



HAL
open science

Conservation des ressources génétiques du peuplier noir dans son habitat : bases biologiques, génétiques et écologiques

Marc M. Villar

► To cite this version:

Marc M. Villar. Conservation des ressources génétiques du peuplier noir dans son habitat : bases biologiques, génétiques et écologiques. Sciences du Vivant [q-bio]. Université d'Orléans, 2011. tel-02810788

HAL Id: tel-02810788

<https://hal.inrae.fr/tel-02810788>

Submitted on 6 Jun 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.



Mémoire en vue de l'obtention de
**l'Habilitation à Diriger des
Recherches**
présenté par

Marc VILLAR
INRA Orléans
Unité 0588 Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières



**Conservation des ressources génétiques du
peuplier noir dans son habitat :
bases biologiques, génétiques et écologiques**

Membres du Jury

21 octobre 2011

Nathalie Frascaria-Lacoste, Professeur AgroParisTech, *Rapporteur*
Jean-Pierre Berton, Professeur émérite Université de Tours, *Rapporteur*
Jean-Marc Guehl, Directeur de recherches INRA Nancy, *Rapporteur*
Pierre Bouillon, Chargé de mission DGPAAT
Franck Brignolas, Professeur Université d'Orléans
François Lefèvre, Directeur de recherches INRA Avignon

Remerciements

Ce travail n'aurait pu être possible sans les rencontres, échanges et collaborations avec les très nombreux partenaires, étudiants, collègues et amis de toute la France du Peuplier. Je serais dans l'impossibilité de les lister tous. Quelle maladresse serait d'en oublier !

De toutes façons, ils se reconnaîtront facilement.

Cependant, certains ont croisé mon chemin Peuplier et se sont (trop tôt) éclipsés. Je pense à eux et je n'oublierai pas Jeff Braatne, Marc Faucher, Dominique King, Bruce Knox, Dominique Meese, Romain Monclus, Fabrice Portet, Vic Steenackers, Louis Zsuffa.

Mes premières pensées affectueuses reviennent à mes parents. Mais, mes très sincères remerciements sont destinés au socle (roc) familial Pascale, Marion, Sarah, Antoine, Thibaut, Tom et Nina en espérant qu'ils accepteront mes excuses pour les trop longues missions professionnelles hors de la maison.

Couverture : dessin original de RF Stettler, Vue sur Loire (Juin 2011)

Conservation des ressources génétiques du peuplier noir dans son habitat : bases biologiques, génétiques et écologiques

1^{ère} partie : Curriculum vitae

- A. Etat civil et parcours
- B. Activités pédagogiques
- C. Activités de recherche
- D. Publications

2^{ème} partie : Synthèse des travaux de recherche

Cadre et problématique générale p 21

**A. Biologie de la reproduction sexuée, phénologie florale et interactions
peupliers cultivés x peupliers noirs p 27**

- 1. Biologie florale et interactions pollen-pistil
- 2. Phénologie florale et variabilité phénotypique de 14 populations de Loire
- 3. Flux de gènes peupliers cultivés x peupliers noirs
- Conclusions

B. Recrutement, démographie juvénile et contraintes environnementales ... p 37

- 1. Validation du 'Recruitment Box Model' sur la Loire
- 2. Coordination entre croissance racinaire et fluctuation du niveau de la nappe
- 3. Démographie estivale : quel impact de la température
- 4. Bases écophysiologicals : efficacité d'utilisation de l'eau et sélection naturelle
- Conclusions

**C. Structuration géographique dans l'aire naturelle / conséquence pour la
conservation des ressources génétiques p 43**

- 1. Inventaire des populations à différentes échelles
- 2. Clonalité naturelle
- 3. Diversité génétique du peuplier noir en France
- 4. Variabilité phénotypique de caractères adaptatifs
- Conclusions

3^{ème} partie : Projet de Recherche

Cadre et problématique générale p 57

D. Changement climatique / température et adaptation locale p 59

1. Changement climatique et température estivale
Dispositif de recherche, organes et caractères étudiés
2. Changement climatique et notion d'adaptation locale
Dispositif de recherche, organes et caractères étudiés

E. Peuplier noir et habitat p 67

1. Interactions Peuplier noir et sédiments
 2. Interactions Peuplier noir et autres *Salicaceae*
- Conclusions

F. Peuplier noir et conservation des ressources génétiques p 73

1. ADN chloroplastiques et voies de migration post-glaciaires
2. Programme *in situ* de conservation des ressources génétiques
3. Programme *ex situ* de conservation des ressources génétiques

CONCLUSIONS p 81

Annexes

- Listing tableaux et figures
- Annexe 1, 2 et 3
- Comment j'en suis arrivé là
- Références

1^{ère} Partie : CURRICULUM VITAE

A. ETAT CIVIL ET PARCOURS

VILLAR Marc

Né à Bron (Rhône) le 4 mars 1958.

Marié, cinq enfants, une petite fille.

**Chargé de Recherches (CR1) à l'INRA Orléans
UR 0588 AGPF Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières**

FORMATION

> Diplôme d'Etudes Approfondies "Biologie et Physiologie végétales"- *Juin 1983*
Laboratoire de Reconnaissance Cellulaire et Amélioration des Plantes (Pr. C. DUMAS).
Université Claude Bernard, Lyon I

> Diplôme de Doctorat : *Incompatibilité interspécifique chez Populus : approches physiologiques et biochimiques - Janvier 1987*
Présidence du Jury : Pr. RB. KNOX de l'Université de Melbourne (Australie).
Laboratoire de Reconnaissance Cellulaire et Amélioration des Plantes. Université Claude Bernard, Lyon I

EXPERIENCES PROFESSIONNELLES ET FONCTIONS

> Attaché Scientifique Contractuel à l'INRA et rattachement au Laboratoire de Reconnaissance Cellulaire et Amélioration des Plantes - *Novembre 1983*
Université Claude Bernard, Lyon I

> Chargé de Recherches à la Station d'Amélioration des Arbres Forestiers de l'INRA d'Orléans - *Août 1987* ; nomination en 1^{ère} classe - *Août 1991*

> Mission longue durée à l'Université de Washington à Seattle (USA) - *De juillet 1992 à juillet 1993. Marqueurs moléculaires liés au programme d'amélioration des peupliers.* Encadrants : Prof RF STETTLER et HD BRADSHAW. Bourse OTAN.

> Mission au Centre de Recherches Teagasc chez G. DOUGLAS (Dublin, Irlande) sur la fécondation *in vitro* chez les peupliers, dans le cadre du contrat européen IRPI (Interdisciplinary Research on Poplar Improvement) - *Avril 1995 (4 semaines)*

> Chairman du groupe IUFRO (International Union of Forest Research Organisation) Unit 2.08.04 "Poplars and Willows" - *De janvier 1996 à décembre 2002*

> Animateur à partir de novembre 1998 et 1^{er} président du GIS "Peuplier" (Groupement d'intérêt scientifique Génétique, Amélioration et Protection du Peuplier), regroupant les

compétences de l'INRA, du Cemagref et du FCBA (ex AFOCEL) - De mars 2001 à mars 2003

> Animateur du réseau national Peuplier noir dans le cadre de la Commission Nationale de Conservation des Ressources Génétiques Forestières (DGPAAT du MAAPRAT) depuis juin 2002 et représentant français au réseau européen *Populus nigra* du programme EUFORGEN en 2003 et 2004

FORMATIONS RECENTES

> Ecole thématique : Approches multidisciplinaires dans le domaine de l'environnement, Aussois, 29 au 2 octobre 2003, Aussois 2009

> Ecole thématique : Diversité des communautés et fonctionnement des écosystèmes, 9 au 13 mars 2009, Perpignan

> Systèmes d'Information Géographique, INRA Orléans, 4 au 7 avril 2011

B. ACTIVITES PEDAGOGIQUES

ENCADREMENTS D'ETUDIANTS

> Thèses (co-encadrant, participation à l'encadrement)

- MC. GOUE, *Octobre 1994 - juin 1998. Etude du déterminisme génétique de la résistance des peupliers aux différentes races de rouilles foliaires par la recherche de QTL*. Directeur de thèse : G. PERIQUET, Université de Tours (thèse interrompue pour raisons de santé). Co-encadrant.
- N. MARRON, *2000 – 2003. Écophysiologie des peupliers euraméricains en réponse à la sécheresse*. Diplôme de Doctorat, Université d'Orléans. Directeur de thèse : F. BRIGNOLAS, Laboratoire LBLGC, USC Arche, Orléans. Participation à l'encadrement.
- R. MONCLUS, *2002 - 2006. Efficience d'utilisation de l'eau et tolérance à la sécheresse chez le peuplier*. Diplôme de Doctorat, Université d'Orléans. Directeur de thèse : F. BRIGNOLAS, Laboratoire LBLGC, USC Arche, Orléans. Co-encadrant.
- N. CHENAULT, *2007 – 2011. Evaluation du risque d'introggression d'espèces ou variétés exotiques dans les populations naturelles de peupliers noirs (Populus nigra L.)*. Thèse interrompue. Université d'Orléans. Directrice de thèse : C. BASTIEN, INRA Orléans. Co-encadrant.
- S. CHAMAILLARD, *2007 – 2011. Variabilité de facteurs écophysiologiques contrôlant la régénération de populations naturelles de peuplier noir (Populus nigra L.) en Loire moyenne dans le cadre des modifications climatiques actuelles*. Université d'Orléans. Directeur de thèse : F. BRIGNOLAS, Laboratoire LBLGC, USC Arche, Orléans. Thèse soutenue le 30 juin 2011. Co-encadrant.
- Octobre 2011 - 2014 : Rôle de la dynamique hydro-sédimentaire et des travaux d'entretien du lit sur le renouvellement des communautés de *Salicaceae* colonisant les sédiments de Loire. Université F. Rabelais de Tours. Ecole doctorale Santé Sciences Technologie. Direction de thèse : JG. BREHERET. Co-direction : S. Rodrigues (Université de Tours) et

M. Villar. Financement obtenu dans le cadre du Plan Loire Grandeur Nature III.

> Membre du Comité de thèse

- C. LAVAINÉ, 2008-2011. *Capacités de régénération d'espèces ligneuses utilisées ou potentiellement utilisables en génie végétal en fonction d'un gradient de stress hydrique*. Cemagref de Grenoble. Directeur de thèse : H. Piégay, ENS Lyon. Participation à deux comités de thèse.

