

LA FRANCE À LA SAUVEGARDE DU PEUPLIER NOIR : ÉTAT ACTUEL DU PROGRAMME DE CONSERVATION ET DE VALORISATION DES RESSOURCES GÉNÉTIQUES

MARC VILLAR* – OLIVIER FORESTIER

Longtemps confondu et mis à l'écart par le Peuplier hybride de culture, le Peuplier noir (*Populus nigra* L.) suscite un regain d'intérêt. Cette espèce fait partie d'un habitat naturel particulier : la forêt alluviale à bois tendre (ripisylve, photo 1, ci-dessous), habitat qui est le support d'une biodiversité remarquable (Piégay *et al.*, 2003 ; Naiman *et al.*, 2005). Les caractéristiques biologiques de cette espèce sont présentées dans Villar et Forestier (2009). Suite aux menaces exercées sur le Peuplier noir et son habitat, un programme national de conservation des ressources génétiques a été défini et mis en place par la commission des Ressources génétiques forestières (CRGF) en 1992 sous l'égide du ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation. L'objectif principal est de conserver les gènes fondateurs de la variabilité actuelle et de préserver au mieux les adaptations locales comme les mécanismes naturels qui la sous-tendent. Cet article présente les avancées majeures de ce programme depuis 9 ans (Villar et Forestier, 2009).



Photo 1 Étroite ripisylve à Peuplier noir de Loire, zone tampon entre l'espace terrestre (occupé par l'agriculture) et le milieu aquatique.

Photo M. VILLAR / INRA Orléans

* BioForA, INRA, ONF, 45075 Orléans, France.

PROGRAMME DE CONSERVATION

Aire de répartition

Les dernières prospections ont permis de compléter l'aire nationale de répartition de l'espèce (figure 1, ci-dessous). Ces dernières années se sont notamment focalisées sur les secteurs en danger (Moselle, Vienne, Seine aval, secteurs des dunes du Nord de la France...). L'exemple de la Seine aval est frappant, avec la présence de seulement 23 peupliers noirs sur les 28 km des deux rives et îles près de Poses en amont de Rouen (photo 2, p. 197 ; données non publiées).

