



**HAL**  
open science

## Un effet papillon dans les peupleraies françaises : les répercussions d'un contournement de résistance sur les méthodes de sélection variétale

Bénédicte Fabre, Catherine Bastien, Claude Husson, Benoit Marçais, Pascal Frey, Fabien Halkett

### ► To cite this version:

Bénédicte Fabre, Catherine Bastien, Claude Husson, Benoit Marçais, Pascal Frey, et al.. Un effet papillon dans les peupleraies françaises : les répercussions d'un contournement de résistance sur les méthodes de sélection variétale. *L'immunité des plantes. Pour des cultures résistantes aux maladies*, Editions Quae, pp.329-339, 2021, 9782759232338. hal-03324138

**HAL Id: hal-03324138**

**<https://hal.inrae.fr/hal-03324138>**

Submitted on 23 Aug 2021

**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.

# Un effet papillon dans les peupleraies françaises : les répercussions d'un contournement de résistance sur les méthodes de sélection variétale

Auteurs : Bénédicte Fabre<sup>1</sup>, Catherine Bastien<sup>2</sup>, Claude Husson<sup>3</sup>, Benoît Marçais<sup>1</sup>, Pascal Frey<sup>1</sup> et Fabien Halkett<sup>1</sup>

## Affiliations :

<sup>1</sup> Université de Lorraine, INRAE, 54000, Nancy, France

<sup>2</sup> INRAE, 45075, Orléans, France

<sup>3</sup> Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation - DGAL - Département de la santé des forêts, F-75015 Paris, France

## Citation :

Fabre B., Bastien C., Husson C., Marçais B., Frey P., and Halkett F. (2021). Un effet papillon dans les peupleraies françaises : les répercussions d'un contournement de résistance sur les méthodes de sélection variétale. *In: L'immunité des plantes. Pour des cultures résistantes aux maladies* (pp. 329–339). Editions Quae.

## 1- Introduction : Un pathosystème chargé d'histoire

Le peuplier est un arbre pérenne appartenant à la famille des Salicacées et au genre *Populus*. Les peupleraies françaises sont conduites en futaies monoclonales régulières, à courte révolution (15 à 20 ans). Les peupliers cultivés sont principalement issus d'hybrides impliquant trois espèces pour bénéficier d'un effet d'hétérosis : le peuplier noir *Populus nigra* (espèce eurasiatique) et deux espèces nord-américaines *P. deltoides* et *P. trichocarpa*. On distingue ainsi les hybrides euraméricains (*P. deltoides* x *P. nigra*) et les hybrides interaméricains (*P. deltoides* x *P. trichocarpa* ou l'inverse) (Bastien *et al.*, 2004). Plus rarement des cultivars d'espèce pure sont plantés. Les peupliers étant propagés par multiplication végétative, on emploie couramment le terme de « clone » pour un génotype particulier et le terme « cultivar » dans le cas de clone commercialisé.

En France, les peupleraies cultivées s'étendent sur 192 000 ha. Elles représentent un volume de bois sur pieds de 29 millions de m<sup>3</sup>, pour un accroissement annuel de 2,2 millions de m<sup>3</sup> (chiffres FCBA, 2018). La France est le premier producteur européen de bois de peuplier et le deuxième mondial après la Chine.

La rouille du peuplier est une maladie foliaire, causée en France par deux espèces de champignon : *Melampsora larici-populina* (plus fréquente dans la moitié nord de la France) et *Melampsora allii-populina* (plus fréquente dans la moitié sud de la France). La rouille à *M. larici-populina* est la plus dommageable pour le peuplier : la perturbation de la photosynthèse due au développement du champignon dans les feuilles entraîne des réductions de croissance et peut conduire dans le cas de jeunes arbres à la mort. *Melampsora larici-populina* est un champignon pathogène majeur du peuplier contre lequel les améliorateurs développent de nouvelles stratégies de sélection (Bastien *et al.*, 2004). Le développement de cultivars suffisamment résistants pour éviter les pertes de croissance est d'autant plus crucial que la réglementation interdit l'emploi des fongicides sur les arbres forestiers.

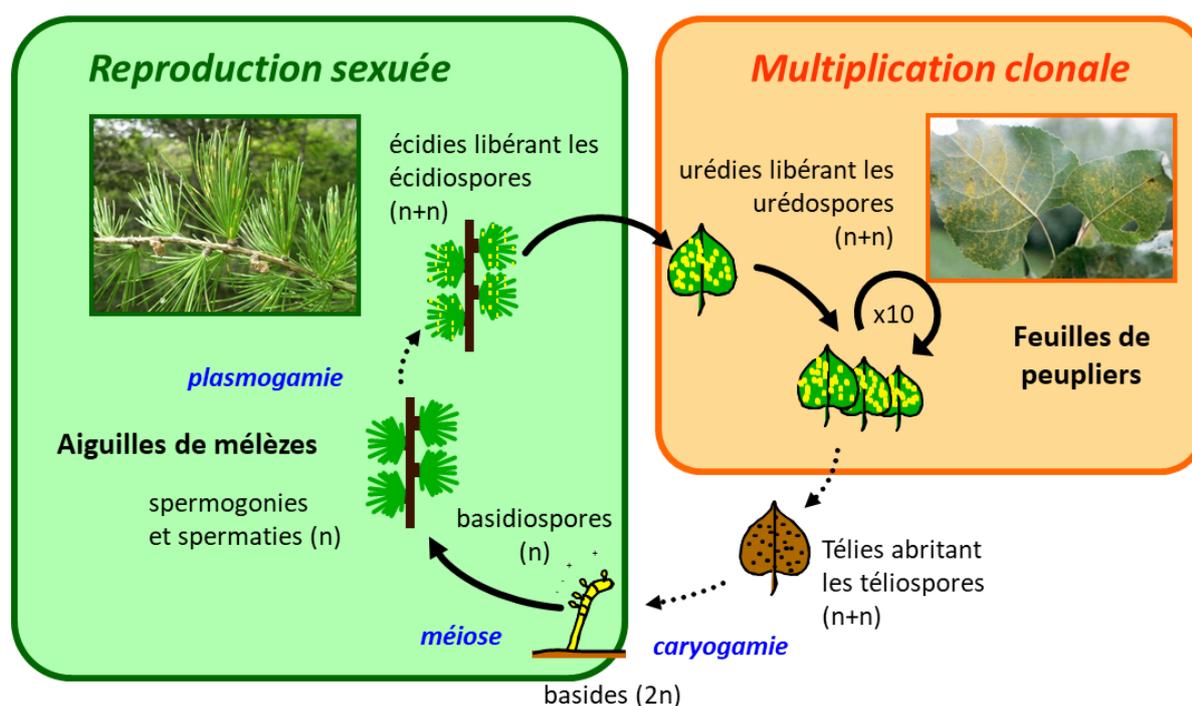
#### Début de l'encadré : Un mode de vie particulier

