



HAL
open science

Alisier torminal, alisier blanc, hybrides... Comment s'y retrouver ?

Brigitte Musch, Sylvie Oddou-Muratorio, Laurent Lévêque, Michel Vallance,
Bénédicte Le Guerroué

► To cite this version:

Brigitte Musch, Sylvie Oddou-Muratorio, Laurent Lévêque, Michel Vallance, Bénédicte Le Guerroué. Alisier torminal, alisier blanc, hybrides... Comment s'y retrouver ?. *Rendez-vous Techniques de l'ONF*, 2008, 22, pp.61-67. hal-02659918

HAL Id: hal-02659918

<https://hal.inrae.fr/hal-02659918>

Submitted on 10 Jul 2024

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.

Alisier torminal, alisier blanc, hybrides... comment s'y retrouver ?

L'hybridation entre l'alisier torminal et l'alisier blanc est complexe. Elle est à l'origine de multiples formes d'alisiers hybrides. Comprendre les mécanismes qui sous tendent l'apparition de ces différents hybrides et savoir les distinguer est un enjeu important pour une bonne gestion des ressources génétiques de ces espèces.

A lors que le souci de la préservation de la diversité biologique en forêt oriente de plus en plus les choix et itinéraires techniques du forestier, le cas des espèces interfertiles et de leurs nombreuses formes hybrides conduit à s'interroger sur la stratégie de conservation à adopter. Faut-il favoriser le nombre et la diversité d'hybrides par des mesures de protection *ad hoc*, ou bien favoriser la diversité au sein de chaque espèce parente et contribuer ainsi au maintien du processus d'hybridation et donc à une production continue d'individus hybrides ?

Répondre à ce type de question suppose, après avoir été capable d'identifier les espèces et les formes hybrides, de connaître les mécanismes biologiques conduisant à la production d'hybrides à partir d'espèces distinctes (sens de croisements préférentiels, viabilité et fertilité des hybrides).

Nous illustrerons ce genre de situation à partir du cas de l'hybridation entre l'alisier torminal et l'alisier blanc, grâce aux travaux menés ces dernières années sur ce complexe d'espèces par le conservatoire génétique des arbres forestiers (CGAF) de l'ONF, en collaboration avec d'autres équipes (INRA, CNRS, université Paris XI).

Alisier blanc, alisier torminal : présentation

Sorbus aria (L.) Crantz (alisier blanc)

Arbre atteignant 20 m de hauteur pour 50 cm de diamètre, originaire d'Europe de l'Ouest jusqu'aux rives de la Mer Caspienne. En France on le rencontre dans tous les massifs montagneux jusqu'à environ 1 700 m d'altitude et plus généralement dans une grande moitié est. Indifférent au pH du sol, il exige néanmoins des terres filtrantes.

Espèce hermaphrodite, entomophile et dont la dispersion des graines est assurée par les animaux (oiseaux, mammifères). L'écorce est grisâtre et reste longtemps lisse. Le houppier est plutôt ovoïde ou globuleux. Les rameaux sont brunâtres ou rougeâtres, glabres avec de nombreuses lenticelles. Les bourgeons sont alternes et brun verdâtre ou rougeâtres avec des poils blancs. Les feuilles sont caduques, simples et entières avec une denture irrégulière sur l'ensemble du pourtour du limbe. Elles sont comprises entre 8 et 10 cm de long. Le dessus est vert et le revers est doté d'un dense tomentum blanc. Elles deviennent jaunes en automne. Le pétiole est assez court. Les fleurs sont blanchâtres et disposées en corymbes. Les fruits sont ovoïdes, d'environ 2 cm de diamètre et de couleur rouge orangée.

Sorbus torminalis (L.) Crantz (alisier torminal)

Arbre atteignant 20 m de hauteur pour 70 cm de diamètre voire davantage, dont l'aire s'étend de l'Europe de l'Ouest à l'Asie mineure et jusqu'en Afrique du Nord. En France on le rencontre jusqu'à 1 000 m d'altitude et plus généralement dans une grande moitié est. Il est indifférent à la valeur du pH du sol et pousse indifféremment sur sols drainés à légèrement humides.