FIGURE 1 AIRE ACTUELLE DE RÉPARTITION DU PEUPLIER NOIR EN FRANCE

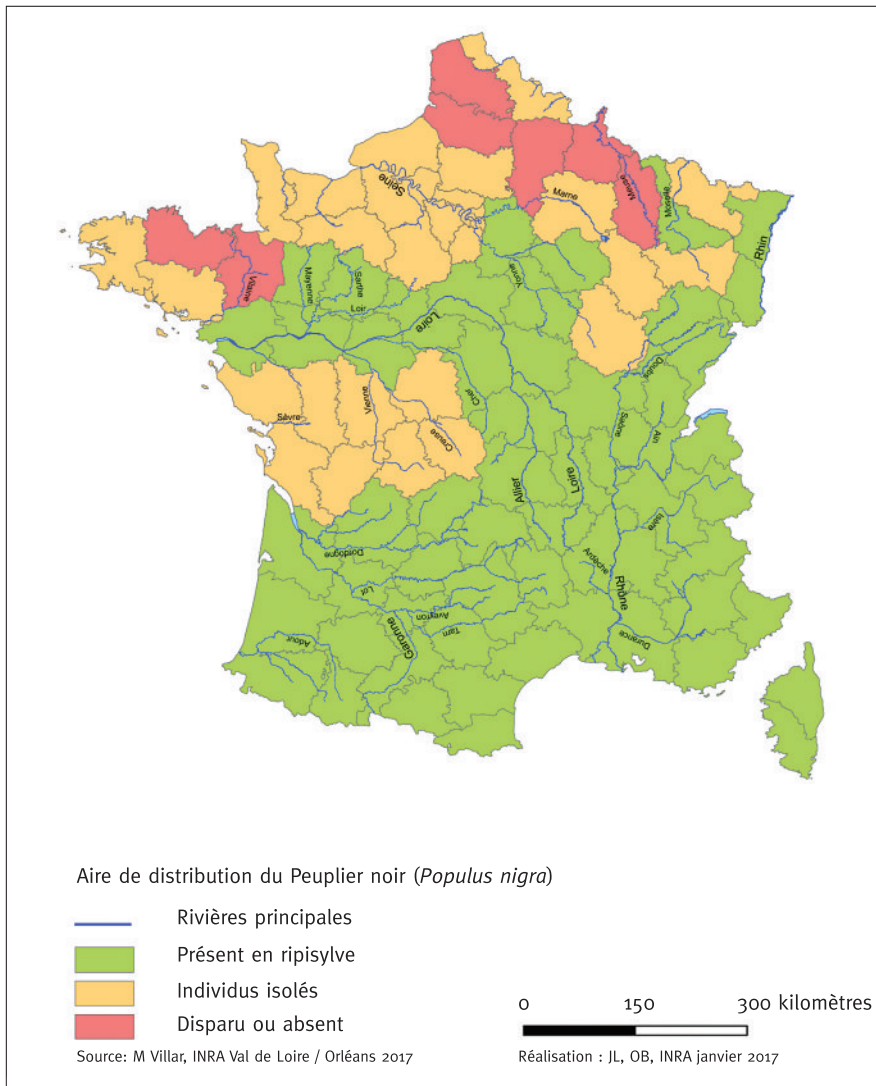




Photo 2 Vieux peuplier noir sur la Seine dans la commune des Muids dans l'Eure (circonférence = 650 cm).

Photo M. Villar / INRA Orléans

Étude de diversité génétique

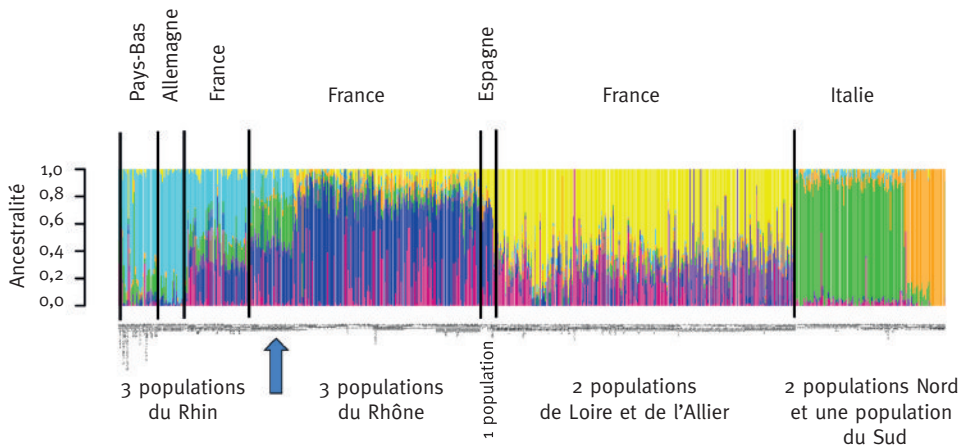
Le point central de ce programme est d'évaluer le niveau de diversité génétique au sein de l'espèce et de rechercher une éventuelle structuration géographique selon les bassins hydrographiques. Les objectifs sont de constituer une collection de référence au niveau national (programme de conservation *ex situ*) et un réseau d'unités conservatoires (programme de conservation *in situ*), représentatifs de la variabilité génétique actuelle.

La diversité peut être estimée par des caractères adaptatifs (phénologie foliaire, résistance à des agents pathogènes...) en dispositifs de pépinière sur des plants de deux ans et dans des tests expérimentaux en forêt (à partir de boutures prélevées sur des arbres en milieu naturel) et par l'étude du polymorphisme de l'ADN. De nombreux caractères ont été étudiés ces dernières années, comme l'arrêt de croissance (Rohde *et al.*, 2011), la surface foliaire et l'efficacité d'utilisation de l'eau (Chamaillard *et al.*, 2011 ; Guet *et al.*, 2015) sur diverses populations françaises et européennes. Ces études ont montré une faible différenciation interbassin et une forte diversité intrabassin, variable selon les caractères observés.