*Melampsora larici-populina* est un champignon basidiomycète de l'ordre des Pucciniales. Comme tous les agents de rouilles, il s'agit d'un organisme biotrophe obligatoire, c'est-à-dire qu'il ne colonise que des tissus vivants de ses hôtes. Il n'est donc pas cultivable sur milieu synthétique. En revanche les spores issues de la phase asexuée du cycle sont très résistantes. Elles peuvent ainsi être conservées à -80°C pendant plusieurs dizaines d'années. Ceci permet d'établir des collections historiques d'isolats figés au niveau génétique, ce qui est un atout considérable pour les analyses rétrospectives (Persoons *et al.*, 2017).

Comme de nombreuses Pucciniales (par exemple l'agent de la rouille noire du blé), *M. larici-populina* possède un cycle de vie complexe (figure 1) qui nécessite la présence de deux plantes hôtes phylogénétiquement éloignées. Un tel cycle de vie est appelé hétéroïque. Ainsi, au cours d'une année, *M. larici-populina* alterne entre une phase de multiplication strictement asexuée sur peuplier (hôte sauvage *Populus nigra*, ou hôte cultivé) qui cause les épidémies, et une phase de reproduction sexuée sur mélèze (*Larix* spp.). Cette étape de reproduction sexuée ne s'effectue qu'entre isolats de signes sexuels opposés (*M. larici-populina* est hétérothallique). Cette alternance d'hôtes, obligatoire, associée au caractère hétérothallique, augmente encore le brassage génétique généré par la reproduction sexuée (Barrès *et al.*, 2012).

#### Fin de l'encadré

## Cycle de vie de *Melampsora larici-populina*



D'après Frey et Pinon, 2004

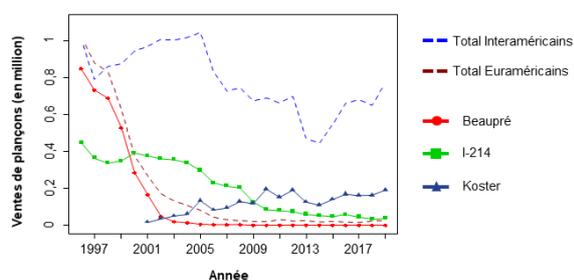
**Figure 1 : Cycle de vie de *Melampsora larici-populina*.** Le cycle de vie de la rouille du peuplier commence à l'automne par la caryogamie (fusion des deux noyaux présents dans la forme de survie hivernale, les téliospores), suivie de la première phase de la méiose. Le cycle est ensuite bloqué pendant tout l'hiver. Au printemps suivant, la méiose se poursuit et les téliospores émettent des basides qui produisent des basidiospores haploïdes, organisées en tétrades, possédant les deux signes sexuels. Ces basidiospores sont disséminées à faible distance par le vent et infectent les jeunes aiguilles de mélèze au moment du débourrement. Ces formes d'infection haploïdes génèrent les gamètes (spermogonies puis spermaties) qui ne fusionnent que s'ils sont de signes sexuels opposés. Le mycélium dicaryotique résultant de la plasmogamie (fusion des deux cytoplasmes mais pas des noyaux) forme alors une fructification sur l'aiguille de mélèze, l'écidie, qui produit des écidiospores dicaryotiques capables d'infecter le peuplier. S'en suit la phase épidémique *sensu stricto* pendant laquelle le champignon toujours sous forme dicaryotique infecte les feuilles de peuplier et produit au bout d'une semaine environ des lésions sporulantes (les urédies). Chaque urédie produit entre 500 et 3000 urédospores par jour (Dowkiw *et al.*, 2003). Si les conditions météorologiques sont propices au développement du champignon, une dizaine de cycles de multiplication asexuée peuvent se succéder pendant l'été. A l'automne, le champignon entre en dormance et forme, à partir des urédies présentes sur les feuilles infectées, des téliospores incrustées dans des lésions indurées (les télies) qui hivernent dans les feuilles mortes. Dans la figure, la lettre « n » correspond au nombre de base de chromosomes.

Les années 1970-1975 ont vu le succès commercial d'un petit nombre de cultivars hybrides interaméricains fortement apparentés, en raison de leur immunité totale à la rouille à *M. larici-populina* et de leur potentiel de croissance inégalé jusque-là. Chez ces peupliers hybrides, la résistance qualitative est héritée du parent américain *P. deltoides* (Lefèvre *et al.*, 1994). S'agissant de la résistance d'un hôte qui n'a pas co-évolué avec cet agent pathogène, on parle de résistance exaptée. Il n'y a pas de résistance qualitative connue chez l'espèce européenne *P. nigra* (Pinon & Frey, 2005). En revanche, il existe une importante variabilité pour le niveau de résistance quantitative.