> Jury de thèse

- Rapporteur de la thèse de A. VAN DEN BROECK le 27 septembre 2004. "Potential gene flow from cultivated poplar into native European black poplar (*Populus nigra* L.) in Belgium." PhD Dissertation, Universiteit Gent, Gent. 152 pp.
- Membre de trois jurys de thèse
 - F. BRIGNOLAS, Université d'Orléans - novembre 1995
 - D. LESPINASSE, CIRAD, Université de Montpellier - mars 1999
 - S. CHAMAILLARD, Université d'Orléans - juin 2011

> DUT / Master I / Master II

- V. LEBLAN, 1991. *Culture d'embryon et électrophorèse : contribution à la mise au point de deux nouveaux outils dans le programme d'amélioration génétique des peupliers*. IUT Biologie Appliquée, Université de Nancy I. 30pp. Co-encadrant
- C. VILLAR, 1995. *Cartographie des formations ligneuses sur la réserve naturelle du Val d'Allier. Situation de *Populus nigra* L.* IUT de Tours, Génie de l'Environnement. 30pp. + annexes. Co-encadrant.
- S. MIOT, 1996. *Etude de la résistance du peuplier aux différentes races de rouille à *Melampsora larici-populina* (Kleb.). Approches génétiques et moléculaire sur une famille interspécifique issue du croisement entre *Populus euramericana* cv. 'Luisa Avanzo' et *Populus euramericana* cv. 'Ogy'*. DEA de Biologie Forestière, Université Henri Poincaré, Nancy 1. 25pp + annexes. Co-encadrants : D. PRAT, P. FAIVRE RAMPANT (INRA Orléans) et J. PINON (INRA Nancy)
- E. DUPRE, 2004. *Suivi phénologique des Peupliers noirs de la Réserve naturelle de St Pryvé St Mesmin. Etude de la floraison, de la fructification et du débourrement végétatif*. Maitrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes. Université de Rennes 1. Co-encadrant : M. CHANTEREAU (RNN de St-Mesmin).
- I. MARDARE, 2004. *Diversité génétique et variabilité de la résistance partielle aux rouilles chez le peuplier noir*. DEA de génétique, adaptations et productions végétales, ENSA de Rennes, Université de Rennes I. 22 pp. + annexes. Co-encadrants : C. BASTIEN, V. JORGE (INRA Orléans).
- F. AUGIER, 2005. *Etude de la diversité génétique et des stratégies de régénération du Peuplier noir aux abords de la réserve naturelle de Saint-Pryvé – Saint-Mesmin*. Diplôme Universitaire "Université Entreprise", Grenoble. 84 pp + annexes. Co-encadrant : M. CHANTEREAU (RNN de St-Mesmin).
- R. ORIOL, 2005. *Suivi phénologique de la ressource en peuplier noir. RNN des Ramières du Val de Drome*. BTSa Gestion et Protection de la Nature option Gestion des Espaces

Naturels. 41 pp. Co-encadrant.

- C. DELARQUE, 2006. *Etudes en vue d'un programme de conservation in situ du peuplier noir (Populus nigra L.) dans la réserve naturelle nationale des Gorges de l'Ardèche*. Master I, Ingénierie en Ecologie et en Gestion de la Biodiversité. 90pp. Co-encadrant.
- S. CHAMAILLARD, 2007. *Variabilité de l'efficacité d'utilisation de l'eau chez le peuplier noir (Populus nigra L.)*. Master II, Université d'Orléans. Co-encadrants : F. BRIGNOLAS, C. BARBAROUX
- S. SOL, 2008. *Elaboration d'une stratégie de conservation de Populus nigra L. en Bassée seine-et-marnaise*. Master II Professionnel "Espace et Milieux", Université Paris Diderot, Paris 7. Co-encadrant.
- M. BOURDAIN, 2009. *Diversité génétique du Peuplier noir de Loire et impact du changement climatique*. Expérimentation en serre, pépinière et *in situ* (Réserve Naturelle Nationale de St-Mesmin, Loiret). Stage Juillet et Août 2009 de 2^{ème} année AgroCampus Ouest (ENSAR 158). Co-encadrant.
- Th. GALLAND, 2010. *Le peuplier noir dans le Val Triple : gestion, enjeux et perspectives de la ripisylve ligérienne*. Université François Rabelais, Tours. Master 1^{ère} année de Géographie. Participation à l'encadrement.

> Autres encadrements

- H. EL-ABIDA, 2008. Ingénieur Hydroécologue (diplômé MasterScience Thesis, Université de Wageningen, Pays-Bas). Etude des écotopes à Peuplier noir sur l'*Intensive Study Site* de Loire. CDD 6 mois, INRA Orléans, Financement Réseau d'Excellence européen Evoltree.
- J. LEVRAT, 2006. Géographe des Hydrosystèmes (diplômé 2005 Master Recherche de Géographie, Université de Lyon III). Inventaire des ressources génétiques du Peuplier noir le long de la Loire. CDD 9 mois, INRA Orléans. Financement Projet POPLOIRE, Plan Loire Grandeur Nature, DREAL Centre.
- YANG ZILI, septembre 1998. Ingénieur Forestier Chinois, 3^{ème} Mission d'expertise FAO en Chine (Beijing et Tongliao (Mongolie Intérieure), Chine). Formation en génétique, amélioration et conservation des ressources génétiques.
- LI GANGTIE, septembre 1997. Ingénieur Forestier Chinois, 2nd Mission d'expertise FAO en Chine (Beijing et Tongliao (Mongolie Intérieure), Chine). Formation en génétique et amélioration des peupliers.
- TANG QUIAN, juin 1996. Ingénieur Forestier Chinois, Mission d'expertise FAO en Chine (Beijing et Tongliao (Mongolie Intérieure), Chine). Formation en génétique et amélioration des peupliers.
- YANG ZHIMIN. Formation en génétique et amélioration des Peupliers, d'un Ingénieur chinois de l'Académie Forestière de Pékin à l'INRA d'Orléans. de Décembre 1988 à Juin 1989

ENSEIGNEMENTS

- > Enseignement au Master "Ecosystèmes Terrestres", Université d'Orléans. (Membre de l'équipe pédagogique du Master II. Membre du jury)
Caractéristiques et originalités des écosystèmes terrestres et relations avec les activités

humaines : les ripisylves.

2 heures en Master I (2004 et de 2007 à 2011) et 2 heures en Master II (2004 et 2005)

> Enseignement au Master Pro "IMACOF", Option Patrimoine, Université de Tours
Processus de sédimentation et patrimoine naturel : les peupliers noirs

2 heures en Master II (2010 et 2011)

> Enseignement à INH Angers : *Ressources génétiques, diversité et Paysage*

2 heures (2004 et 2005)

> Formation technique auprès du réseau des techniciens des syndicats de rivière : *diversité génétique et programme de conservation des ressources génétiques du Peuplier noir*

1 journée : Loiret, Loire- Haute Loire, Tarn-Aveyron, Rhône-Alpes

> Formation auprès des étudiants FIF (Formation Ingénieurs Forestiers) à la RNN de St-Mesmin (Loiret) de 2008 à 2010 (3 heures)

C. ACTIVITES DE RECHERCHE

Mon thème de recherche actuel rentre dans le cadre général du programme national de conservation des ressources génétiques du Peuplier noir (dont je suis responsable depuis juin 2002). Ce programme est à l'initiative du Ministère de l'Agriculture, de la Pêche, de la Ruralité et de l'Aménagement du Territoire (Direction Générale des Politiques Agricole, Agroalimentaire et des Territoires) et sous la coordination de la CRGF (Commission des Ressources Génétiques Forestières).

Il se décline en deux points et se situe dans le contexte du comportement et de l'adaptation de l'espèce au changement climatique :

1. Etude de la diversité génétique du peuplier noir au niveau national : structuration des caractères neutres et adaptatifs.
2. Etude de la diversité génétique locale : variabilité spatio-temporelle du système de reproduction et impact des facteurs du milieu sur la régénération et l'installation des populations (sédiments, température, eau)

Mots-clés : adaptation, aire de répartition, changement climatique, conservation des ressources génétiques, diversité génétique, efficacité d'utilisation de l'eau, feuille, fitness, phénologie, plasticité phénotypique, *Populus nigra*, rameau sylleptique, reproduction sexuée, ripisylve, *Salicaceae*, sédiments, température.

Cependant, une tentative de classement par ordre chronologique des principales thématiques scientifiques que j'ai abordé depuis 1983 pourrait ressembler à la liste suivante (cf partie D) :

1. Biologie de la reproduction sexuée, principalement chez le Peuplier.
Publications 1 à 9, 11 à 13 et chapitres a, c, e.
2. Programme d'amélioration génétique des peupliers.
Publications 16, 17 et chapitres b et g.
3. Marqueurs génétiques et interactions hôte-pathogène chez le Peuplier.
Publications 10, 14, 15, 18, 20 et chapitres d et f.

4. Bases écophysiologicals de la productivité chez le peuplier hybride.
Publications 24, 26, 27, 30, 31, 33.
5. Diversité génétique chez les peupliers dont le peuplier noir.
Publications 21, 23, 25, 28, 29, 32, 34 à 36

COLLABORATIONS FRANÇAISES ET ETRANGERES

UMR INRA Nancy-Université EEF, E. Dreyer, D. Le Thiec, N. Marron
 UR Génomique Végétale, INRA Evry, P. Faivre Rampant
 UR Zoologie Forestière, INRA Orléans, S. Augustin
 Université d'Orléans, LBLGC, USC Arche, F. Brignolas, C. Barbaroux
 Université de Tours, UMR CNRS INSU 6113 ISTO Tours, S. Rodrigues
 Université de Tours, UMR CNRS 6173 CITERES, S. Greulich
 Cemagref de Grenoble, Unité Ecosystèmes Montagnards, A. Evette, V. Breton
 Conservatoire National de la Biodiversité Forestière, alias Pépinière Forestière de
 l'Etat de Guémené Penfao (DRAF Pays de Loire), O. Forestier
 ONF Conservatoire Génétiques des Arbres Forestiers, Orléans, B. Musch
 + Membres de la Commission des Ressources Génétiques Forestières (CRGF)

Belgique, Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Geraarsbergen, A. Vanden Broeck
 Italie, DiSAFRI, Università della Tuscia, Viterbo, M. Sabbati

COORDINATIONS DE PROJETS

> "*Ressources génétiques forestières*" INRA / MAAPRAT, DGPAAT. Projets annuels.
 Trois unités de recherche INRA Bordeaux, Avignon, Orléans - de 2005 à 2010.

> Soutien de programme dans le cadre de la convention INRA - Région Centre. De
 2004 à 2006. *Diversité du peuplier noir (Populus nigra L.), espèce patrimoniale de la
 ripisylve ligérienne dans le cadre de la conservation in situ des ressources
 génétiques de cette espèce*

> "REGENPOP" - 2008 et 2009 : *Genetic diversity and phenotypic variability of
 ecophysiological factors involved in regeneration of natural populations of Populus
 nigra along two contrasted rivers -ISS Loire, France and Paglia River, Italy-, faced to
 climatic changes*. Projet de recherche au sein du Réseau d'Excellence Européen
 "Evoltree".