Enfin, la diversité peut être quantifiée à l'aide de marqueurs moléculaires neutres (marqueurs dont l'expression est indépendante des conditions du milieu). Une récente étude européenne a développé de nouveaux marqueurs de type SNP (*single nucleotide polymorphism*) impliquant 12 populations de l'Ouest européen. Ce travail a révélé une structuration géographique selon les bassins hydrographiques, avec notamment la barrière alpine qui a isolé les populations du sud de l'Europe (Favre Rampant *et al.*, 2016 ; figure 2, p. 198). Concrètement, au niveau du programme français, cette étude a permis de conforter la sélection des deux unités conservatoires (UC) du grand bassin de Loire-Allier et de l'UC de la Drôme (bassin du Rhône). Elle a été déterminante pour la décision de créer une nouvelle UC en Haute-Savoie (réserve naturelle du delta de la Dranse), car cette dernière possède un patrimoine génétique unique combinant plusieurs fonds génétiques (figure 2, p. 198).

FIGURE 2 **STRUCTURATION DE POPULATIONS EUROPÉENNES DE PEUPLIER NOIR**
À L'AIDE DE MARQUEURS ADN DE TYPE SNP (Favre Rampant *et al.*, 2016).

Les auteurs ont réalisé une analyse à partir de 600 SNP sur 706 individus de 12 populations européennes avec le logiciel ADMIXTURE. Les résultats sont optimaux pour K = 7 (visualisé dans ce graphe avec sept couleurs différentes). Flèche bleue : données génétiques originales de la population de l'UC de la réserve naturelle du delta de la Dranse, combinant un fond génétique du Rhin (couleur à dominance bleu clair), du Rhône (couleur à dominance bleu foncé) et nord de l'Italie (couleur à dominance verte).



Estimation d'introgression

Outre les pressions sur les ripisylves (Villar et Forestier, 2009), la deuxième menace qui pèse sur le Peuplier noir est le risque d'hybridation spontanée (introgression) des peuplements naturels par des peupliers cultivés. Ces cultivars présentent une base génétique extrêmement étroite. Le premier cultivar qui peut impacter les populations sauvages est le cultivar ornemental 'peuplier d'Italie' (*Populus nigra* var. *italica*). Il s'agit d'un peuplier noir fastigié de sexe mâle très largement utilisé en brise-vent et dans les aménagements urbains. La seconde menace vient des nombreux cultivars issus d'hybridations interspécifiques et développés pour la production de bois (une vingtaine de clones environ, de formule *Populus deltoïdes* × *P. nigra* ou *P. deltoïdes* × *P. trichocarpa*). Ces cultivars clonaux, de sexe mâle ou femelle, sont fertiles. Par exemple, le pollen des cultivars mâles, transporté sur de longues distances par le vent, peut féconder les fleurs des peupliers noirs femelles. La descendance ainsi produite ne présentera pas la pureté spécifique et la diversité requise. Des premières études ont été menées sur la problématique d'introgression avec *Populus nigra* var. *italica*. Chenault *et al.* (2011) ont quantifié une telle introgression à l'aide de marqueurs moléculaires sur un site de Loire ; en intégrant les données de la littérature, le taux d'hybride F1 se situe entre 0 et 2,6 %. De plus, des croisements contrôlés impliquant un mélange de pollen de trois peupliers noirs et *Populus nigra* var. *italica* a montré une compétitivité particulièrement faible de ce dernier par rapport aux autres, puisque la contribution du pollen de la variété *italica* est inférieure à 12 % quel que soit le croisement, au lieu des 22 % attendus (Dowkiw *et al.*, 2014). Il reste cependant que ce risque est d'autant plus faible que la ripisylve naturelle à Peuplier noir est dense et de surface importante (Van den Broeck *et al.*, 2005).

Néanmoins, et même si l'anthropisation croissante des milieux rivulaires fait peser une menace sur le Peuplier noir, elle ne porte pas sur la survie de cette espèce, qui n'est globalement pas menacée de disparition en France (figure 1, p. 196), mais sur la qualité et la diversité de ses ressources génétiques qui peuvent diminuer dangereusement si le renouvellement des générations d'arbres s'effectue dans de mauvaises conditions (absence de sites disponibles pour la régénération, populations de trop petite taille...). Il n'y a donc pas menace de disparition immédiate à craindre mais un risque de perte de capacité d'adaptation et de maintien à long terme.