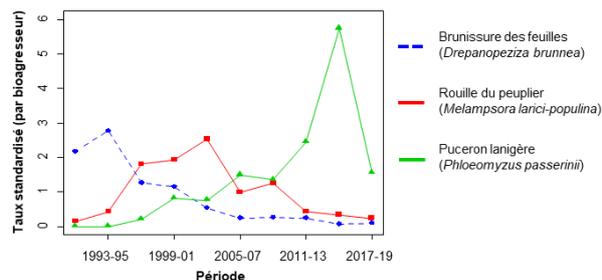
En 1994, la populiculture française a subi un événement majeur : l'apparition chez *M. larici-populina* de la virulence vis-à-vis de la résistance R7, portée par plusieurs cultivars d'obtention belge. Les individus de *M. larici-populina* porteurs de la virulence 7 (que nous abrègerons 'Vir7') ont notamment acquis la capacité à infecter un cultivar de peuplier à fort succès commercial : le cultivar interaméricain 'Beaupré', qui représentait au moment du contournement plus de 60% des plants de peupliers vendus en France et jusqu'à 80% des nouvelles plantations en Picardie (Pinon & Frey 2005). Malheureusement, une fois la résistance qualitative contournée, ce cultivar s'est montré immédiatement extrêmement sensible à la rouille, révélant ainsi la quasi absence de résistance quantitative efficace contre ces nouveaux isolats Vir7. En moyenne, cette maladie a engendré sur le cultivar 'Beaupré' une perte de croissance d'environ 30%. A la faveur de conditions climatiques propices au développement du champignon, des épidémies drastiques se sont développées notamment en 1997 et en 1999 (figure 2.2). Les pertes de croissance se cumulant, la profession, appuyée d'une politique active du Ministère de l'Agriculture en charge de la réglementation sur le déploiement de variétés, a rapidement recommandé un arrêt de la commercialisation de 'Beaupré'. Ce cultivar « phare » des années 1990 a donc vu ses chiffres de vente fortement diminuer pour complètement disparaître des pépinières de production (figure 2.1).

Plus la population d'une plante hôte est vaste et homogène, plus les isolats virulents et agressifs envers cette population se multiplient. Dans le cas du peuplier, ce phénomène est accru du fait de sa nature pérenne (Xhaard *et al.*, 2011). Ainsi, la popularité du cultivar 'Beaupré' a nettement joué en défaveur de son état sanitaire, les isolats Vir7, adaptés au cultivar 'Beaupré', ayant colonisé l'ensemble du territoire français en 5 ans (figure 2.3).

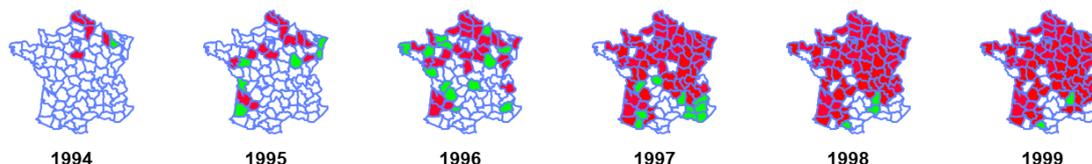
**1- Evolution temporelle des ventes de plançons de peuplier (données du Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation)**



**2- Evolution temporelle des mentions de bioagresseurs sur peuplier (données du Département de la Santé des Forêts)**



**3- Suivi spatio-temporel de la localisation d'isolats Vir7**



**Figure 2 : Suivi des populations de *Melampsora larici-populina* lors du contournement de la résistance R7 et conséquences populicoles.** 1/ Evolution temporelle des ventes de plançons (tiges sans racines d'environ 4 m de long) de 1996 à 2019, illustrant la prédominance initiale du cultivar interaméricain 'Beaupré' (en vert) puis la chute rapide de sa vente suite au contournement de sa résistance en 1994.) 2/ Evolution temporelle des mentions de bioagresseurs sur peuplier. On observe une 1<sup>ère</sup> crise sanitaire en 1995-1999 due au champignon pathogène *Drepanopeziza brunnea*, anciennement nommé *Marssonina brunnea* qui cause la brunissure des feuilles (en bleu), notamment dans le sud-ouest de la France sur le cultivar 'I-214'. Puis ce sont les mentions de rouilles du peuplier (en rouge) qui augmentent à partir de 1995, suite au contournement de la résistance R7 du cultivar 'Beaupré'. Après un pic en 2003 les mentions de rouille diminuent, en réponse aux changements de pratiques culturales (plantations d'hybrides euraméricains majoritairement). Une dernière crise sanitaire est observée depuis 2005 avec des attaques massives de pucerons lanigères (en vert) qui culminent en 2016. 3/ Suivi spatio-temporel de la dispersion des isolats Vir7 de 1994 (date du contournement de la résistance R7) à 1999 : en rouge, les départements où des isolats Vir7 ont été détectés; en vert, les départements où aucun isolat Vir7 n'a été détecté ; en blanc, les départements où aucun échantillon n'a été analysé.

Les dégâts engendrés par *M. larici-populina* suite aux contournements successifs des résistances qualitatives des peupliers interaméricains par les individus Vir7 et Vir8 a conduit la profession à revenir vers d'autres types d'hybrides de peuplier, notamment euraméricains (figure 2.1). Ainsi les hybrides interaméricains vendus par les pépiniéristes ne sont aujourd'hui représentés que par un seul cultivar ('Raspalje') dont la vente de plançons représente à peine plus de 1,5% du marché. Une catastrophe équivalente liée à la surreprésentation d'un seul cultivar de peuplier ('I-214') est survenue à partir de 2004 avec l'extension des attaques du

puceron lanigère *Phloeomyzus passerinii*, qui a entraîné des mortalités encore plus rapides et touchant cette fois-ci des plantations matures (figure 2.2).