Espèce hermaphrodite, entomophile et dont la dispersion des graines est assurée par les animaux (oiseaux, mammifères). L'écorce est grisâtre à roussâtre et se fissure horizontalement. Le houppier est ovoïde puis étalé. Les rameaux sont brunâtres avec de nombreuses lenticelles. Les bourgeons sont alternes et verts avec des liserés bruns. Les feuilles sont longuement pétiolées, caduques, simples et dotées de 5 à 9 lobes finement dentés et d'autant plus larges qu'on se situe à la base du limbe. Elles sont glabres sur les deux faces avec une face supérieure vert foncé et un revers plus clair, comprises entre 5 et 10 cm de long. Elles virent au rouge en automne. Les fleurs sont blanchâtres et disposées en corymbes. Les fruits sont ovoïdes, d'environ 1,5 cm de long, brunâtres et quelque peu verruqueux.

Statut des hybrides

D'un point de vue réglementaire, seul l'hybride *Sorbus latifolia* (Lam.), l'alisier de Fontainebleau, bénéficie en France d'un statut particulier. Reconnu comme taxon à part entière, il figure dans le Livre Rouge de la Flore Menacée de France (Tome 2) et sur la liste des espèces menacées de l'IUCN. Les prospections réalisées par le CGAF dans 42 forêts du Bassin Parisien et du Nord-Est de la France ont permis d'identifier – sur la base de critères de morphologie foliaire et de cytométrie — *Sorbus latifolia* (Lam.) dans 12 d'entre elles ; une seule (Veaugues 18) est excentrée par rapport aux autres qui sont concentrées dans la région de Fontainebleau (Vallance, comm. pers.). Cette étude a permis de mieux définir l'aire de répartition de l'alisier de Fontainebleau et de montrer que cet hybride n'était pas aussi rare qu'on le croit.

Quelques rappels sur les hybrides forestiers

La définition généralement admise d'un hybride est un individu viable, issu du croisement entre deux espèces différentes appartenant à la même famille sur le plan taxonomique. Cet individu présente des caractéristiques des deux espèces parentes. En agronomie, les hybrides sont souvent considérés comme ayant des performances supérieures aux espèces parentes, on parle alors de vigueur hybride. Certains hybrides stables peuvent se reproduire par reproduction sexuée mais la plupart sont stériles.

Les phénomènes d'hybridation existent naturellement dans les populations forestières de fagacées, d'ulmées, de rosacées et de salicacées mais aussi chez les gymnospermes, par exemple entre pin sylvestre et pin à crochets, entre pins noirs ou entre sapins méditerranéens (Fady et Lefèvre, 2004). Si les espèces parentes sont souvent aisément différenciables à partir de critères morphologiques, il existe bien souvent entre ces deux pôles un continuum de formes hybrides qui rend l'identification beaucoup plus hasardeuse. La diversité des formes observées se traduit alors fréquemment par une inflation de descriptions taxonomiques et de noms attribués aux hybrides.

Alisiers hybrides et espèces parentes, comment les reconnaître ?

Nous ne détaillerons pas ici l'abondante littérature et les non moins abondantes listes taxonomiques portant sur les hybrides entre espèces du genre *Sorbus*, et en particulier entre *Sorbus aria* (L.) Crantz et *S. torminalis* (L.) Crantz (voir Drapier 1991 ou Prat et Daniel 1993). Plus de 20 formes présumées intermédiaires entre ces deux taxons ont été décrites par exemple en Hongrie ! En France, on distingue l'alisier de Fontainebleau (*Sorbus latifolia* (Lam.)) des autres alisiers hybrides (*Sorbus confusa* Grembli). L'alisier de Fontainebleau a été décrit dès le 19^e siècle dans le massif de Fontainebleau comme un hybride stable entre l'alisier torminal et l'alisier blanc et il figure sur la liste française de l'IUCN des espèces protégées en raison de son aire de répartition très restreinte.