> "POPLOIRE", *Populations naturelles du Peuplier noir sur la Loire : inventaire,
 diversité et valorisation*. Projet de recherche DREAL Centre / Plan Loire Grandeur
 Nature II (PLGN II) – de 2006 à 2010

> Établissement Public Loire, complément de financement obtenu pour la troisième
 année de thèse de Sylvain CHAMAILLARD (Université d'Orléans – INRA Orléans) :
*Variabilité de facteurs écophysiologicals contrôlant la régénération de populations
 naturelles de peuplier noir (Populus nigra L.) en Loire Moyenne dans le cadre des
 modifications climatiques actuelles*. 2009. Cadre du PLGN III.

IMPLICATIONS DANS PROJETS DE RECHERCHE

> Contrats européens :

- JOULE "The European Poplar Network" 1989-1991
- FOREST "Poplar improvement programme" 1991-1993
- IRPI "Interdisciplinary Research on Poplar Improvement" 1992-1995. Coordinateur de la tâche 3 "Development of new tools for the improvement of breeding procedures".
- POPYOMICS "Linking physiology, molecular genetics and genomics to understand and improve yield of Populus for biomass and timber production across Europe" 2003-2005.
- EVOLTREE (Réseau d'Excellence, EVOLution of TREEs as drivers of terrestrial biodiversity): projets ISS Loire, REGENPOP et COMMUNI-TREE (Tree community genetics : Understanding the impact of host genotypes on the diversity of associated mycorrhiza and insects, responsable R. Smulders NL). 2006-2010
- NOVELTREE (Novel Tree Breeding strategy) 2008-2012. Coordination : C. BASTIEN, INRA Orléans.

> Contrats nationaux :

- Contrats annuels avec l'Agence Française de la Maîtrise de l'Énergie (1991, 1993) puis avec l'Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Énergie (1995, 1996 et 1997)
- Contrat MAF/INRA "Possibilités et limites pour la dissémination de peupliers génétiquement modifiés en plantations artificielles" (1993)
- AIP INRA Gènes de Résistance (1995-1996),
- ACC/SV n°7 Contribution de la biodiversité des peupliers indigènes à la structuration des populations de leurs rouilles (1996-1997)
- BRG Recherche par simulation des meilleurs indicateurs neutres et non neutres puis comparaison de la diversité dans les collections et les populations naturelles de deux espèces ligneuses : le peuplier noir et le merisier. Contrat BRG 03/376 (2004/2006). Coordination : F. SANTI, INRA Orléans.
- CRB Renforcement du dispositif de conservation et valorisation des collections nationales *ex situ* forestières. Centre des Ressources Biologiques. Ministère de la recherche (2002-2004)
- INTERPOPPER : Interactions entre peupleraies naturelles et cultivées et pressions évolutives liées à leurs modes de gestion. ANR 'ECCO', Projet ECOGER 2005-2008. Coordination : C. BASTIEN, INRA Orléans.

> Contrats régionaux :

- Région Midi-Pyrénées (1993, 1994, 1996), les Régions Nord/Pas de Calais, Picardie, Haute Normandie (1992 à 1996)
- *Vulnérabilité de la biodiversité par rapport au changement climatique dans le bassin versant de la Loire* – Synthèse des données existantes et mise en place d'un protocole standardisé de suivi en vue d'une modélisation. Contrat PLGN EV2B. Coordination : S. GREULICH (Université de Tours). 2009-2010.

RAYONNEMENT SCIENTIFIQUE ET ANIMATION

> IUFRO et IPC

- Membre du Comité Scientifique de IPS ("International Poplar Symposium") 1995 (Seattle USA) ;
- Membre du Comité Scientifique, chair et organisateur de IPSII en 1999 (Orléans, France, 150 chercheurs, 28 pays) ;
- Membre du comité scientifique de la Commission Internationale du Peuplier (IPC, Portland 2000) ;

- Membre du Comité Scientifique et chair de IPSIII en 2002 (Uppsala, Suède)
- Membre du Comité Scientifique de IPSV en 2010 (Orvieto, Italie).

> Loire

- Participation aux réunions annuelles du Club des Gestionnaires des levées et du lit du bassin de la Loire de la DREAL Centre - *depuis 2005*
- Membre de la plateforme RDI du Plan Loire Grandeur Nature III, (financement de la bourse de thèse de S. CHAMAILLARD obtenue via cette plateforme) - *depuis 2007*
- Membre de la Zone Atelier Loire (ZAL) CNRS et de l'OSLA (Observatoire des Sédiments de la Loire et de ses affluents) - *depuis mai 2008*.
- Membre du Conseil Scientifique de la RNN de St-Mesmin (Loiret)
- Coordinateur de l'ISS ("Intensive Study Site") Loire dans le cadre de Evoltree (2006-2010) et EFI (2011-)
- Communications orales à l'Université d'été Val de Loire Patrimoine Mondial Unesco (2005) et à la journée Paysage Val de Loire Patrimoine Mondial Unesco à Meung/Loire Juin 2009.
- Membre Comité Scientifique du Colloque Biodiversité Tours de juin 2011 (coordination S. GREULICH, Université de Tours)

> Peuplier noir

- *Chercheur référent sur peuplier noir au niveau national avec un réseau de terrain très important*: liens avec Réseau des Réserves Naturelles Nationales, gestionnaires des Conservatoires, gestionnaires de zones Natura 2000, Associations naturalistes, techniciens de rivière, ONF, Communauté de Communes...
- *Organisateur d'une réunion peuplier noir à Guémené Penfao* en oct. 2005 regroupant les conservateurs de dix réserves naturelles nationales fluviales (et son coordinateur B. Pont)
- *Membre du Comité de Pilotage du Colloque "Les Nouveaux Usages de l'Arbre"*, INHP/DRAF Pays de Loire - *juin 2008*
- *Correspondant scientifique du projet 2011-2013 "Génome à l'Ecole"*, avec le peuplier noir comme génome principal (projet du Ministère de l'Education Nationale, 15 lycées impliqués, en partenariat avec le Génomoscope, l'URGV et l'Ecole de l'ADN).

> Missions courtes durées

- *Missions courtes d'études et d'échanges dans les principaux centres étrangers d'amélioration des peupliers* : Belgique (avril 1987), Toronto et Brockville, Canada (juillet 1989, 2 semaines), Italie (avril 1991 et septembre 2001), Université d'Iowa, Ames, USA (octobre 1992, 5 jours), Université de Talca, Chili (avril 2000, 7 jours), Hongrie (septembre 2010, 5 jours).
- *Missions en Chine à l'Académie Forestière de Chine (Pékin) dans le cadre d'une coopération franco-chinoise sur l'amélioration des peupliers pour la résistance aux insectes* (financement AFCRST/ MAE)
Du 16 au 30 juin 1997, du 29 juillet au 7 août 1998 et du 28 mai au 7 juin 1999
- *Trois missions d'expertise FAO en Chine du Nord-Est, Tongliao, Mongolie Intérieure* - du 29 mai au 19 juin 1996, du 18 septembre au 5 octobre 1997 et du 20 septembre au 2 octobre 1998. Elaboration et suivi d'un programme d'amélioration génétique des peupliers pour cette partie nord-est de la Chine.
- > *Mission de recherche au Centre de Recherches Teagasc chez G.DOUGLAS (Dublin, Irlande) sur la fécondation in vitro chez les peupliers dans le cadre de la tâche 3 "Development of new tools for the improvement of breeding procedures" du contrat européen*

IRPI. Avril 1995 (4 semaines)

> Expertise

- USA, août 1994. Encadrant du Workshop ADN. University of Washington, Seattle.
- Chine, FAO, 1996, 1997, 1998 (voir ci dessus).
- Chili, avril 2000. Invitation par l'Université de Talca pour des séminaires de génétique et d'amélioration génétique des peupliers.
- Turquie, juillet 2009. Participation comme expert au Workshop FAO "Improve the contribution of Poplars and Willows in meeting sustainable livelihoods and land use in selected Mediterranean and Central Asian countries" (15 pays).
- Expertise de quatre réponses à appel à propositions, provenant de la Commission Européenne (1992), du Research Council of Canada (1992), de COFECUB (France-Bésil, 2004) et de USDA/CSREES (2009)
- Referee pour revues internationales, *Annals of Botany*, *Annals of Forest Science*, *Silvae Genetica*, *Forestry*, *Tree Genetics and Genomes*.

> Jury de concours

Participation au concours de recrutement :

- Assistant ingénieur Peuplier Cemagref - 1997
- Généticien Hévea CIRAD Montpellier - 1998
- Attaché de Presse IE, INRA Paris - mai 2004

> Autres activités

- Fonction de chargé de Communication INRA Orléans (d'avril 2000 à décembre 2003) : organisateur des Fêtes de la Science à l'INRA d'Orléans (octobre 2000), et d'un débat interne sur les OGMs (juin 2002)
- Elu au Conseil Scientifique de Centre (depuis 1999), et au Conseil de Service de AGPF - de 1991 à 1999 et depuis 2011.

D. PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

1. Articles scientifiques (revues avec comité de lecture)

1. **VILLAR M.**, KNOX RB., DUMAS C. 1984. Effective pollination period and nature of pollen-collecting apparatus in the Gymnosperm *Larix leptolepis*. *Ann. Bot.* 53 : 279-284
2. **VILLAR M.**, GAGET M., SAID C., KNOX RB., DUMAS C. 1987. Incompatibility in *Populus*: structural and cytochemical characteristics of the receptive stigmas of *Populus alba* and *Populus nigra*. *J. Cell Sci.* 87 : 483-490
3. **VILLAR M.**, GAGET M., DUMAS C. 1987. The route of the pollen tube from stigma to ovule in *Populus nigra* : a new look. *Ann. Sci. For.* 44 : 259-264
4. **VILLAR M.**, GAGET M., DUMAS C. 1988. Micro-isoelectric focusing of proteins from single stigma of *Populus*. *Can. J. For. Res.* 18 : 1261-1264
5. **VILLAR M.**, GAGET M., DUMAS C. 1989. Sexual reproduction in *Populus* : I. Some physiological and biochemical events of the progamic phase. Intern. Symp. Forest Tree Physiol. Nancy, France, Sept. 1988. *Ann. Sci. For.* 46 : 64s-66s
6. GAGET M., **VILLAR M.**, KEHROAS C., DUMAS C. 1989. Sexual reproduction in *Populus* : II. Informational molecules of the pollen grain. Intern. Symp. Forest Tree Physiol. Nancy, France, Sept. 1988. *Ann. Sci. For.* 46 : 67s-71s
7. GAGET M., **VILLAR M.**, DUMAS C. 1989. The mentor pollen phenomenon in poplars : a new concept. *Theor. Appl. Genet.* 78 : 129-135
8. YANG Z., **VILLAR M.** 1990. Influence of environmental conditions on the pollen vitalities of poplars. *For. Research* 3 : 388-392 (en chinois)
9. SAID C., **VILLAR M.**, ZANDONELLA P. 1991. Ovule receptivity and pollen viability in Japanese larch (*Larix leptolepis* Gord.). *Silvae Genet.* 40 : 1-6
10. FAIVRE RAMPANT P., JEANDROZ S., LEFÈVRE F., LEMOINE M., **VILLAR M.**, BERVILLE A. 1992. Ribosomal DNA studies in poplars: *Populus deltoides*, *P. nigra*, *P. trichocarpa*, *P. maximowiczii* and *Populus alba*. *Genome* 35 : 733-740
11. **VILLAR M.**, GAGET M., ROUGIER M., DUMAS C. 1993. Pollen-pistil interactions in *Populus*: B-galactosidase activity associated with pollen tube growth during the crosses *Populus nigra* x *P. nigra* and *P. nigra* x *P. alba*. *Sex Plant Reprod.* 6 : 249-256
12. RAQUIN R., TROUSSARD L., **VILLAR M.** 1993. In-ovary embryo culture as a tool for poplar hybridization. *Can. J. Bot.* 71 : 1271-1275
13. LABEL P., IMBAULT N., **VILLAR M.** 1994. ELISA quantitation and GC-MS identification of abscisic acid in stigma, ovary and pedicel of pollinated poplar flowers (*Populus nigra* L.). *Tree Physiol.* 14 : 521-530
14. BRADSHAW HD., **VILLAR M.**, WATSON B., OTTO K., STEWART S., STETTLER RF. 1994. Molecular genetics of growth and development in *Populus*. III. A genetic linkage map of a hybrid poplar composed of RFLP, STS and RAPD Markers. *Theor. Appl. Genet.* 89 : 167-178
15. LEFÈVRE F., CHARTIER S., FAIVRE RAMPANT P., GOUÉ M.C., LAURANS, F., PILATE G., PINON, J., VALADON, A., **VILLAR M.** 1995. Composantes de la résistance aux rouilles chez les peupliers: utilisation en sélection. *C. R. Acad. Agric. Fr.* 81 : 111-121

16. **M. VILLAR**, F. LEFÈVRE, S. AUGUSTIN, P. BONDUELLE, A. DELPLANQUE, H. DUVAL, P. FAIVRE-RAMPANT, MC. GOUÉ, A. LEGIONNET, M. MÉNARD, X. NESME, G. PILATE, J. PINON, A. VALADON et E. TEISSIER DU CROS. 1995. Perspectives d'amélioration génétique des peupliers en France. C. R. Acad. Agric. Fr 81: 137-152
17. VALADON A., BONDUELLE P., LEFÈVRE F., **VILLAR M.** 1995. Les réseaux d'expérimentation populicoles en France. C. R. Acad. Agric. Fr. 81: 41-54
18. **VILLAR M.**, LEFÈVRE F., BRADSHAW HD., TEISSIER du CROS E. 1996. Molecular genetics of rust resistance in poplars (*Melampsora larici-populina* Kleb/*Populus* sp.) by bulked segregant analysis in a 2 x 2 factorial mating design. Genetics 143 : 531-536
19. LEGIONNET A., FAIVRE RAMPANT P., **VILLAR M.**, LEFÈVRE F. 1997. Sexual and asexual reproduction in natural stands of *Populus nigra*. Bot. Acta 110 : 257-263
20. LEFÈVRE F., GOUÉ-MOURIER M.C., FAIVRE RAMPANT P., **VILLAR M.** 1998. A single gene cluster controls incompatibility and partial resistance to various *Melampsora larici-populina* in hybrid poplars. Phytopathology 88 : 156-163.
21. TAGU D., FAIVRE RAMPANT P., LAPEYRIE F., FREY-KLETT P., VION P., **VILLAR M.** 2001. Variations in the ability to form ectomycorrhizas in a F1 interspecific poplar (*Populus* spp.) cross. Mycorrhiza 10 : 237-240.
22. HU JianJun, HAN Yifan, YIN WeiLun, AUGUSTIN S., **VILLAR M.** 2002. On resistance of progenies of *Populus deltoides* to a Cerambycidae borer: *Apriona germari* Hope under artificial inoculation and natural infestation. Scientia Silvae Sinicae 38 : 164-167
23. TAGU D., BASTIEN C., FAIVRE RAMPANT P., GARBAYE, VION P., **VILLAR M.**, MARTIN F. 2005. Genetic analysis of phenotypic variation for ectomycorrhiza formation in an interspecific F1 Poplar full-sib family. Mycorrhiza 15 : 87-91
24. MARRON N., **M. VILLAR**, E. DREYER, D. DELAY, E. BOUDOURESQUE, JM PETIT, FM. DELMOTTE, JM GUEHL, F. BRIGNOLAS. 2005. Diversity of leaf traits related to productivity in 31 *Populus deltoides* x *Populus nigra* clones. Tree Physiol 25 : 425-435
25. VANDEN BROECK A, **M. VILLAR**, E. VAN BOCKSTAELE, J. VAN SLYCKEN. 2005. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations. Ann. For. Sci. 62 : 601-613
26. MONCLUS R., E. DREYER, FM. DELMOTTE, **M. VILLAR**, D. DELAY, E. BOUDOURESQUE, JM PETIT, JM GUEHL, F. BRIGNOLAS. 2005. Productivity, leaf traits and carbon isotope discrimination in 29 *Populus deltoides* x *P. nigra* clones. New Phytol. 167 : 53-62
27. MONCLUS R., E. DREYER, **M. VILLAR**, FM. DELMOTTE, D. DELAY, JM PETIT, C. BARBAROUX, D. LE THIEC, C. BRECHET, F. BRIGNOLAS. 2006. Impact on drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* x *P. nigra* clones. New Phytol. 169 : 765-777.
28. BRACHET S. *et al.* 2006. Stratégies raisonnées d'échantillonnage pour capturer la diversité génétique et sa structuration dans les populations naturelles – Application aux mesures de gestion conservatoire. Les Actes du BRG, 6 : 211-230.
29. RODRIGUES S., JG. BREHERET, JJ. MACAIRE, S. GREULICH, **M. VILLAR**. 2007. In-channel woody vegetation controls on sedimentary processes and the sedimentary record within alluvial environments: a modern example of an anabranch of the River Loire, France. Sedimentology 54 : 223-242
30. BONHOMME L., C. BARBAROUX, R. MONCLUS, D. MORABITO, A. BERTHELOT, **M. VILLAR**, E. DREYER, F. BRIGNOLAS. 2008. Genetic variation in productivity, leaf traits and carbon isotope discrimination in hybrid poplars cultivated on contrasting sites. Ann. For. Sci. 65 : 503(1)-503(9)

31. MONCLUS R., **M. VILLAR**, C. BARBAROUX, C. BASTIEN, R. FICHOT, F.M. DELMOTTE, D. DELAY, J.-M. PETIT, C. BRECHET, E. DREYER, F. BRIGNOLAS. 2009. Productivity, water-use efficiency and tolerance to moderate water deficit correlate in 33 poplar genotypes from a *Populus deltoides* x *Populus trichocarpa* F1 progeny. *Tree Physiol.* 29 : 1329-1339
32. **VILLAR M.**, O. FORESTIER. 2009. Le Peuplier noir en France : pourquoi conserver ses ressources génétiques et comment les valoriser ? *Rev. For. Fr.* LXI - 5 : 457-467
33. DILLEN S., R. MONCLUS, C. BARBAROUX, C. BASTIEN, R. CEULEMANS, E. DREYER, M. **VILLAR M.**, F. BRIGNOLAS, MARRON N. 2011. Is the ranking of poplar genotypes for leaf carbon isotope discrimination stable across sites and years in two different full-sib families ? *Ann. For. Sci.* in press
34. CHENAULT N., ARNAUD-HAOND S., JUTEAU M., VALADE R., ALMEIDA JL, **VILLAR M.**, BASTIEN C., DOWKIW 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*, in press
35. CHAMAILLARD S., FICHOT R., C. VINCENT-BARBAROUX, C. BASTIEN, C. DEPIERREUX, E. DREYER, **VILLAR M.**, BRIGNOLAS F. 2011. Variations in bulk leaf carbon isotope discrimination, growth and related leaf traits among three *Populus nigra* L. populations. *Tree Physiol*, in press
36. VANDEN BROECK A., COX K., MICHIELS B., VERSCHELDE P., **VILLAR M.** Pollen competition and mentor effects of *Populus nigra* L. influence reproductive success of exotic *Populus x canadensis* Moench. *Biol Invasions*, in press
37. VANDEN BROECK A., COX K., MICHIELS B., VERSCHELDE P., **VILLAR M.** Soumis à *Plant Ecol. Evolution* (20 mai 2011)

2. Chapitres d'ouvrages

- (a) BONNET-MASIMBERT M., **VILLAR M.** 1986. La maîtrise de la reproduction sexuée. *Rev. For. Fr.* N° Spécial "Amélioration des Arbres Forestiers", pp. 48-58
- (b) **VILLAR M.**, LEFÈVRE F., LEPLÉ JC., PICHOT C., TEISSIER du CROS E. 1992. Les Peupliers. In: "Amélioration des espèces végétales cultivées, objectifs et critères de sélection". A. Gallais, H. Bannerot (eds.) INRA Paris, pp. 673-683.
- (c) STANTON BJ., **VILLAR M.** 1996. Controlled reproduction of *Populus*. In: *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. R.F. Stettler, H.D. Bradshaw, P.E. Heilman, T.M. Hinckley (Eds), NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada, pp. 113-138.
- (d) GOUÉ-MOURIER MC., FAIVRE RAMPANT P., LE GUERROUÉ B., LEFÈVRE F., **VILLAR M.** 1996. Molecular and genetic approaches to rust resistance (*Melampsora* sp.) in Poplar (*Populus* sp.). In : *Somatic Cell Genetics and Molecular Genetics of Trees*. MR. Ahuja, W. Boerjan and D. Neale (Eds) Kluwer Academic Publishers, pp. 249-254.
- (e) **VILLAR M.**, GAGET-FAUROBERT, M. 1997. Mentor Effects in pistil-mediated pollen-pollen interactions. In: "Pollen biotechnology for Crop production and Improvement". KR. Shivanna et VK Sawhney (Eds). Cambridge University Press, New York, pp. 315-332.
- (f) CERVERA, MT., **VILLAR M.**, FAIVRE-RAMPANT P., GOUÉ M.C., VAN MONTAGU M., BOERJAN W. 1997. Applications of molecular marker technologies in *Populus* breeding. In : *Micropagation, genetic engineering and molecular biology of Populus* . USDA Forest Service, General Technical report RM-GTR-297, Klopfenstein N.B.; Chun Y.W., Kim M.S., Ahuja M.R. (Eds), pp. 101-116
- (g) C. GINISTY, B. HEOIS, L. JOUANIN, D. TERRASSON, **M. VILLAR**. 2006. Les peupliers, *Populus* sp. (2n=2x=38) (Salicacées). In : 'Histoire et amélioration de cinquante plantes cultivées'. Claire Doré, Fabrice Varoquaux, coord. Editions Quae, Versailles (FRA), pp. 533-541.