Programme de conservation *ex situ*

Une collection de copies végétatives de 2 000 individus représentant des origines géographiques diverses est actuellement conservée au pôle national des ressources génétiques forestières (PNRGF) de Guémené-Penfao sous forme de pieds mères (arbres rajeunis par recépage annuel). Ces individus sont soit des copies végétatives d'arbres isolés remarquables (récoltes des années 1971 à 2001) soit d'individus issus de populations naturelles (depuis 2003).

Des populeturns régionaux sous forme de plantations d'arbres adultes ont été récemment installés (Seine, Loire, Rhône-Alpes, et notamment autour de ce pôle national, photo 3, ci-dessous). La collection de référence représentative de la diversité française (dénommée collection nationale) comprend actuellement 300 génotypes.



Photo 3 Populeturn du Bas-Luc (Guémené-Penfao, Loire-Atlantique).

Photo M. Villar / INRA Orléans

Programme de conservation *in situ*

La conservation *in situ* dynamique des ressources génétiques du Peuplier noir est le programme qui permettra de sauvegarder et de maintenir sur le long terme l'espèce et sa diversité. Le choix des sites naturels retenus devra permettre de conserver le potentiel d'adaptation de cette espèce sur le long terme (par le jeu de la régénération par voie sexuée) tout en le laissant évoluer dans son milieu en phase avec l'évolution de l'environnement. Le réseau des UC doit combiner une

diversité génétique importante et une mosaïque de milieux reflétant les différentes étapes du cycle pionnier : peuplements adultes florifères, jeunes semis et zones en cours d'ouverture pour de futures colonisations.

Cette action est basée sur une collaboration initiale avec le réseau des réserves naturelles nationales (RNN) de France et plus récemment avec d'autres partenaires de terrain (ONF, conservatoire d'espaces naturels, réseau des techniciens de rivière...). Une première série de quatre UC a été sélectionnée, validée par la CRGF et officialisée par la signature d'une charte de gestion par les partenaires : deux le sont sur le bassin Loire-Allier, la troisième sur la rivière Drôme, et la quatrième sur le bassin du haut Rhône. Elles sont désormais inscrites au registre national ministériel des conservatoires *in situ*.

L'UC Mareau-Saint-Mesmin en Loire fait l'objet d'un suivi sur le long terme par des indicateurs génétiques, démographiques et écologiques sur des semis de Peuplier noir qui se sont installés en 2013, 2015 et 2017 (données non publiées). Au sein de cette UC, les services de l'État ont dévégétalisé, désouché et arrasé un îlot de 3 hectares fin 2012, dans le cadre des travaux de restauration du lit de la Loire. À sa place, une nouvelle barre sédimentaire s'est déposée, propice à l'installation de semis de Salicacées. Ce suivi est réalisé dans le cadre du projet BioMareau (2012-2019 Dynamique de recolonisation de la biodiversité après travaux d'entretien du lit de la Loire).

Adaptation

La problématique émergente est l'adaptation des arbres forestiers aux changements globaux. Le Peuplier noir tient une place à part : au printemps, la graine ne peut germer que sur les barres sédimentaires des lits mineurs de fleuves et rivières, barres formées par la dynamique fluviale de l'hiver et du printemps précédents (Wintenberger *et al.*, 2015). Le jeune semis est ensuite en position délicate pour passer l'été : son jeune système racinaire doit se développer rapidement pour atteindre la nappe. Ainsi, ses racines permettront d'alimenter en eau et éléments minéraux la très jeune plantule (pour sa croissance), mais aussi permettre à ses feuilles de refroidir (*via* la transpiration) sous des températures estivales, pouvant atteindre plus de 50 °C (+ 57,8 °C sur le sable de Loire le 1^{er} juillet 2009 à 14 h 20, données non publiées). Ce système racinaire doit lui permettre aussi de s'ancrer solidement, pour faire face aux futures crues de l'hiver et du printemps suivant. Le GIEC dans son cinquième rapport (2014) prédit des précipitations plus importantes, avec des conséquences majeures sur le régime des crues et des pics de chaleur estivaux. Deux thèses se sont concentrées sur ces derniers points (Chamaillard, 2011 ; Wintenberger, 2015). Un actuel travail de thèse (Lefebvre, 2016-2019) complétera ces résultats, sur la compréhension des mécanismes d'adaptation de semis de Peuplier noir de deux pools génétiques (Loire moyenne et Drôme aval), au moyen de dispositifs de transplantations réciproques dans de larges conteneurs et dans deux environnements contrastés : atlantique (Orléans) et méditerranéen (Allex, près de Valence).