Différentes méthodes existent pour distinguer les espèces parentes et leurs hybrides. Elles reposent soit sur la description de caractères observables (par exemple la morphologie foliaire) soit sur des approches au niveau cellulaire (comptage du nombre de chromosomes) ou moléculaire (marqueurs génétiques). Nous allons passer en revue ici les résultats obtenus avec trois méthodes différentes, afin de



Feuilles d'alisier blanc



Feuilles d'alisier de Fontainebleau



Feuilles d'alisier torminal

proposer des critères simples pour distinguer les hybrides des espèces pures, en particulier pour l'alisier blanc, voire établir des distinctions fiables parmi les différentes formes d'hybrides.

À partir de la forme des feuilles

Une série de paramètres foliaires (plus d'une dizaine au total : nombre de nervures, angle de nervures, pilosité du pétiole, gaufrage de la feuille...) a été mesurée sur 455 individus appartenant aux espèces pures et à un ensemble de forme hybrides (à raison de 10 feuilles/arbre et 30 arbres par forêt en moyenne) échantillonnés sur plus d'une quarantaine de forêts en France, principalement dans le quart nord-est, où coexistent des hybrides et les deux espèces parentes (figure 1). Ces échantillons ont été ensuite analysés à l'aide du logiciel ALISE développé par J.L. Dupouey.

Cette analyse basée sur la morphologie foliaire permet de séparer clairement les espèces pures entre elles (alisier torminal, groupe distinct de l'alisier blanc) ; en revanche, elle parvient difficilement à séparer les groupes hybrides de l'alisier blanc qui avec qui ils forment un continuum. Des groupes d'hybrides qui avaient été distingués *a priori* par examen visuel n'ont pu l'être par les analyses de formes (figure 2 page 64). On peut noter toutefois que toutes les feuilles appartenant à l'alisier de Fontainebleau et à l'hybride torminaloïdes se distinguent des autres hybrides et se trouvent regroupées au sein du nuage de points. Et, parmi tous les paramètres mesurés sur ces échantillons, le gaufrage de la feuille et l'angle de la première paire de nervure semblent être caractéristiques de l'alisier de Fontainebleau ; aucune autre particularité ne se retrouve aussi marquée au sein des autres hybrides. Cette ana-

lyse révèle également une structuration par forêt : les hybrides se ressemblent plus au sein d'une même forêt qu'entre forêts voisines et certaines formes hybrides ne sont présentes que dans quelques forêts.

À partir du contenu des cellules en ADN

Nous avons essayé de distinguer les hybrides par leurs chromosomes, en recourant à la cytométrie de flux. Cette méthode per-

met de mesurer le niveau de ploïdie d'une espèce, c'est-à-dire le nombre d'exemplaires de chaque lot de chromosomes présents dans les noyaux cellulaires. La plupart des espèces végétales possèdent deux exemplaires homologues de chaque chromosome : elles sont dites diploïdes (2N, N étant le nombre de chromosomes différents). Dans le cas des *Sorbus* étudiés les espèces pures s'avèrent effectivement diploïdes (2N chromosomes = 34)