3. Communications dans colloques et congrès

26 communications orales dont 9 en colloques internationaux

- VILLAR M.**, BONNET-MASIMBERT M. 1984. Problèmes posés par la biologie florale chez *Larix*. In: "Incompatibilité pollinique et amélioration des Plantes" Y. Hervé et C. Dumas (Eds) ENSA Rennes, (communication orale MV et texte intégral).
- GAGET M., **VILLAR M.**, DUMAS C. 1986. Mentor pollen as a tool in biotechnology : application to *Populus*. In : "Biotechnology and Ecology of pollen". D. Mulcahy, GB Mulcahy, Ottaviano, E. (eds.). Springer Verlag, pp. 492-495 (texte intégral)
- SAID C., ZANDONELLA P., **VILLAR M.** 1986. Pollen ovule interactions in *Larix leptolepis* : new data and hypothesis. In : "Biotechnology and Ecology of pollen". D. Mulcahy, GB Mulcahy, Ottaviano, E. (eds.). Springer Verlag, pp. 507-510 (texte intégral)
- VILLAR M.**, GAGET M., DUMAS C. 1986. Sexual reproduction biology in *Populus* : compatibility and incompatibility. In : "Biotechnology and Ecology of pollen". D. Mulcahy, GB Mulcahy, Ottaviano, E. (eds.). Springer Verlag, pp. 514-517 (texte intégral)
- VILLAR, M.**, DUMAS, C. 1987. Incompatibilité interspécifique chez *Populus*. Séminaire INRA/ CNRS Les Rencontres de Méribel Mars 1987 (communication orale MV et texte intégral).
- TEISSIER du CROS E., **VILLAR M.**, LEMOINE M. 1988. Genetic exchange of base populations. Proc. 18th Session International Poplar Commission. Beijing, China, September 1988.
- MICHEL MF, **VILLAR M.**, PINON J., TEISSIER du CROS E. 1989. Recent developments in the INRA Poplar improvement programme. Proc IUFRO Working party S2.02-10 on Poplar provenances and breeding. Hänn-Munden, Fed. Rep. Ger., 2-6 Oct. 1989. 6p (communication orale MV, résumé dans proceedings)
- VILLAR M.**, AUGUSTIN A., DELPLANQUE A., LEFÈVRE F., MICHEL MF., PICHOT C., PINON J., TERRASSON D., TEISSIER du CROS E. 1990. Recent developments in the INRA Poplar improvement programme. Proc. Intern. Poplar Commission and FAO, Buenos Aires, Argentina, March 1990
- LEFÈVRE F., PICHOT C., SANTI F., **VILLAR M.** 1991. Etude du génome des peupliers par des marqueurs moléculaires. Application en sélection. In: Proc. Séminaire DGAP, INRA Méribel, Mars 1991, pp.177-182
- VILLAR M.**, GAGET M., DUMAS C. 1991. Cheminement du tube pollinique de la surface stigmatique à l'ovule chez *Populus nigra*. Séminaire Microscopie Electronique. Centre de Recherches INRA Versailles, 16/17 Mai 1991, pp. 35-38 (communication orale MV, résumé dans proceedings)
- LEFÈVRE F., FAIVRE RAMPANT P., **VILLAR M.** 1992. Conservation des ressources génétiques de *Populus nigra*. In: "Complexes d'espèces, flux de gènes et ressources génétiques des plantes". Publications du BRG, Ed. Lavoisier, Paris, pp. 610-611.
- AUGUSTIN S., CHENAULT J., CORNU D., DELPLANQUE A., JOUANIN L., LEPLÉ JC., PICARD S., **VILLAR M.** 1992. Informe sobre las investigaciones del INRA (Francia) acerca de la resistencia de los alamos contra los insectos. Proc. 19th Session International Poplar commission, Zaragoza, Spain, 22-25 Septiembre 1992, pp. 355-360
- LEFÈVRE F., FAIVRE RAMPANT P., **VILLAR M.**, TEISSIER du CROS E. 1992. *Populus nigra* resource preservation in France. Proc. 19th Session International Poplar commission, Zaragoza, Spain, 22-25 Septiembre 1992, pp. 729.
- FAIVRE RAMPANT P., LEFÈVRE F., **VILLAR M.**, BRADSHAW HD. 1993. Construction d'une carte génétique chez le peuplier : marquage et localisation de gènes de résistance à *Melampsora sp.*

Proc. Séminaire DGAP, Groupe de travail Marqueurs Moléculaires chez les végétaux. INRA Méribel, Mars 1993, pp.135-140

BRADSHAW HD., WATSON BD., **VILLAR M.**, BRAATNE J., HINCKLEY TM., STETTLER RF 1993. Genome mapping in *Populus* reveals unexpected source of genetic variation. Proc. IUFRO Ecophysiology and genetics of trees and forests in a changing environment. Viterbo, Italy, 23-30 Mai 1993. pp. 66.

FAIVRE RAMPANT P., LEFÈVRE F., **VILLAR M.**, BERVILLE A. 1993. RDNA variation in 10 *Populus* species. Proc. IUFRO Ecophysiology and genetics of trees and forests in a changing environment. Viterbo, Italy, 23-30 Mai 1993. pp.71

LEFÈVRE F., FAIVRE RAMPANT P., **VILLAR M.** 1993. Genetic study of poplar resistance to rusts: first results from an intra and interspecific mating design. Proc. IUFRO Ecophysiology and genetics of trees and forests in a changing environment. Viterbo, Italy, 23-30 Mai 1993. pp. 83

VILLAR M., LEFÈVRE F., BRADSHAW HD. 1993. Identification of RAPD markers linked with resistance to poplar rust (*Melampsora larici-populina*). Proc. IUFRO Ecophysiology and genetics of trees and forests in a changing environment. Viterbo, Italy, 23-30 Mai 1993. pp. 84 (communication orale MV, résumé dans proceedings).

VILLAR M., LEFÈVRE F., BONDUELLE P. 1993. Schémas de sélection européens. Le point du programme français. In: Journées techniques et scientifiques "Peuplier". CTBA (eds), Compiègne (Oise), 13 et 14 Octobre 1993 (communication orale MV, résumé dans proceedings).

VILLAR M., STETTLER RF. 1993. Schémas de sélection nord-américains. Exemple du programme de l'Université de Washington et de l'Université de l'Etat de Washington. In: Journées techniques et scientifiques "Peuplier". CTBA (eds), Compiègne (Oise), 13 et 14 Octobre 1993 (communication orale MV, résumé dans proceedings)

LEFÈVRE F., **M. VILLAR**, P. FAIVRE-RAMPANT, G. PILATE, J. PINON. 1994. Caractérisation génétique et moléculaire des gènes de résistance aux rouilles (*Melampsora sp.*) chez les Peupliers. Réunion AIP Gènes de Résistance. La Colle sur Loup, 17/19 Octobre 1994.

VILLAR M., F. LEFÈVRE, S. AUGUSTIN, P. BONDUELLE, A. DELPLANQUE, H. DUVAL, P. FAIVRE-RAMPANT, MC. GOUÉ, A. LEGIONNET, M. MÉNARD, X. NESME, G. PILATE, J. PINON, A. VALADON et E. TEISSIER DU CROS. 1995. Perspectives d'amélioration génétique des peupliers en France. Colloque "Etat et perspectives de la populiculture". ESB, Nantes 29 et 30 Mars 1995 (communication orale MV et article publié dans les C.R. Acad. Agr.)

VILLAR, M. 1995. Poplar reproductive biology: the state of the art. Proc. IUFRO International Poplar Symposium. Seattle, WA, USA, 21 au 25 Août 1995 (communication orale MV sur invitation, résumé dans proceedings)

VILLAR M., GOUÉ MC., FAIVRE RAMPANT P., LEFÈVRE F. 1995. Molecular genetics of rust resistance in a factorial mating design involving *Populus trichocarpa* and *P. deltoides*. Proc. IUFRO International Poplar Symposium. Seattle, WA, USA, 21 au 25 Août 1995 (communication orale MV, résumé dans proceedings)

AUGUSTIN S., SANTUNE V., CHENAULT J., DELPLANQUE A., **VILLAR M.** 1995. Resistance of *P. trichocarpa* and *P. deltoides* progenies to Chrysomelid beetles. Proc. IUFRO International Poplar Symposium. Seattle, WA, USA, 21 au 25 Août 1995

LEFÈVRE F., **M. VILLAR**, P. FAIVRE RAMPANT, G. PILATE, J. PINON. 1995. Caractérisation génétique et moléculaire des gènes de résistance aux rouilles (*Melampsora sp.*) chez les Peupliers. Réunion AIP Gènes de Résistance. Seillac, Novembre 1995.

