peupliers d'Italie du monde (ici : ❶ Québec ❷ Italie ❸ Nouvelle-Zélande ❹ Kirghizstan ❺ et ❻ France ❼ États-Unis) sont des peupliers noirs génétiquement identiques.

© M. VILLAR/MT. MASMEJEAN/N. CHENAULT/ADAS/INRA/S. VILLAR

Une gestion durable des ressources naturelles associant conservation et sélection

Les recherches sur les interactions entre populations cultivées et sauvages ont notamment pour vocation initiale de contribuer à valider des modalités de gestion des unités conservatoires de ressources naturelles. Dans le cas du peuplier noir, l'analyse des flux de gènes à l'échelle des zones de conservation mises en place au sein de réserves naturelles est particulièrement utile, tout comme l'évaluation des risques d'hybridation avec les peupliers cultivés situés à proximité, afin d'élaborer des stratégies efficaces de conservation de la diversité naturelle.

Par ailleurs, l'objectif d'une gestion plus durable des résistances aux ravageurs, notamment au sein des peupleraies cultivées, suscite un intérêt croissant depuis plusieurs années. Face au fort potentiel évolutif de l'agent pathogène *Mlp* – soumis à de fortes pressions de sélection dans les plantations de peuplier –, les programmes de sélection actuels réduisent le recours aux résistances qualitatives héritées de *P. deltoides* et privilégient la valorisation de résistances quantitatives disponibles dans les populations naturelles de peuplier noir.

Au final, toutes ces recherches consistent à s'inspirer des équilibres relatifs entre espèces observables en milieu naturel pour gérer de façon plus durable les espaces cultivés indispensables aux besoins des hommes. ●