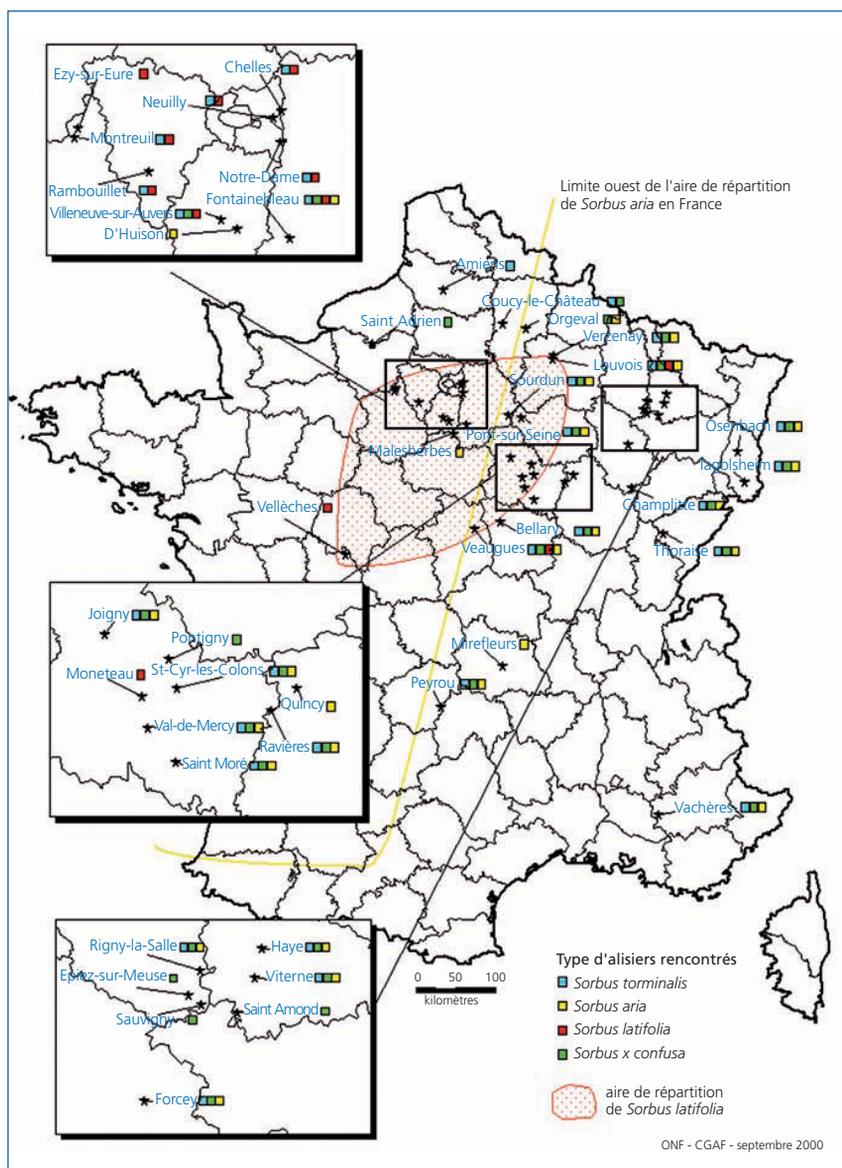


Fig. 1 : répartition géographique des forêts échantillonnées pour l'étude de la morphologie foliaire

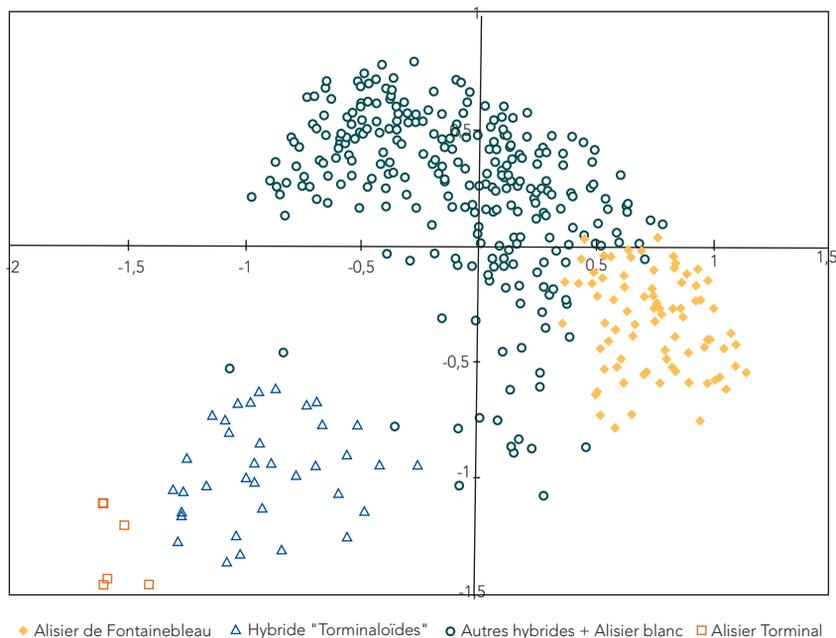


Fig. 2 : analyse factorielle de correspondance entre les différents types morphologiques d'alisiers hybrides et les espèces parentes

Comment se forment les hybrides et comment se maintiennent-ils ?