Afin de ne plus reproduire de telles catastrophes économiques pour la filière populiicole, des mesures concrètes ont été prises au travers du règlement technique français d'admission de clones de peuplier destinés à la production. Ainsi, lors de sa révision en 2013, ce règlement a imposé :

- l'absence de résistance totale à *M. larici-populina* chez les clones de peuplier. Les clones de peuplier peuvent posséder des résistances qualitatives, mais elles doivent être obligatoirement contournées ;
- une sensibilité réduite garantissant une perte de croissance limitée, ce qui nécessite d'évaluer la résistance quantitative de ces clones, mais aussi leur tolérance aux attaques mesurées par des pertes de croissance.

Cette interdiction stricte du déploiement de cultivars à résistance qualitative non contournée semble contre-intuitive au premier abord. Elle constitue une spécificité du modèle peuplier, où le mode de culture pérenne empêche le remplacement rapide des cultivars et où le nombre de résistances qualitatives (héritées de l'espèce *P. deltoides*) semble limité, alors que ce type de remplacement est courant dans le cas des variétés de blé résistantes aux rouilles ou de laitue résistantes à l'oomyète *Bremia lactucae* (chapitre 11).

## 2- Les conséquences du contournement de la résistance R7 sur l'évolution des populations de *Melampsora larici-populina*

Le contournement de la résistance R7 a constitué un évènement sélectif majeur pour les populations de *M. larici-populina*. Le déploiement important des cultivars de peuplier porteurs de cette résistance (notamment 'Beaupré') dans le nord de la France a exercé une énorme pression de sélection au moment du contournement (Xhaard *et al.*, 2011). Les individus Vir7 étant seuls capables d'infecter ces peupliers, ils se sont ainsi multipliés sans contrainte sur de vastes étendues. Cet évènement a très fortement impacté l'histoire évolutive de cet agent pathogène, dont les stigmates sont encore observables à l'heure actuelle.

En parallèle de la diffusion de la virulence 7 sur tout le territoire français (figure 2.3), les individus Vir7 ont rapidement augmenté en fréquence dans les populations du nord de la France jusqu'à arriver à la quasi fixation de la virulence 7 en quelques années (par exemple 100% des individus sont Vir7 en moins de quatre ans à Nancy ; figure 3.1). Même si à l'heure actuelle il y a de moins en moins de cultivars porteurs de la résistance R7 dans le paysage, ce qui relâche la pression de sélection, la fréquence d'individus Vir7 peine à diminuer. En

outre, l'émergence de la virulence 7 s'est accompagnée d'une augmentation très nette des fréquences des virulences 1, 3, 4 et 5. Ces virulences, présentes par hasard dans le fond génétique des premiers individus Vir7, ont été entraînées lors de l'évènement de sélection (Persoons *et al.*, 2017). En conséquence, le nombre moyen de facteurs de virulence portés par les isolats de rouille du peuplier est passé de 2,5 à 4,5 en cinq ans seulement (soit un gain moyen de deux facteurs de virulence sans compter la virulence 7). Dans un deuxième temps, suite aux évènements de recombinaison et d'un phénomène de purge des virulences inutiles le nombre moyen de facteur de virulence régresse lentement (figure 3.1). Heureusement, il semblerait qu'aucun caractère quantitatif lié à l'agressivité des isolats n'ait augmenté sensiblement suite à ce contournement.

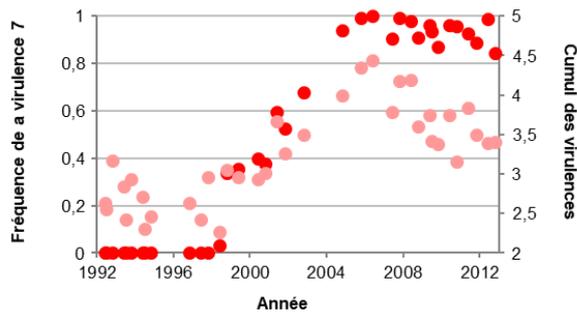
Les conséquences de ce contournement vont au-delà de l'évolution des phénotypes de virulence et ont aussi et surtout impacté très largement et durablement la structure génétique des populations de *M. larici-populina*. Ainsi, un seul groupe génétique prédomine actuellement dans le nord de la France (figure 3.2). Ce groupe génétique est constitué principalement d'individus Vir7, quel que soit l'hôte sur lequel ils sont prélevés. L'hégémonie de ce groupe génétique résulte de la diffusion massive d'un même cultivar de peuplier sur le territoire français, en particulier dans la moitié nord. Mais la diffusion de la virulence 7 (et du groupe génétique associé) va au-delà d'un balayage sélectif classique pour lequel les individus restent adaptés localement. Ici le groupe génétique contournant R7 est présent aussi bien sur des peupliers porteurs de la résistance R7 que sur des peupliers sensibles (y compris sur l'hôte sauvage *P. nigra*, Xhaard *et al.*, 2011) dans toute la moitié nord de la France (figure 3.2). Ce phénomène particulier, appelé la submersion génique, a été rendu possible par les forts flux de gènes qui caractérisent cet agent pathogène. En effet, la rouille du peuplier cumule des capacités évolutives favorables au contournement des résistances (voir les chapitres 10 et 11). En plus d'une dispersion aérienne à longue distance des spores de rouille et de leur grande capacité de survie, leur cycle de vie avec alternance d'hôtes obligatoire force tous les individus à recombiner entre eux, indépendamment du cultivar sur lequel ils ont été sélectionnés pendant la phase épidémique sur peuplier. Les premiers individus Vir7 se sont multipliés rapidement sur les cultivars R7 comme 'Beaupré', bénéficiant de la multiplication clonale pendant l'été. Puis ces individus se sont mélangés avec tous les autres génotypes au moment de la reproduction sexuée sur mélèze. Le poids démographique des individus Vir7, associé à la dizaine de cycle de multiplication asexuée (figure 1), a rapidement été considérable et ils ont surpassé numériquement les individus avirulents Avr7, ce qui a permis de fixer génétiquement les populations de rouille partout et en très peu de temps. Une analyse rétrospective d'une collection historique d'isolats illustre ce phénomène. Le groupe contournant R7 a bien émergé lors du contournement de la résistance R7 en 1994 et les