ACTIONS DE VALORISATION : HOMOLOGATION DE SIX VARIÉTÉS

Les actions de revégétalisation en milieu riverain pour des aspects paysagers ou de stabilisation des berges (en possible association avec d'autres espèces) sont de plus en plus importantes en France (photo 4, p. 201). Aujourd'hui encore, le matériel végétal planté par les aménageurs paysagistes prend peu, voire pas du tout en compte les ressources génétiques locales. Concernant le Peuplier noir, les aménageurs utilisent trop souvent encore le cultivar ornemental 'Italica', qui outre son port caractéristique uniforme présente le risque d'engendrer une pollution génétique des ressources locales.



Photo 4 Variété en mélange de clones Seine sur le canal Saint-Denis (Paris).

Photo P. Poupart / ONF Guémené-Penfao

La composante valorisation du programme a pour objectif de prendre en compte la richesse de la diversité génétique du Peuplier noir spontané pour l'ensemble de ces nouveaux usages. Cette valorisation a été possible grâce à une admission au registre national des matériels de base des essences forestières de six variétés en mélange de clones (VMC). La création d'une VMC s'appuie sur du matériel végétal issu des populations locales structurées par bassin hydrographique dont la diversité et l'adaptation ont été évaluées par les caractères neutres et adaptatifs mentionnés précédemment. Ainsi depuis 2009, six variétés ont été inscrites au registre national pour répondre aux nouveaux usages de cette espèce : Loire, Garonne, Rhin, Seine, Rhône-Méditerranée et Rhône-Saône (<http://agriculture.gouv.fr/graines-et-plants-forestiers-conseils-dutilisation-des-provenances-et-varietes-forestieres> Peuplier noir / avril 2017). Ces variétés comprennent un mélange de 25 clones par variété et sont diffusées (en mottes ou en plants racinés) par le réseau des pépiniéristes partenaires. Le territoire français est donc maintenant couvert par six variétés en mélange de clones de Peuplier noir. Des matériels génétiques adaptés aux conditions pédoclimatiques des différents bassins hydrographiques français sont désormais disponibles pour la réimplantation de ces populations dans le milieu naturel.

ACTIONS DE COMMUNICATION

Le Peuplier noir est une ressource locale de la ripisylve peu sujette à de problèmes pathologiques et entomologiques majeurs. Nous pouvons penser que cette espèce sera encore présente dans les paysages des vallées pendant des décennies au même titre que les saules. Certaines essences comme l'Orme, le Frêne ou l'Aulne présentent une plus grande vulnérabilité face à des éléments

pathogènes majeurs, respectivement vis-à-vis de la graphiose, la chararose et le phytophthora. Ces sensibilités, même si elles ne les font pas disparaître, hypothèquent leur régénération et fragilisent leur développement dans la ripisylve. De plus, et à de très rares exceptions près, le Peuplier noir n'est pas parasité par le gui, ce qui lui confère une longévité accrue (en comparaison avec le Saule blanc, autre arbre de la ripisylve). Ainsi, cette essence de la ripisylve, par la stabilité de ses populations, peut devenir à terme une des « clés de voûte » des futures forêts alluviales.