Le croisement entre alisier blanc et alisier tormal donne divers types d'hybrides

Des croisements contrôlés menés par le CGAF ont permis de réaliser l'hybridation entre alisier tormal et alisier blanc dans les deux sens et entre l'alisier de Fontainebleau et les espèces pures avec obtention de semis viables.

Le niveau de ploïdie des alisiers hybrides s'explique, pour les formes 3N et 4N, par une non-réduction du nombre de chromosomes dans les gamètes des parents, qui restent 2N au lieu de devenir 1N (figure 3). Les formes triploïdes (la plupart des hybrides) sont obtenues par croisement d'un gamète réduit avec un gamète non réduit, alors que les formes tétraploïdes (alisier de Fontainebleau) sont obtenues à partir du croisement de deux gamètes non réduits. La non-réduction des gamètes est plus fréquente chez l'alisier blanc (Nelson-Jones et al. 2002) que chez l'alisier tormal.

La plupart des hybrides ne se reproduisent pas ou peu par voie sexuée classique

Outre la reproduction végétative (drageonnage), il est dit depuis longtemps dans la littérature botaniste (Liljefors 1955) que les alisiers hybrides sont capables de pratiquer un mode de reproduction uni-parental, au cours duquel seul le matériel nucléaire femelle participe au génotype (phénomène d'apomixie maternelle). Le pollen n'intervient dans la reproduction que pour initier la multiplication cellulaire de l'ovule. L'arbre produit alors des graines qui sont viables mais qui sont la copie du génome maternel. Nous avons conduit diverses observations et expériences pour évaluer l'importance de la reproduction sexuée et de la reproduction par apomixie chez différents types d'hybrides.

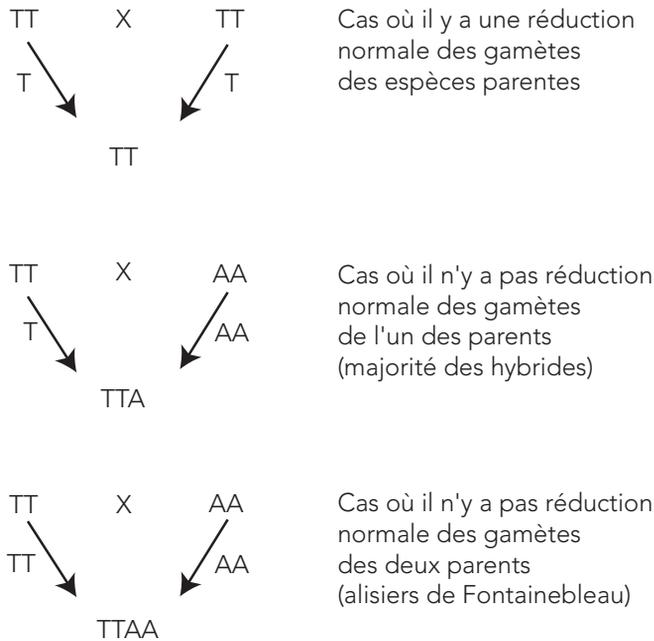
même si dans la littérature il a été reporté des cas d'alisier blanc avec un niveau de ploïdie supérieur (Nelson-Jones et al. 2002). Par contre, les individus hybrides de notre étude présentent des niveaux de ploïdie variables avec 3 (3N, triploïdie), 4 (4N, tétraploïdie) voire exceptionnellement 5 (5N, pentaploïdie) exemplaires homologues de chaque chromosome. Dans notre échantillon, nous n'avons pas mis en évidence d'hybride de type 2N. La plupart des hybrides sont triploïdes y compris les hybrides tormaloïdes, mais l'alisier de Fontainebleau est indiscutablement tétraploïde. Les mesures de cytométrie de flux ont été complétées par des comptages de chromosomes qui confirment les résultats précédents. Ces mesures corroborent les résultats obtenus avec les études de morphologie foliaires mais ne permettent pas de subdiviser la nébuleuse des hybrides sauf la place à part de l'alisier de Fontainebleau.