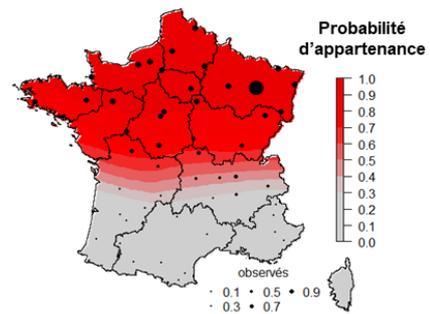
premiers individus Vir7 (collectés sur 'Beaupré') sont génétiquement indissociables des populations contemporaines (Persoons *et al.*, 2017). Si on remonte dans le temps, un groupe génétique différent préexistait aux mêmes endroits avant le contournement. Constitué d'individus Avr7, ce groupe s'est éteint en moins de quatre ans au profit du groupe contournant R7 (figure 3.3). Contrairement à d'autres systèmes biologiques qui favorisent l'adaptation locale (comme pour la tavelure du pommier, pour laquelle la reproduction sexuée a lieu dans les tissus du pommier sensible), dans le cas de la rouille du peuplier, il ne peut pas y avoir maintien au cours du temps d'une structure génétique dépendant des peupliers sensibles et résistants, car la reproduction sexuée se déroule sur un autre hôte et force ainsi le brassage génétique. Ici les populations précédemment adaptées aux hôtes sensibles ont été complètement remplacées par les populations Vir7, et aucun retour en arrière n'est possible.

Les populations de *M. larici-populina* ont donc subi un balayage sélectif sans précédent et celui-ci a laissé des traces visibles dans leur génome. En comparant les génomes d'individus Vir7 et Avr7, une région particulière se caractérise par une très forte différenciation et un déséquilibre très net des fréquences alléliques au profit de rares variants, signes d'une sélection positive cohérente avec un contournement de résistance. Par une analyse d'association pangénomique (GWAS), nous avons identifié dans le génome de *M. larici-populina* une mutation non synonyme vraisemblablement responsable du passage de l'état Avr7 à Vir7. Il est à noter que cet allèle de virulence préexistait à faible fréquence à l'état hétérozygote chez des souches Avr7 de *M. larici-populina* dès 1989. Cette donnée (tout comme l'entraînement des autres facteurs de virulence) confirme que le groupe contournant R7 a bien émergé à partir du groupe pré-existant, la différenciation génétique résultant d'un effet de fondation suivi de l'expansion démographique du groupe contournant.

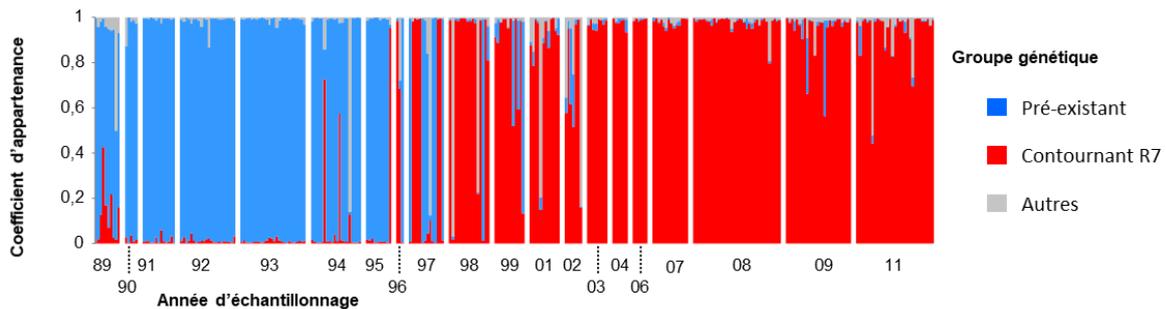
### 1- Evolution des phénotypes de virulence à Nancy



### 2- Répartition spatiale du groupe contournant R7 en 2011



### 3- Evolution temporelle de la structure génétique de *M. larici-populina* à Nancy



**Figure 3 : Structure et évolution des populations de *Melampsora larici-populina* lors du contournement de la résistance R7.** 1/ Evolution des phénotypes de virulence sur le site d'étude INRAE Grand-Est - Nancy : en rouge, évolution de la fréquence d'isolats porteurs de la virulence 7 ; en rose, évolution du nombre moyen de facteurs de virulence (hors la virulence 7) porté par un isolat (complexité du pathotype). 2/ Répartition spatiale du groupe contournant R7 (analyse issue d'une enquête du Département de la Santé des Forêts réalisée en 2011). Environ 50 populations d'une vingtaine d'individus ont été génotypées et assignées au groupe contournant R7. Les données ponctuelles ont été interpolées par régression spatiale. Le gros point noir dans le Grand-Est indique le site INRAE près de Nancy où ont été réalisées les deux études temporelles. 3/ Evolution temporelle (1989-2011) de la structure génétique illustrant le remplacement du groupe génétique Avr7 pré-existant (en bleu) par le groupe génétique contournant R7 (en rouge). Chaque barre représente un isolat. La longueur du segment coloré est proportionnelle à la probabilité d'appartenance de cet isolat à chaque groupe génétique (en gris d'autres groupes génétiques mineurs).