VILLAR M., P. FAIVRE-RAMPANT, P. FREY, MC GOUE-MOURIER, D. LACAN, F. MC. MOURIER F. LEFÈVRE, MC LESAGE, S. MIOT, G. PILATE, J. PINON. 1997. Caractérisation génétique et moléculaire de gènes de résistance aux rouilles chez les Peupliers. Réunion AIP Gènes de

- Résistance. Compte-rendu final d'AIP, L'Isle sur la Sorgue, Mars 1997, pp. 55-59 (communication orale MV, résumé dans proceedings).
- PRAT D., A. ARCADE, C. BODENES, P. FAIVRE RAMPANT, JM. FRIGERIO, A. KREMER, MC LESAGE, MC. MOURIER, H. MURANTY, C. PLOMION, E. PRADO, F. SANTI, **M. VILLAR**. 1997. Comment surmonter les difficultés des espèces forestières pour la recherche de QTL. Stratégies génomiques et Amélioration des Plantes. Séminaire du groupe de travail "Génomomes végétaux". Méribel, Avril 1997. pp. 55-60
- FAIVRE RAMPANT P., C. BASTIEN, S. AUGUSTIN, V. BRETON, A. DELPLANQUE, MC. MOURIER, KERTADIKARA A., F. LAURANS, F. LEFÈVRE, MC LESAGE, M. MENARD, J. PINON, C. SAINTAGNE, A. VALADON, **M. VILLAR**, D. PRAT. 1999. Locating genomic regions involved in pest resistance in poplars. Proc. International Poplar Symposium II (IPSII), IUFRO, Orléans, 13-17 Septembre 1999, pp. 31
- KERTADIKARA A., C. BASTIEN, M. MENARD, **M. VILLAR**. 1999. Genetic analysis of intra and interamericana poplar hybrids (*P. trichocarpa* x *P. deltoides*) clones for susceptibility to bacterial canker disease *Xanthomonas populi*. Proc. International Poplar Symposium II (IPSII), IUFRO, Orléans, 13-17 Septembre 1999, pp. 50
- S. AUGUSTIN, DELPLANQUE A., FAIVRE RAMPANT P., **VILLAR M.**, HAN Yifan, HU JianJun, LU MengZhu, 1999. Detection of genomic regions linked with resistance to insects in poplar tree. Proc. Franco-Chinese Symposium on Biotechnologies. AFCRST-CNCBD, 13-14 Décembre 1999 (communication orale MV et résumé).
- M. VILLAR**, BASTIEN C., FAIVRE RAMPANT P., PINON J. 2000. The challenge of durable resistance to pests and diseases in forest trees : the biologist's point of view. Proc. 21th Session International Poplar commission, Vancouver, WA, USA 24-28 September 2000, pp. 194 (communication orale MV sur invitation et résumé)
- M. VILLAR**, H. VAN DE SYPE, A. BERTHELOT, V. BRETON, C. GINISTY, P. MONCHAUX, J. PINON. 2000. Presentation of the new poplar selection programme by the French scientific consortium AFOCEL/Cemagref/INRA. Proc. 21th Session International Poplar commission, Vancouver, WA, USA 24-28 September 2000, pp. 195 (communication orale MV et résumé)
- P. FAIVRE-RAMPANT, **VILLAR M.**, PRAT D., LESAGE MC., BASTIEN C. 2000. Detection of genes and QTL related to rust resistance in poplar. Proc. 21th Session International Poplar commission, Vancouver, WA, USA 24-28 September 2000, pp. 55
- S. AUGUSTIN, P. FAIVRE-RAMPANT, A. DELPLANQUE, LESAGE MC., **VILLAR M.**, BASTIEN C. 2000. Quantitative trait loci linked with resistance to hybrid poplar to *Chrysomela tremulae*. Proc. 21th Session International Poplar commission, Vancouver, WA, USA 24-28 September 2000, pp. 9
- N. MARRON, **M. VILLAR**, E. DREYER, D. DELAY, E. BOUDOURESQUE, J.-M. PETIT, F.M. DELMOTTE, J.-M. GUEHL, F. BRIGNOLAS. Use of relationship between specific leaf area (SLA) and leaf plastochron index (LPI) as indicator of productivity and carbon isotopic discrimination for 31 *Populus x euramericana* (Dode) Guinier clones. Proc. International Poplar Symposium III (IPSIII), IUFRO, Uppsala, Suède, 26-29 août 2002 (communication orale MV et résumé).
- M. VILLAR**, L. BRIANÇON, M. CHANTEREAU. 2004. La Loire est elle encore sauvage ? point de vue du Peuplier noir. Conférence au Muséum des Sciences Naturelles d'Orléans. Octobre 2004 (communication orale MV).
- M. VILLAR**, E. COLLIN. 2005. Conserver et valoriser ormes lisses et peupliers noirs dans le bassin de la Loire. In : Club des gestionnaires des levées et du lit du bassin de la Loire. DIREN Centre. Service de Bassin Loire Bretagne – MOG. 30 juin 2005 (communication orale EC + MV)
- M. VILLAR**, E. M. CHANTEREAU, O. FORESTIER, H. LE BOULER, E. COLLIN. 2005. Conservation et valorisation de deux espèces forestières ligériennes : le peuplier noir (*Populus nigra*) et l'orme

lisse (*Ulmus laevis*). Université d'été Val de Loire, Patrimoine Mondial Unesco, Tours, France, 26 septembre 2005 (communication orale EC + MV)

- M. VILLAR, O. FORESTIER.** 2006. Ressources génétiques du peuplier noir (*Populus nigra* L.) dans la plaine rhénane alsacienne : états des lieux, programme de conservation et perspectives. Colmar, 8 novembre 2005. WSG Baden-Wurtemberg, 10 : 85-93 (communication orale MV + Proceedings)
- M. VILLAR.** 2007. Histoire d'une aventure, d'un dialogue, d'une collaboration entre chercheurs et gestionnaires. Projet de recherche POPLOIRE. Rencontres Nationales de la Haie Champêtre, Melle (Poitou-Charentes), 25 octobre 2007 (communication orale MV, conférencier invité).
- M. VILLAR et al.** 2007. Ressources naturelles du Peuplier noir en Loire : diversité de l'espèce et évolution de ses habitats. Réunion RESONAT, Orléans, 17 Décembre 2007 (communication orale MV, conférencier invité).
- M. VILLAR, O. FORESTIER.** 2008. Conservation et valorisation des ressources génétiques du Peuplier noir en France. Colloque : les nouveaux usages de l'Arbre. INH-DRAF Pays de Loire, Angers, 19 juin 2008 (communication orale MV, conférencier invité).
- C. BASTIEN, N. CHENAULT, A. DOWKIW, V. JORGE, M. VILLAR, M. JUTEAU, V. GUERIN, R. VALADE, A. DAUNAY, J. ALMEIDA, E. KLEIN.** 2008. Pollen flow between Lombardy poplar and natural populations of black poplar (*Populus nigra* L.). Proc. IUFRO-CTIA 2008 Joint Conference : Adaptation, Breeding and Conservation in the Era of Forest Tree Genomics and Environmental Change, Quebec City, Canada. August 25-28, 2008.
- M. VILLAR et al.** 2008. Gestion et valorisation des ressources naturelles du Peuplier noir en Loire. Forum ResoNat – Dream pour une gestion durable des ressources naturelles. Université d'Orléans, 15 décembre 2008 (communication orale MV, conférencier invité).
- M. VILLAR, O. FORESTIER.** 2009. Peuplier noir *Populus nigra* L. : Programme National de Conservation des Ressources Génétiques + possible actions Hongroises. Abbaye de Epau. Conseil général de la Sarthe, 22 septembre 2009 (communication orale MV, conférencier invité).
- M. VILLAR, S. CHAMAILLARD, C. BARBAROUX, C. BASTIEN, F. BRIGNOLAS, P. FAIVRE RAMPANT, R. FICHOT, O. FORESTIER, V. JORGE, S. RODRIGUES.** 2010. *Populus nigra* as keystone species able to cope with the ongoing climate change. Fifth International Poplar Symposium, Poplars and willows : from research models to multipurpose trees for a bio-based society. Orvieto (Italy), 20-25 september 2010, pp. 17 (communication orale MV et résumé).
- S. CHAMAILLARD, M. VILLAR, R. FICHOT, M. SABBATTI, F. VILLANI, F. BRIGNOLAS, C. BARBAROUX.** 2010. Genetic variability of carbon isotope discrimination in seedlings from *Populus nigra* L. populations grown under contrasting temperatures. Fifth International Poplar Symposium, Poplars and willows : from research models to multipurpose trees for a bio-based society. Orvieto (Italy), 20-25 september 2010, pp. 24.
- C. LAFON-PLACETTE, D. GOURCILLEAU, S. CHAMAILLARD, R. FICHOT, MB BOGEAT-TRIBOULOT, D. LE THIEC, A. DELAUNAY, M. VILLAR, F. BRIGNOLAS, S. MAURY.** 2010. Epigenetic, water deficit and productivity in poplars. Fifth International Poplar Symposium, Poplars and willows : from research models to multipurpose trees for a bio-based society. Orvieto (Italy), 20-25 september 2010, pp. 45.
- C. BASTIEN, A. DOWKIW, V. JORGE, E. VOISIN, V. GUERIN, M. VILLAR, P. POURSAT, S. DUPLESSIS, P. FREY, B. FABRE, A. KOHLER, A. PLOMION, C. LALANNE, A. BRESSON, F. BITTON, P. FAIVRE RAMPANT.** 2010. Towards broad-spectrum resistance to *Melampsora larici-populina* rust in poplar : new genetic constructions and potential adaptation of the pathogen. Fifth International Poplar Symposium, Poplars and willows : from research models to multipurpose trees for a bio-based society. Orvieto (Italy), 20-25 september 2010, pp. 196.

- TUBA K., LAKATOS F., S. AUGUSTIN, DENUX O, **VILLAR M.** VILLANI F., KIELISZEWSKA-ROKICKA B, KARLINSKI L., BRANDLE M., KUNKLER N., SMULDERS M.J.M., 2010. The effect of the local environmental conditions on associated organisms of Lombardy poplar (*Populus nigra* var. *italica*). Fifth International Poplar Symposium, Poplars and willows : from research models to multipurpose trees for a bio-based society. Orvieto (Italy), 20-25 september 2010, pp. 198.
- M. VILLAR**, S. CHAMAILLARD, C. BARBAROUX, C. BASTIEN, F. BRIGNOLAS, P. FAIVRE RAMPANT, R. FICHOT, O. FORESTIER, V. JORGE, S. RODRIGUES. 2011. Le Peuplier noir (*Populus nigra* L.) espèce adaptée aux changements climatiques en Loire ? Séminaire ZAL/CNRS/CITERES La biodiversité du bassin versant de la Loire. Facteurs déterminants et interactions. Tours 16 et 17 juin 2011 (communication orale MV et résumé).
- M. VILLAR**. 2011. Importance des peuplements indigènes de Peuplier noir (*Populus nigra* L.) en bord de Loire. Séminaire sur les forêts alluviales ligériennes. Saumur, 27 et 28 juin 2011. Fédération des Conservatoires d'Espaces naturels (communication orale MV, conférencier invité).
- S. GREULICH, **M. VILLAR**, JL YENGUÉ, I. LA JEUNESSE, G. LEMONNIER, C. CARREAU. 2011. Vulnerability of alluvial vegetation of the Loire River (France) in relation to climate change. 54th Symposium of the International Association for Vegetation Science – IAVS, Lyon Juin 2011. Session Riparian Habitats.