À partir de la forme du grain de pollen

Des mesures effectuées sur des grains de pollen différencient également le groupe des hybrides des espèces parentes. Les hybrides ont des grains de pollen de taille supérieure à celle du pollen de l'alisier blanc et de l'alisier tormal, et ils possèdent 4 ouvertures (zones plus fragiles qui facilitent le passage du tube pollinique) contre 3 pour les espèces parentes. Mais dans ce cas, nous n'avons pas pu distinguer l'alisier de Fontainebleau des autres hybrides.

En résumé, nous pouvons dire que caractères morphologiques et chromosomiques permettent de reconnaître les espèces parentes (alisier tormal et blanc) des formes hybrides. Mais au sein des hybrides, il existe un continuum de morphotypes foliaires et un niveau de ploïdie supérieur à celui des parents, dont l'alisier de Fontainebleau se détache (tétraploïdes avec gaufre et angle de la première paire de nervures caractéristiques).

A - Mécanisme de création des espèces diploïdes, des hybrides triploïdes et tétraploïdes



B - Exemple de mécanisme de reproduction des individus tétraploïdes

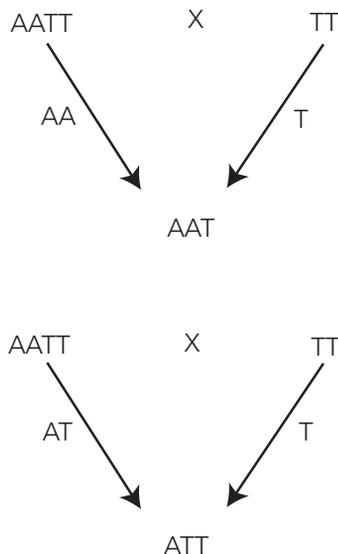


Fig. 3 : mécanisme de formation des hybrides

TT = génome alisier torminal, AA = génome alisier blanc, TAA : génome d'alisier hybride triploïde de type confusa, TTAA : génome d'alisier hybride tétraploïde de type Fontainebleau

Nos expériences ont montré qu'il y avait très peu de pollen viable et capable de « germer » issu d'hybrides 3N ce qui est aussi corroboré par les études de Chester *et al.* (2007). Les alises récoltées en forêt sur des individus hybrides 3N génétiquement différents ont été semées et étudiées. L'analyse en cytométrie de flux a montré que les descendance étaient triploïdes et les marqueurs génétiques (microsatellites) que les descendants d'une même mère avaient son génotype. Il semble donc que les individus d'alisier hybride 3N se reproduisent par apomixie, sans fécondation. En revanche, les hybrides tétraploïdes (alisier de Fontainebleau) peuvent produire du pollen viable et des fruits contenant des graines viables. Nos analyses montrent que ces graines résultent souvent d'apomixie, mais qu'une reproduction sexuée est possible, même si elle est rare, et peut aboutir à former aussi de nouveaux hybrides (figure 3B). Les croisements contrôlés que nous avons faits montrent que l'on peut obtenir des descendance aussi bien avec l'alisier blanc que l'alisier torminal avec du pollen d'alisier de Fontainebleau. La morphologie foliaire de ces descendance est très variable (du morphotype alisier blanc à celui d'alisier torminal).

En résumé, sur la base de nos observations et de la littérature, nous pouvons distinguer deux cas :

- les alisiers hybrides triploïdes apparaissent comme un cul-de-sac évolutif ; ils sont formés par un événement de reproduction initial entre alisier blanc et alisier torminal, et peuvent éventuellement se maintenir par drageonnage, et par apomixie ;
- les alisiers de Fontainebleau (tétraploïdes) peuvent produire des graines viables par reproduction sexuée et apomixie. Ces graines sont alors nécessairement des hybrides de différents types issus de croisements entre hybrides tétraploïdes ou avec les espèces pures.

L'hybridation peut-elle affecter le patrimoine génétique des espèces parentes ?