## 3- Un nouveau schéma d'amélioration variétale

L'amélioration génétique est le principal outil de protection sanitaire de la peupleraie cultivée en France (Bastien *et al.*, 2004). La capacité de *M. larici-populina* à contourner les résistances qualitatives du peuplier pose le problème de la durabilité des résistances, exacerbé dans le cas d'une plante pérenne (Dowkiw *et al.*, 2010). L'exemple du contournement de la résistance R7 décrit précédemment montre bien que les résistances qualitatives ne présentent pas de garanties de durabilité. Pire, une résistance qualitative non contournée empêche de prédire le

comportement d'un cultivar après contournement. Comme il est difficile d'évaluer la stabilité dans le temps et dans l'espace de chaque clone de peuplier en sélection, on fait l'hypothèse (Papaix *et al.* 2018), qu'un clone de peuplier qui combinerait différents mécanismes de résistance (y compris et surtout quantitative) aura de meilleures chances de résister aux évolutions du parasite, sachant qu'une résistance quantitative peut suffire à limiter la pression parasitaire lorsqu'elle affecte les paramètres démographiques de rouille (voir le chapitre 11).

Des efforts de recherche conséquents ont porté ces 20 dernières années sur une meilleure connaissance des bases génétiques des résistances quantitatives (voir le chapitre 4) du peuplier face à la variabilité de *M. larici-populina* (Lefèvre *et al.*, 1994 ; Lefèvre *et al.*, 1995 ; Dowkiw *et al.* 2003 ; Bastien *et al.* 2004 ; Jorge *et al.*, 2005). En n'interdisant pas la maladie, ces résistances quantitatives limitent en théorie les possibilités d'évolution du champignon (Dowkiw *et al.* 2010). Connaître leur déterminisme génétique en croisements intra- et interspécifiques et leurs liens avec les résistances qualitatives est indispensable afin de cumuler dans un même cultivar tous les mécanismes disponibles de défense naturelle (Jorge *et al.*, 2005).

La résistance quantitative (estimée par un niveau de symptômes) et la tolérance (estimée par la perte relative de croissance en situation d'infection) sont considérées comme les objectifs finaux de sélection variétale contre les maladies (Bastien *et al.* 2004). L'évaluation de la tolérance nécessite un protocole trop lourd pour être effectuée sur des milliers de génotypes issus de croisement. La première phase de sélection est donc destinée à évaluer la résistance quantitative et conduit à l'élimination des individus trop sensibles. Par contre, la tolérance sera mesurée sur quelques clones dans une deuxième phase de sélection. Classiquement, cette évaluation est réalisée par comparaison de clones élevés en situations non traitée et traitée par des fongicides afin de déterminer les impacts des épidémies de *M. larici-populina* sur le rendement. La résistance quantitative pourra ainsi être mise en relation avec la perte de biomasse engendrée par la rouille. En effet, pour un même niveau de symptôme, les pertes en biomasse sont très diverses et il est important pour le populteur de pouvoir mener sa production dans un délai normal de 15 à 20 ans selon les régions de France.

## Début de l'encadré : Description du GIS Peuplier

Le Groupement d'Intérêt Scientifique « Génétique, Amélioration et Protection du Peuplier » (GIS Peuplier) a vu le jour officiellement en 2001. Ses trois membres fondateurs (l'AFOCEL (Association Forêt-Cellulose), devenue FCBA (Forêt Cellulose Bois-construction Ameublement), le Cemagref (devenu Irstea), et l'Inra, regroupés récemment dans INRAE) ont mis leurs moyens en commun autour d'un programme de travail partagé, axé sur la mise à disposition de la filière populicole de variétés de peuplier performantes et aux caractéristiques stables (Berthelot & Chantre, 2004). Son rôle est à la fois de proposer ses propres obtentions issues de croisements contrôlés et de vérifier l'adaptation aux conditions françaises (agents pathogènes, ravageurs et contexte pédoclimatique) des variétés proposées par d'autres obtenteurs (Bastien *et al.*, 2004).

## Fin de l'encadré

Le GIS Peuplier conduit un programme d'amélioration génétique du peuplier et réalise ses propres hybridations. L'objectif est d'exploiter la variabilité génétique présente naturellement ou créée par hybridation interspécifique afin d'obtenir des peupliers adaptés aux conditions de culture en France (Bastien *et al.*, 2004). Actuellement, deux grands types d'hybrides sont produits en parallèle : des hybrides euraméricains de première génération (*P. deltoides* x *P. nigra*) et des hybrides interaméricains faisant intervenir les deux espèces *P. deltoides* et *P. trichocarpa* dans des plans de croisement complexes pour augmenter les niveaux de résistance à la rouille du peuplier. Pour chaque programme, des populations d'amélioration constituées de 300 à 500 individus échantillonnés dans les aires naturelles servent de géniteurs. Plus récemment, en 2015, un nouveau type de croisement a été réalisé avec succès : *P. trichocarpa* x *P. maximowiczii*. Enfin, le GIS Peuplier a entamé une réflexion sur la valorisation de quelques clones de *P. trichocarpa* issus de sa population de base ou d'anciens croisements intraspécifiques, réalisés par INRAE. Les travaux du GIS Peuplier ont déjà conduit à la mise sur le marché en 2011 de trois hybrides intraspécifiques *P. deltoides*, et des hybrides euraméricains seront commercialisés en 2024.

A l'issue de croisements contrôlés entre un nombre aussi élevé que possible de parents, le processus de sélection de plus de 1200 clones débute au stade juvénile par l'évaluation des trois caractères suivants : résistance quantitative à *M. larici-populina* évaluée en pépinière, vigueur et croissance juvénile. Les meilleurs clones (10% des candidats) seront retenus pour une deuxième phase d'évaluation de la résistance à différents agents pathogènes et ravageurs. Cette phase conduit à l'évaluation de la résistance et de la tolérance à *M. larici-populina*, de la résistance à la brunissure des feuilles dues à *Drepanopeziza brunnea*, de la

résistance au chancre bactérien causé par *Xanthomonas populi* et de la résistance au puceron lanigère *Phloeomyzus passerinii* (Bastien *et al.*, 2004). Les tests pathologiques réalisés auront lieu à la fois au laboratoire pour contrôler l'identité des isolats et au champ où les arbres sont confrontés à des populations de rouille. En parallèle, les candidats seront évalués en plantations comparatives dans différentes conditions écologiques représentatives des zones popuicoles françaises (Berthelot & Chantre, 2004). Il faudra alors cumuler près d'une dizaine d'années d'observations de croissance et d'architecture des tiges avant de pouvoir prélever des échantillons de bois permettant une bonne caractérisation de la qualité des arbres produits pour différents débouchés. Au final, pour une génération de sélection, seuls trois à cinq clones de pedigrees divers pourront prétendre enrichir le catalogue national des cultivars de peuplier.