4. Posters

- GAGET M., VILLAR M., DUMAS C., LEMOINE M., TEISSIER du CROS E. 1984. Poplar improvement : new strategies currently in progress in France. Proc. 17th Session International Poplar Commission, Ottawa, Canada, pp. 25-30 (poster et résumé)
- VILLAR M.**, GAGET M., RAQUIN C., LEMOINE M., ROUGIER M., DUMAS C. 1992. Pollen-pistil interactions in interspecific crosses in *Populus*: consequence for the french INRA poplar breeding programme. Proc. XIIIth Eucarpia Congress on Reproductive Biology and Plant Breeding. 6-11 Juillet 1992, Angers , France, pp. 273-274 (poster et résumé).
- VILLAR M.**, GAGET M., RAQUIN C., LEMOINE M., ROUGIER M., DUMAS C. 1992. Pollen-pistil interactions in interspecific crosses in *Populus* : consequence for the french INRA poplar breeding programme. Proc. 19th Session International Poplar commission, Zaragoza, Spain, 22-25 Septembre 1992, pp. (poster et résumé)
- VILLAR M.**, LEFÈVRE F., BRADSHAW HD. 1994. Qualitative resistance of *Populus* sp. to leaf rust *Melampsora larici-populina* Kleb.: Identification of RAPD markers linked in a 2 x 2 factorial mating design. Proc. Plant Genome II. San Diego, CA, USA, 24 au 28 janvier 1994 (poster et résumé dans proceedings).
- BASTIEN C., SCHNEIDER C., LAINE F., LEFEVRE F., ROZENBERG P., **VILLAR M.** 1996. Breeding poplars for wood density : intra and interspecific variability in a 9x9 factorial mating design involving *Populus deltoides* and *P. trichocarpa*. Proc. 20th Session International Poplar commission, Budapest, Hongrie, 1-4 Octobre 1996, pp. 898 (poster et résumé)
- MURANTY H., BASTIEN C., BOREL C., DUFOUR J., GOUÉ-MOURIER MC., FAIVRE RAMPANT P., IKETANI H., LACAN D., LE GUERROUÉ B., LESAGE MC., LEFEVRE F., PIERMANT P., PINON J., PRADO E., PRAT D., SANTI F., **VILLAR M.** 1996. Detection of diseases resistance genes by the use of mating design in poplars and wild cherry. Proc. Novel Applications of molecular markers in forest trees. Texas A&M University, Houston, USA, 23 au 26 Juin 1996 (poster et résumé dans proceedings).
- MIOT S., FAIVRE RAMPANT P., FREY P., LEFEVRE F., LESAGE MC., GOUÉ-MOURIER MC., MURANTY H., PINON J., PRAT D., **VILLAR M.** 1997. One cluster of genes governs qualitative resistance of our rust races in poplar. Proc. Plant and Animal Genome V. San Diego, CA, USA, 12 au 16 janvier 1997 (poster et résumé dans proceedings).

- PRAT D., A. ARCADE, C. BODENES, P. FAIVRE RAMPANT, JM. FRIGERIO, A. KREMER, MC LESAGE, MC. MOURIER, H. MURANTY, C. PLOMION, E. PRADO, F. SANTI, **M. VILLAR**. 1997. Comment surmonter les difficultés des espèces forestières pour la recherche de QTL. Stratégies génomiques et Amélioration des Plantes. Séminaire du groupe de travail "Génomomes végétaux". Méribel, Avril 1997. pp. 55-60
- C. SAINTAGNE, FAIVRE RAMPANT P., BASTIEN C., MC. MOURIER, D. LACAN, MC LESAGE, **M. VILLAR**, D. PRAT. 1999. Identification of *Populus trichocarpa* of AFLP markers linked with partial resistance to foliar rust *Melampsora larici populina* (race E2). Proc. International Poplar Symposium II (IPSII), IUFRO, Orléans, 13-17 Septembre 1999, (poster).
- S. AUGUSTIN, HU JianJun, FANG JianJun, DELPLANQUE A., FAIVRE RAMPANT P., **VILLAR M.** 1999. Preliminary data on resistance of progenies of *Populus deltoides* to a Cerambycidae borer : *Apriona germari* HOPE under artificial and natural infestation. Proc. International Poplar Symposium II (IPSII), IUFRO, Orléans, 13-17 Septembre 1999, (poster).
- G. PILATE, D. CORNU, S. HAWKINS , **M. VILLAR**, C. BOREL, S. AUGUSTIN, A. DELPLANQUE, R. BLANLUET, JC. LEPLÉ. 1999. Transgenic poplar in the field : 10 years of experimentation. Proc. International Poplar Symposium II (IPSII), IUFRO, Orléans, 13-17 Septembre 1999, (poster).
- P. FAIVRE RAMPANT, LESAGE MC., **VILLAR M.**, PRAT D. 2000. Molecular genetic map of *Populus deltoides* and *P. trichocarpa*. Proc. 21th Session International Poplar commission, Vancouver, WA, USA 24-28 September 2000, pp. 54 (poster)
- J. PINON, P. FREY, S. MIOT, **M. VILLAR**. 2000. The problem of durable resistance in the case of poplar rust (*Melampsora larici-populina*). Proc. Intern. Symposium on durable resistance : key to sustainable agriculture. Wageningen, Pays-Bas, 28/11 au 2/12/2000 (poster)
- M. VILLAR**, L. BRIANÇON, M. CHANTEREAU, S. MURATORIO, B. MUSCH, B. PONT, F. LEFEVRE. 2003. Ecologie et diversité chez une espèce de la ripisylve : le cas du peuplier noir (*Populus nigra*) dans la Réserve Naturelle de St-Pryvé-St-Mesmin en bord de Loire. In : Journées Francophones de Conservation de la Biodiversité. 22 au 25 avril 2003, Villeurbanne, France (poster)
- S. AUGUSTIN, V. JORGE, S. MARCOMBE, C. COURTIN, P. LORME, P. FAIVRE RAMPANT, **M. VILLAR**, C. BASTIEN. 2006. Identification and mapping of *Chrysomela tremulae* resistance QTL in poplar. Proc. International Poplar Symposium IV (IPSIV), IUFRO, Nanjing, Chine, juin 2006 (poster).
- C. BARBAROUX, S. CHAMAILLARD, F. BRIGNOLAS, **M. VILLAR**. 2006. Recherche de déterminants écophysiologicals de la régénération naturelle du peuplier noir en bord de Loire. 19ème Colloque Biotechnocentre, Seillac 9 et 10 nov. 2006 (poster).
- S. CHAMAILLARD, C. BARBAROUX, C. BASTIEN, V. JORGE, C. DEPIERREUX, F. BRIGNOLAS, **M. VILLAR**. 2008. Genetic variability of growth parameters and carbon isotop discrimination in three natural populations of *Populus nigra* L. originating from contrasting habitats in France. Proc. Joint European Stable Isotope User Meeting (JESIUM). 1 au 5 septembre 2008, Presqu'île Giens, France, pp 3-P84 (poster).
- M. VILLAR**, H. LE BOULER, O. FORESTIER. 2009. Le peuplier noir : espèce à mettre en valeur dans les programmes de restauration de forêts alluviales au moyen de variétés 'diversité'. Journées REVER, Atelier du Réseau Francophone d'Echanges et de Valorisation en Ecologie de la Restauration. IUT Agroparc, Avignon, 15 et 16 janvier 2009 (poster).
- V. JORGE, **M. VILLAR**, I. PAOLUCCI, F. BITTON, P. FAIVRE RAMPANT, A. DOWKIW, C. BASTIEN. 2010. Resources and potential for candidate-gene association studies in European black Poplar for leaf rust resistance. 4th International Rusts of Forest Trees Conference, IUFRO Working Party 7.02.05 ; 2010/05/03-06 ; Florence (ITA).
- S. AUGUSTIN, DENUX O, CASTAGNEYROL B., GUILBON S., HARAN J., JACTEL H., KARLINSKI L., KIELISZEWSKA-ROKICKA B, LAKATOS F., SMULDERS M.J.M., TUBA K., VILLANI F.,

VILLAR M. 2010. Communauté Peuplier noir et entomofaune de Loire : réponse des insectes à la diversité génétique de l'hôte. Colloque National d'Ecologie scientifique 'Ecologie 2010' 2-4 septembre 2010, Montpellier (poster P30/02)

- S. RODRIGUES, S. CHAMAILLARD, P. JUGE, **M. VILLAR.** 2010. La végétation comme paramètre structurant de l'édification sédimentaire des Iles de Loire : exemple du laboratoire Grandeur Nature de Mareau-aux-prés. 2^{ème} Forum pour une gestion durable des ressources naturelles. Cluster Resonat, pôle Dream Eaux et Milieux, 14 décembre 2010, Orléans (poster).
- S. AUGUSTIN, DENUX O, CASTAGNEYROL B., JACTEL H., KARLINSKI L., KIELISZEWSKA-ROKICKA B, LAKATOS F., SMULDERS M.J.M., TUBA K., VILLANI F., **VILLAR M.** 2010. Insect herbivory response to *Populus nigra* genetic diversity. Fifth International Poplar Symposium, Poplars and willows : from research models to multipurpose trees for a bio-based society. Orvieto (Italy), 20-25 september 2010, poster, pp. 207

5. Article dans périodique sans comité de lecture

- A. KREMER, DUREL CE., PETIT R., **VILLAR M.** 1994. Marqueurs moléculaires et génétique des arbres forestiers. BioFutur 131: 17-23
- F. LEFÈVRE, **VILLAR M.**, BONDUELLE P. 1994. Peupliers. Forêt-entreprise 96: 76-78
- J. PINON, P. FREY, **M. VILLAR.** 2001. La populiculture à la recherche de la résistance durable aux maladies. La Forêt Privée, 258: 25-32.
- A. BERTHELOT, V. BRETON, C. GINISTY, P. MONCHAUX, J. PINON, **M. VILLAR.** 2002. Le groupement d'intérêt scientifique Peuplier : la recherche française unit ses forces. Forêt-Entreprise, 143 : 42-44.
- M. VILLAR,** O. FORESTIER, H. LE BOULER. 2004. Le Peuplier noir : un patrimoine naturel à préserver. Biofutur 247 : 24-27.
- C. BASTIEN, V. JORGE, A. DOWKIW, **M. VILLAR,** P. FAIVRE RAMPANT. 2004. Amélioration génétique des peupliers : une meilleure connaissance des déterminismes génétiques pour la création de cultivars performants. Biofutur 247 : 33-37
- E. DREYER, MB BOGEAT-TRIBOULOT, LE THIEC D., GUEHL JM, BRIGNOLAS F., **VILLAR M.,** BASTIEN C., MARTIN F., KOHLER A. 2004. Tolérance des peupliers à la sécheresse : peut on espérer l'améliorer ? Biofutur 247 : 54-58
- L. LEQUIVARD, M. CHANTEREAU, E. COLLIN, **M. VILLAR.** 2005. La Flore de Loire. Covalences, 56 : 10-12.
- M. VILLAR,** O. FORESTIER. 2006. Ressources génétiques du peuplier noir (*Populus nigra* L.) dans la plaine rhénane alsacienne : états des lieux, programme de conservation et perspectives. WSG Baden-Wurttemberg, 10 : 85-93
- M. VILLAR.** 2006. L'INRA au secours du peuplier noir sauvage de la Loire. La Forêt Privée, 292 : 18-19
- C. BASTIEN, N. CHENAULT, A. DOWKIW, **M. VILLAR,** P. FREY, E. KLEIN. 2009. Interactions entre populations naturelles et cultivés : l'exemple du peuplier. Biofutur, 305, 31-34

6. Autres productions

VILLAR M., LEMOINE M. 1993. Transfert de gènes entre peupliers cultivés et peupliers sauvages en France: risques liés à la culture de peupliers transgéniques. Synthèse bibliographique réalisée dans le cadre du Contrat INRA/MAF "Possibilités et limites pour la dissémination de peupliers génétiquement modifiés en plantations artificielles" Novembre 1993, 20pp + annexes.