De par sa diversité visible *in situ*, cet arbre est également un bon modèle pour illustrer la notion de génétique intraspécifique auprès des gestionnaires de milieux riverains en général, notion largement méconnue de ce milieu professionnel. L'exemple le plus simple est d'observer la floraison, grâce à des inflorescences très visibles au printemps :

- cette espèce est dioïque, la notion d'arbre mâle et femelle permettant de différencier distinctement les génotypes et d'estimer facilement la diversité présente ;
- la phénologie de la floraison est très variable entre individus : l'observation de la précocité ou tardiveté de la floraison (à fort déterminisme génétique) permet d'avoir une autre estimation – visible – de la diversité génétique, et ainsi d'appréhender les notions de reproduction sexuée et de brassage génétique.

D'autres actions autour des ressources génétiques du Peuplier noir et de sa valorisation ont été entreprises et sont répertoriées sur le site internet (<http://peupliernoir.orleans.inra.fr>) que nous avons développé : communications scientifiques et techniques, tourisme scientifique, formation de personnel de terrain. Nous pouvons également citer les actions originales du plan « Génome à l'École » centré sur l'étude sur le polymorphisme de l'ADN par 52 lycées français : le Peuplier noir fut le matériel végétal commun pendant les trois années de l'opération (<http://www.sciences.alecole.org/plan-genome-a-lecole-presentation/>).

CONCLUSIONS

Le Peuplier noir est unique : espèce dominante de la ripisylve, caractéristiques biologiques particulières, diversité génétique importante et visible et marqueur de la dynamique d'un fleuve. Cette espèce a repris également de l'intérêt au niveau scientifique par des travaux de recherche nationaux et européens dans des programmes de séquençage de son génome.

La France a pris conscience de son intérêt : qu'elle soit remerciée par le soutien sans faille depuis 1992, au programme de conservation des ressources génétiques, réalisé au sein de la commission des ressources génétiques forestières (CRGF).

Marc VILLAR

UMR 0588 INRA-ONF BioforA
Centre Val de Loire, site d'Orléans
2163 avenue de la Pomme de Pin
CS 40001
ARDON
F-45075 ORLÉANS CEDEX 2
(marc.villar@inra.fr)
(<http://peupliernoir.orleans.inra.fr/>)

Olivier FORESTIER

OFFICE NATIONAL DES FORÊTS
Pôle national des ressources génétiques forestières
Route de Redon
F-44290 GUÉMÉNÉ-PENFAO
(olivier.forestier@onf.fr)