Le choix des géniteurs est donc primordial pour obtenir des clones performants de peuplier, d'autant plus que la résistance à la rouille est un caractère héritable. Malheureusement, la diversité en résistances qualitatives identifiées au sein de *P. deltoides* est limitée : actuellement 11 résistances qualitatives ou combinaisons de résistances sont connues, dont six seulement sont déployées en popuiculture. Avec l'interdiction de récolter librement du matériel végétal (Convention sur la Diversité Biologique de Rio de Janeiro en 1992), la seule source de diversification pour les améliorateurs est, pour les hybrides interaméricains, d'utiliser des hybrides F<sub>1</sub> préalablement caractérisés, même si la vigueur hybride en génération F<sub>2</sub> est moindre et, pour les hybrides euraméricains, de valoriser l'importante diversité génétique pour la résistance quantitative et la tolérance présente au sein de l'espèce *P. nigra*.

#### 4- Vers une évaluation précoce de la durabilité de la résistance

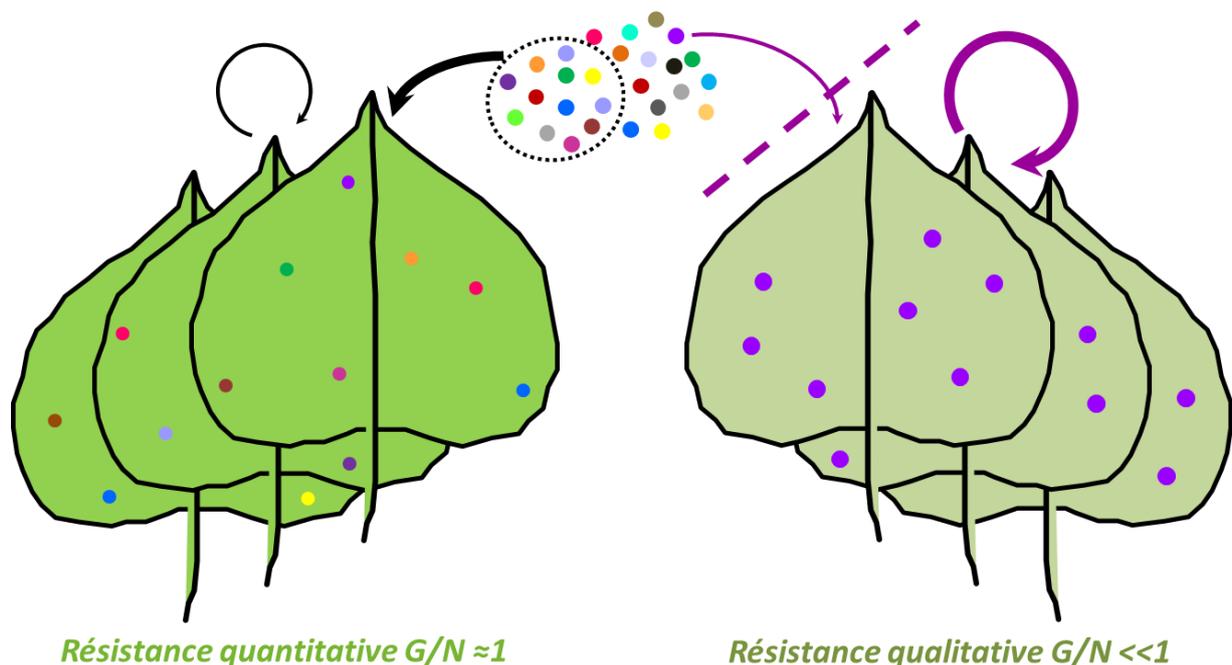
Afin d'obtenir des hybrides très productifs, les améliorateurs réalisent des croisements à partir de parents de plus en plus performants, induisant l'apparition de combinaisons de résistances qualitatives de plus en plus complexes et difficiles à identifier du fait de l'absence de souches virulentes correspondantes.

Il est donc important de pouvoir apprécier si la faible sensibilité à *M. larici-populina* observée en condition naturelle d'infection d'un clone de peuplier n'est pas la résultante de résistances qualitatives (connues ou inconnues) qui exerceraient un rôle de filtre sur l'inoculum local. Ce contrôle est crucial pour estimer la durabilité de la résistance à *M. larici-populina* car l'expérience du contournement de la résistance R7 a montré que l'évolution des fréquences de virulence est très rapide, et vraisemblablement plus rapide que l'évolution de l'agressivité de la rouille du peuplier. Si la faible sensibilité évaluée précocement au champ met en jeu une part plus importante de résistance qualitative que de résistance quantitative, il y a un risque

fort pour que la résistance portée par ce clone de peuplier soit très rapidement contournée une fois ce clone déployé à grande échelle. L'évaluation au champ de la sensibilité à la rouille du peuplier doit donc être complétée par la connaissance des phénotypes de virulence au sein de la population de *M. larici-populina* présente dans l'essai. La note de sensibilité d'un clone de peuplier mesurée au champ pour chaque clone évalué est ainsi pondérée par :

- la fréquence des virulences dans la population de *M. larici-populina* de l'essai,
- la fréquence des isolats de la population de *M. larici-populina* de l'essai capables d'induire une infection sur ce clone et,
- la diversité génotypique de la population de *M. larici-populina*.