L'étude de ces hybrides ainsi que des espèces parentes issues des mêmes forêts montre que l'on a très peu de type morphologique d'alisier torminal avec un haplotype (génotype chloroplastique d'un organisme haploïde) d'alisier blanc. Ce qui prouve que l'hybridation entre les deux espèces parentes ne va pas jusqu'à l'introgession d'une espèce par l'autre contrairement à ce qui a été montré chez les chênes blancs. Il n'y a pas ou très peu d'échange de gènes entre les alisiers hybrides et les alisiers torminals à cause de la prédominance des formes triploïdes. Par contre, on peut avoir des graines hybrides en faible quantité sur les espèces pures lorsqu'elles coexistent au sein d'un même massif ou avec l'alisier de Fontainebleau.

Est-ce qu'il existe une supériorité des formes hybrides ?

Chez beaucoup de plantes (en particulier les plantes de grande culture), on observe une augmentation des capacités (rendement) et/ou de la vigueur chez les hybrides par rapport aux parents.

Les mesures de croissance annuelle en hauteur (sur 3 années) réalisées sur 3 213 plants d'alisiers hybrides issus de graines récoltées à l'automne 1997 dans 14 forêts du Bassin Parisien et des départements limitrophes montrent (figure 4) que les hybrides – alisier de Fontainebleau inclus — ne se distinguent pas des espèces pures par une vigueur particulière (pas d'effet hybride). En revanche, même si au sein des hybrides les forêts de l'Yonne présentent une croissance infé-

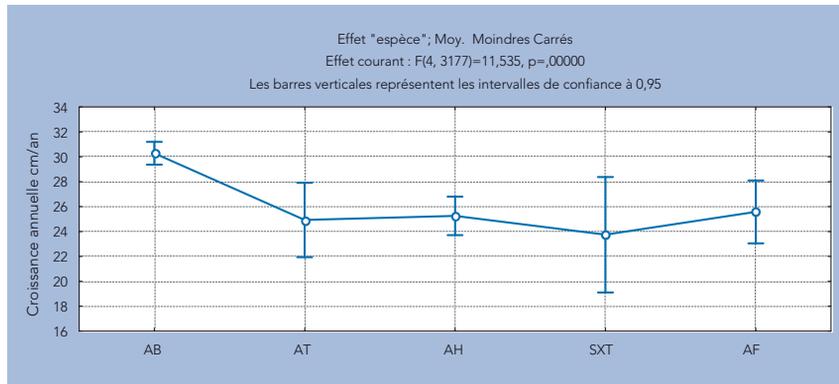


Fig. 4 : croissance annuelle moyenne en hauteur (3 années de mesure) de plants d'espèces pures et d'hybrides (Données CGAF L. Lévêque, non publiées)

AB : alisier blanc, AF : alisier de Fontainebleau, AH : alisier hybride, AT : alisier torminal, SXT : alisier torminaloïdes.

rieure aux autres provenances, aucune relation entre proximité géographique au lieu d'expérimentation et la vigueur n'a pu être mise en évidence.

Où peut-on retrouver les différents types d'hybrides ?

En pratique, la quasi-totalité des alisiers hybrides trouvés dans les forêts de l'Est et du sud du Bassin Parisien est de type triploïde. Il y aura des phénomènes d'hybridation régulièrement, en faible quantité, dans ces forêts tant qu'il y aura présence des deux espèces parentes. Leur reproduction étant de type clonal, ces hybrides ne peuvent évoluer et s'adapter aux changements climatiques. Ils peuvent être considérés comme des culs de sac évolutifs. Le gestionnaire peut toutefois en maintenir en forêt à titre d'enrichissement sachant qu'ils ne participeront que peu à la régénération naturelle (voir article sur la sylviculture de l'alisier torminal dans le prochain numéro de RDVT).

Par contre dans un certain nombre de forêts du Bassin Parisien et du Centre, on rencontre des alisiers de Fontainebleau parfois en mélange avec d'autres hybrides. L'alisier de Fontainebleau étant capable de reproduction sexuée,

on peut penser qu'il y apparaît régulièrement de nouveaux hybrides de différentes formes. Le gestionnaire peut agir en faveur des alisiers de Fontainebleau de la même manière que pour les espèces pures afin de maintenir leur présence au sein des massifs qui les hébergent.