BIBLIOGRAPHIE

- CHAMAILLARD S., 2011. *Efficience d'utilisation de l'eau chez le Peuplier noir : variabilité et plasticité en réponse aux variations de l'environnement*. Université d'Orléans. 188 p. (Thèse de doctorat).
- CHAMAILLARD S., FICHOT R., VINCENT-BARBAROUX C., BASTIEN C., DEPIERREUX C., DREYER E., VILLAR M., BRIGNOLAS F., 2011. Variations in bulk leaf carbon isotope discrimination, growth and related leaf traits among three *Populus nigra* L. populations. *Tree Physiology*, vol. 31, pp. 1076-1087.
- CHENAULT N., ARNAUD-HAOND S., JUTEAU M., VALADE R., ALMEIDA J.-L., VILLAR M., BASTIEN C., DOWKIWI A., 2011. SSR-based analysis of clonality, spatial genetic structure, and introgression from the Lombardy poplar in a natural population of *Populus nigra* L. along the Loire river. *Tree Genetics Genomes*, vol. 7, pp. 1249-1262.
- DOWKIWI A., CHENAULT N., GUERIN V., BOREL C., BASTIEN C., VILLAR M., 2014. Post-pollination paternal reproductive success in *Populus nigra* : a male affair. *Tree Genetics Genomes*, vol. 10, pp. 565-572.
- FAIVRE RAMPANT P., ZAINA G., JORGE V. *et al.*, 2016. New resources for genetic studies in *Populus nigra*: genome wide SNP discovery and development of a 12k Infinium array. *Molecular Ecology Ressources*, vol. 16, pp. 1023-1036.
- GIEC, 2014. *Changements climatiques 2014 : Rapport de synthèse. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat* [Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer]. Genève (Suisse) : GIEC. 161 p.
- GUET J., FABRINI F., FICHOT R., SABATTI M., BASTIEN C., BRIGNOLAS F., 2015. Genetic variation for leaf morphology, leaf structure and leaf carbon isotope discrimination in European populations of black poplar (*Populus nigra* L.). *Tree Physiology*, vol. 35, pp. 850-863.
- NAIMAN RJ., DECAMPS H., McCLAIN M.E., 2005. *Riparia : ecology, conservation and management of streamside communities*. Amsterdam (The Netherlands) : Elsevier. 430 p.
- PIÉGAY H., PAUTOU G., RUFFINONI C., 2003. *Les forêts riveraines des cours d'eau. Écologie, fonctions et gestion*. Paris : IDF. 464 p.
- ROHDE A., STORME V., JORGE V. *et al.*, 2011. Bud set in poplar – genetic dissection of a complex trait in natural and hybrid population. *New Phytologist*, vol. 189, pp. 106-121.
- VAN DEN BROECK A., VILLAR M., VAN BOCKSTAELE E., VAN SLYCKEN J., 2005. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations. *Annals of Forest Science*, vol. 62, pp. 1-6.
- VILLAR M., FORESTIER O., 2009. Le Peuplier noir en France : pourquoi conserver ses ressources génétiques et comment les valoriser ? *Revue forestière française*, vol. LXI, n° 5, pp. 457-466.
- WINTENBERGER C., 2015. *Dynamique fluviale et végétation pionnière à Salicaceae en rivière sablo-graveleuse : étude in et ex situ de la survie des semis durant les stades de la succession biogéomorphologique en Loire Moyenne*. Université de Tours. 355 p. (Thèse de doctorat).
- WINTENBERGER C., RODRIGUES S., BREHERET J.G., VILLAR M., 2015. Fluvial islands: first stage of development from nonmigrating (forced) bars and woody-vegetation interactions. *Geomorphology*, vol. 246, pp. 305-320.

LA FRANCE À LA SAUVEGARDE DU PEUPLIER NOIR : ÉTAT ACTUEL DU PROGRAMME DE CONSERVATION ET DE VALORISATION DES RESSOURCES GÉNÉTIQUES [Résumé]

Le Peuplier noir, espèce emblématique des forêts alluviales, suscite de nouveaux intérêts du fait de ses atouts écologiques et fait l'objet d'un programme national de conservation de ses ressources génétiques depuis 1991, piloté par le ministère de l'Agriculture et de la Pêche. La diversité génétique au sein de cette espèce (2000 individus de 60 populations naturelles) a été évaluée par des caractères adaptatifs mesurés dans des dispositifs expérimentaux de pépinière et par des marqueurs ADN. Les résultats ont permis de créer les premières unités conservatoires (conservation *in situ*, en réserves naturelles), et à terme une collection nationale représentative de la variabilité génétique actuelle (pour une conservation *ex situ* sous forme de populetum). Enfin, ce programme a été valorisé par la création de six variétés (mélange clonal), couvrant la totalité des bassins hydrographiques français, et disponibles chez les pépiniéristes partenaires pour des travaux paysagers et de revégétalisation de berges.

PRESERVATION OF BLACK POPLAR IN FRANCE – CURRENT STATE OF THE CONSERVATION AND DEVELOPMENT PROGRAMME FOR GENETIC RESOURCES [Abstract]

Black poplar, which is the emblematic species for floodplain forests, is attracting new attention due to its ecological benefits and has been the subject matter of a national programme for conservation of its genetic resources since 1991, under the supervision of the Ministry of Agriculture and Fisheries. This species' diversity (2000 individuals in 60 natural populations) was assessed by means of adaptive characters measured under nursery experimental schemes and DNA markers. The results were used to create the first conservation units (*in situ* conservation, in natural reserves) and in the longer run a national collection representative of current genetic variability (for *ex situ* conservation in the form of a populetum). Finally, this programme acquired added value through the breeding of six varieties (clone collection) that cover the full range of French watersheds and are on offer to partner nurseries for the purposes of landscaping and riparian revegetation.