En effet, plus ces fréquences et cette diversité sont élevées, plus la fiabilité d'évaluation du niveau de résistance quantitative du clone est grande. Les deux dernières pondérations permettent de tenir compte d'éventuelles virulences non-décrites à ce jour. Notamment, le test de diversité génotypique permet de quantifier les parts respectives d'auto- et d'allo-infection (Barrès *et al.*, 2012) ce qui permet d'estimer la force du filtre sélectif exercé par chaque clone de peuplier sur la population de *M. larici-populina* (figure 4).



**Figure 4 : Composition génotypique de *M. larici-populina* sur peupliers résistants dans les premières étapes de sélection.** Dans le cas d'une résistance quantitative (à gauche), une fraction de l'inoculum déterminée aléatoirement infecte le clone et s'y développe plus ou moins en fonction du niveau de la résistance quantitative. La part de l'allo-inoculum (flèche noire qui part de l'inoculum initial) est plus importante que celle de l'auto-inoculum produit par les feuilles infectées (flèche mince circulaire). Il n'y a pas de différence entre la composition génotypique de

l'inoculum présent dans la parcelle et celle du clone porteur d'une résistance quantitative. La diversité génotypique y est maximale (le nombre G de génotypes trouvés est proche du nombre N d'individus échantillonné ;  $G/N \approx 1$ ). Dans le cas d'une résistance qualitative contournée par un faible nombre d'isolats (à droite), la résistance exerce un filtre sélectif puissant. Seuls les isolats porteurs de la virulence adéquate (ou de la combinaison de virulences) pourront infecter ce clone. La part de l'allo-inoculum est donc faible (flèche violette mince). Ces isolats se multiplieront principalement sur ce clone. La part de l'auto-inoculum (flèche circulaire violette plus épaisse) sera donc bien plus importante et la structure clonale résultant de la multiplication asexuée sera plus prononcée ( $G/N \ll 1$ , Barrès *et al.*, 2012).

## 5- Conclusion

La crise sanitaire ayant affecté la variété 'Beaupré' a permis aux améliorateurs de prendre conscience des limites de la durabilité des résistances et a remis en cause les critères de sélection vis-à-vis des agents pathogènes du peuplier. En parallèle, les professionnels se sont tournés vers des cultivars euraméricains davantage adaptés aux conditions sanitaires ou, du moins, présentant un risque sanitaire limité face à la rouille du peuplier, malgré leur moindre vigueur dans la moitié nord de France. Les mesures prises ont certes transformé le paysage popuicole mais elles ont permis une diminution drastique des épidémies de rouille du peuplier qui n'est plus un problème sanitaire pour le popuiculteur. Il n'en reste pas moins que le peuplier est une culture qui demeure fragile de par le faible nombre de cultivars qui ont été sélectionnés et déployés, en témoigne la récente crise sanitaire causée par le puceron lanigère. Alors que les années 1990 ont vu la surreprésentation d'un très faible nombre de cultivars, on observe depuis 2010 une diversification plus importante des peupleraies à l'échelle nationale et une augmentation du nombre de variétés homologuées, incluant des fonds génétiques toujours plus divers (comme *P. maximowiczii*). Il reste à convaincre la filière de l'intérêt agronomique de ces nouveaux cultivars et de l'emploi d'une diversité toujours plus grande pour réduire la vulnérabilité de la popuiculture face aux crises sanitaires.

## Références bibliographiques

- Bastien, C., Jorge, V., Dowkiw, A., Villar, M., et Faivre-Rampant, P. (2004). Amélioration génétique des peupliers. *Biofutur* 247, 33-37.
- Xhaard, C., Fabre, B., Andrieux, A., Gladieux, P., Barrès, B., Frey, P., et Halkett, F. (2011). The genetic structure of the plant pathogenic fungus *Melampsora larici-populina* on its wild host is extensively impacted by host domestication. *Molecular Ecology* 20, 2739-2755.
- Persoons, A., Hayden, K.J., Fabre, B., Frey, P., De Mita, S., Tellier, A., et Halkett, F. (2017). The escalatory Red Queen: Population extinction and replacement following arms race dynamics in poplar rust. *Mol Ecol* 26, 1902-1918.
- Barrès, B., Dutech, C., Andrieux, A., Halkett, F., et Frey, P. (2012). Exploring the role of asexual multiplication in poplar rust epidemics: impact on diversity and genetic structure. *Molecular Ecology* 21, 4996-5008.
- Pinon, J., et Frey, P. (2005). "Interactions between poplar clones and *Melampsora* populations and their implications for breeding for durable resistance," in *Rust diseases of willow and poplar*, eds. M.H. Pei & A.R. Mccracken. (Wallingford, UK: CAB International), 139-154.
- Lefevre, F., Pichot, C., et Pinon, J. (1994). Intraspecific and interspecific inheritance of some components of the resistance to leaf rust (*Melampsora-larici-populina* Kleb.) in Poplars. *Theoretical and Applied Genetics* 88, 501-507.
- Jorge, V., Dowkiw, A., Faivre-Rampant, P., et Bastien, C. (2005). Genetic architecture of qualitative and quantitative *Melampsora larici-populina* leaf rust resistance in hybrid poplar: genetic mapping and QTL detection. *New Phytologist* 167, 113-127.
- Dowkiw, A., Voisin, E., et Bastien, C. (2010). Potential of Eurasian poplar rust to overcome a major quantitative resistance factor. *Plant Pathology* 59, 523-534.
- Dowkiw, A., Husson, C., Frey, P., Pinon, J., et Bastien, C. (2003). Partial resistance to *Melampsora larici-populina* leaf rust in hybrid poplars: Genetic variability in inoculated excised leaf disk bioassay and relationship with complete resistance. *Phytopathology* 93, 421-427.
- Berthelot, A., et Chantre, G. (2004). La peupleraie française: un maillon essentiel de la filière bois : Le peuplier à l'ère génomique. *Biofutur* 247, 20-23.
- Frey, P et Pinon, J. (2004). La rouille du peuplier : un pathosystème modèle. *Biofutur* 247, 24-32