Conclusion

Dans le genre *Sorbus*, la formation continue d'hybrides par croisements entre espèces parentes ne se traduit pas par la création de véritables espèces nouvelles (spéciation) et les hybrides qui apparaissent ne présentent aucun avantage évident qui leur permettrait de supplanter leurs parents. Le maintien d'une diversité élevée au sein du complexe d'espèces repose donc sur le maintien de la diversité existant au sein de chacune des espèces parentes. Mieux connaître cette diversité constitue un prérequis indispensable permettant de raisonner les actions de gestion assurant sa préservation sur le long terme.

On peut considérer au vu de nos résultats que l'alisier de Fontainebleau est bien un hybride particulier aussi bien du

point de vue de la morphologie foliaire (gaufrage des feuilles et l'angle entre la première paire de nervure) que du point de vue du nombre des chromosomes (4N). Toutefois, on ne peut pas considérer que l'alisier de Fontainebleau constitue une espèce au même titre que les alisiers blanc et torminal si on se réfère à son mode de reproduction, essentiellement par apomixie, et au fait que sa descendance ne soit pas exclusivement de l'alisier de Fontainebleau. Cette étude a aussi permis de mettre en évidence de nouvelles localisations d'alisier de Fontainebleau hors du massif forestier de Fontainebleau et d'affiner la carte de répartition des hybrides. Celle-ci sera utile afin d'éviter de récolter sur des alisiers torminals des semences hybrides et de commercialiser cette graine hybride sous l'appellation alisier torminal.

Brigitte MUSCH

ONF, Conservatoire génétique des arbres forestiers
Orléans
brigitte.musch@onf.fr

Sylvie ODDOU-MURATORIO

INRA, Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes
Avignon
sylvie.oddou@avignon.inra.fr

Laurent LÉVÈQUE

ONF, DT Ile-de-France - Nord-Ouest
Agence haute Normandie
laurent.leveque@onf.fr

Michel VALLANCE

Conseil général de l'Essonne
Direction de l'Environnement
mvallance@cg91.fr

Bénédicte LE GUERROUE

ONF, Conservatoire génétique des arbres forestiers
Orléans
benedicte.leguerroue@onf.fr

Remerciements

Les auteurs remercient vivement l'ensemble des personnels techniques qui a participé à la récolte d'échantillon et à la sécherie de la Joux qui a digitalisé l'ensemble des feuilles.

Bibliographie

CHESTER M., COWAN R.S., FAY M. F., RICH T. C.G., 2007. Parentage of endemic *Sorbus* L. (Rosaceae) species in British Isles : evidence from plastid DNA. *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. 154, pp. 291-304

DRAPIER N., 1991. A propos de la protection de l'alisier de Fontainebleau et des essences forestières en général. *Revue Forestière Française*, vol. 43, n° 6, pp. 501-506

FADY B., LEFEVRE F., 2004. Exotique et hybridation : les risques liés à la pollution génétique. *Rendez-vous techniques de l'ONF, hors-série n°1 « diversité génétique des arbres forestiers »*, pp. 24-33

LILJEFORS A., 1955. Cytological studies in *Sorbus*. *Acta Horti Bergiani*, vol. 17, pp. 47-113

NELSON-JONES E.B., BRIGGS D., SMITH A.G., 2002. The origin of intermediate species of the genus *Sorbus*. *Theoretical Applied Genetics*, vol. 105, pp. 953-963

MURATORIO S., 2002. Impact des processus démographiques et spatiaux sur la diversité génétique des arbres forestiers. Le cas d'une espèce disséminée, l'alisier torminal (*Sorbus torminalis* L. Crantz). Thèse de l'ENGREF. 97 p.

PRAT D., DANIEL C., 1993. Variabilité génétique de l'alisier terminal et du genre *Sorbus*. *Revue Forestière Française*, vol. 45, n° 3, pp. 216-229