- VILLAR M., TANG QIAN 1996. Propositions for a poplar breeding programme in NorthEast China. Rapport de mission FAO : 'Afforestation, forestry research, planning and development in the Three North Region', GCP/CPR/009/BEL. 12pp. + Annexes.
- VILLAR M. 1997. Poplar breeding programme in NorthEast China : propositions for 1998 breeding procedures. Rapport de mission FAO : 'Afforestation, forestry research, planning and development in the Three North Region', GCP/CPR/009/BEL. 9pp. + Annexes.
- VILLAR M. 1998. Poplar breeding programme : 1998 actions and propositions for years 1999 and 2000. Rapport de mission FAO : 'Afforestation, forestry research, planning and development in the Three North Region', GCP/CPR/009/BEL. 11pp. + Annexes.
- VILLAR M. et M. CHANTEREAU. 2007. Prise en compte du Peuplier noir dans gestion du lit de la Loire. Plaquette A4, 4 pages couleur, 3000 exemplaires
- VILLAR M. 2009. Inscription au Catalogue National des variétés forestières de 3 variétés mélange clonal Peuplier noir : Rhin, Garonne et Loire
- VILLAR M, F. ROGEON. Site internet Peuplier noir, <http://peupliernoir.orleans.inra.fr>. Version III en mars 2011.
- VILLAR M, O. BERTEL. Exposition photographique, 12 photos illustrant Peuplier noir et diversité génétique Peuplier noir. Exposition itinérante, RNN du Val d'Allier mars 2009, Fêtes de la Science Orléans 2010, 2011.

2nde partie : SYNTHÈSE DES TRAVAUX DE RECHERCHE

Cadre et problématique générale

Ce mémoire en vue de l'obtention de l'Habilitation à Diriger des Recherches entre dans le cadre du programme national de la conservation des ressources génétiques du peuplier noir (*Populus nigra* L., famille des *Salicaceae*), espèce pionnière emblématique des forêts alluviales.

Présentation de l'espèce

Cette espèce couvre une aire naturelle très vaste, de l'Europe de l'Ouest à l'Asie, comprenant également une étroite frange nord-africaine. La France représente donc l'extrémité ouest de cette aire naturelle (Fig. 1). C'est une espèce longévive (220 cernes comptés sur un individu des Pyrénées) exigeante en eau et en lumière. Le peuplier noir fonctionne en métapopulations : la régénération se fait au travers de la colonisation d'espaces ouverts par les perturbations de la dynamique fluviale et les populations sont souvent structurées en cohortes.

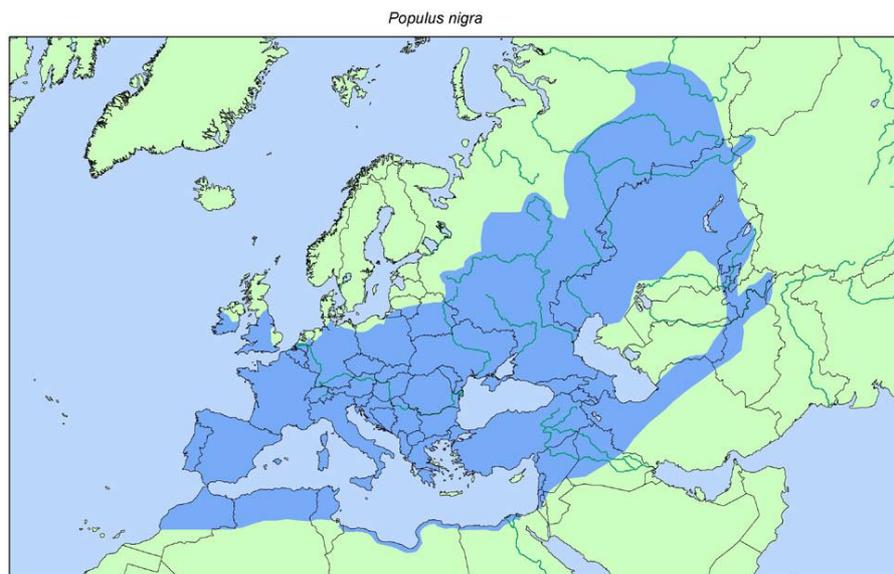


Fig. 1 : carte de répartition du peuplier noir, EUFORGEN 2009, www.euforgen.org

Atouts écologiques de l'espèce dans son habitat

Le peuplier noir présente de nombreux intérêts écologiques dans son habitat, la forêt alluviale, qui est le compartiment terrestre de l'hydrosystème. Les relations avec l'eau de cette forêt et des espèces qui la composent (connection à la nappe alluviale, façonnage par la dynamique fluviale) sont les originalités de cet écosystème unique (Piegay *et al.* 2003, Naiman *et al.* 2005). La forêt alluviale constitue également un véritable espace tampon (Naiman et Decamps 1997) entre le fleuve et les zones anthropisées adjacentes. Cet écotone est un des habitats terrestres les plus riches : la faune sauvage trouve dans cette mosaïque végétale des conditions favorables

pour se cacher, se nourrir et se reproduire ; il présente également une fonction épuratrice remarquable des nutriments (nitrate et phosphate). Parmi l'ensemble des espèces forestières présentes, le peuplier noir est l'essence dominante et les interactions qu'il possède avec le milieu sont à l'origine de toute la diversité et l'originalité que l'on rencontre dans les différents cortèges floristiques qui se développent en milieux alluviaux. Le réseau racinaire est également un système très complexe de cohésion et de fixation des matériaux alluvionnaires, engendrant un effet protecteur vis-à-vis de l'érosion des berges. Enfin, le peuplier noir est un élément important dans l'attractivité et la qualité des paysages de vallées (Loire, cf page de garde...).

Intérêts économiques

Dans les temps plus anciens, les peupliers noirs élevés en têtard fournissaient une source de bois et de fourrage non négligeable aux paysans locaux et les plus belles grumes constituaient de la charpente bon marché. Mais depuis le début du XX^{ème} siècle, *Populus nigra* est surtout une des espèces impliquées dans des programmes d'amélioration européens. Il confère aux hybrides interspécifiques sa rusticité et son bon comportement vis-à-vis de certaines maladies (Cagelli et Lefèvre 1995). La populiculture, modèle de foresterie intensive, privilégie en Europe les hybrides interspécifiques, et une majorité de cultivars sont des hybrides entre *P. deltoides* - espèce nordaméricaine- et *P. nigra* (hybrides euraméricains).

Menaces avérées de l'espèce et de son habitat

Depuis longtemps, l'homme s'est mis à artificialiser les plaines alluviales, impliquant l'élimination des forêts riveraines. Sur le continent nord-américain, un tel déclin du peuplier des forêts alluviales dû à l'aménagement des fleuves et à leur régulation par les barrages a été décrit par Braatne *et al.* 1996. En Europe, 88% des boisements riverains ont disparu (UNEP World Conservation Monitoring Centre 2000, Hughes et Rood 2003). Les forêts alluviales font l'objet d'un état des lieux régulier sur le territoire français, depuis 1960. Le constat actuel basé sur l'évolution 1990-2000, montre une évolution récente positive avec des pertes en superficies moins importantes entre 1990 et 2000 qu'aux périodes antérieures. Cependant en 2000, 32 % de ces zones humides étaient dans un mauvais état de conservation (Michel 2009). En France, une étude basée sur des documents d'archive et des cartes historiques a montré que la ripisylve garonnaise a régressé de 81 % en deux siècles (Muller *et al.* 2002). Une telle évolution a été montrée sur la zone alluviale d'une autre rivière, l'Eygues en France (Kondolf *et al.* 2007), même si la présence humaine étant tellement forte au milieu du 19^{ème} siècle, que chaque mètre carré était cultivé !

Etant inféodé plus particulièrement à la ripisylve (forêt alluviale de bois tendre), le peuplier noir n'échappe pas aux dégradations de son habitat. Le peuplier noir est soumis à deux menaces majeures.

La première correspond à l'altération, la fragmentation et la réduction de son habitat engendrées par le développement de l'agriculture et des activités humaines (Naiman *et al.* 2005). Les barrages hydroélectriques, les endiguements et chenalisations, l'extraction intensive de matériaux dans le lit mineur des rivières ainsi que l'augmentation du prélèvement d'eau notamment pour l'irrigation des zones agricoles ont modifié le régime hydrologique des rivières et perturbé les cycles naturels d'érosion et de sédimentation (Malavoi et Adam, 2007). Ces changements ont abouti à une réduction des surfaces favorables à la régénération. Les habitats pionniers

sont donc progressivement éliminés et les peuplements évoluent vers des peuplements à bois durs (frêne, orme...). Les plantations de variétés hybrides de peuplier ont également contribué à la réduction de ces surfaces.

La deuxième menace est liée aux flux de gènes et au risque d'introgession depuis le compartiment cultivé, largement représenté sur le territoire. Ce compartiment comprend les plantations de cultivars hybrides (mentionnées ci-dessus) et également les plantations d'ornement dominées par le peuplier d'Italie (cultivar de l'espèce *Populus nigra*). Il est caractérisé par un niveau de diversité génétique extrêmement faible.

Les deux menaces citées ci-dessus affectent respectivement la taille efficace et la composition génétique des populations, paramètres essentiels pour le maintien à long terme de la diversité génétique et de l'adaptabilité de l'espèce.

Le peuplier noir ne présente pas actuellement de statut de protection particulier. Cependant, *Populus nigra* est présent dans l'habitat prioritaire de l'Union Européenne 91E0 (*Alno-Padion*, *Alnion incanae*, *Salicion albae*) et dans les deux habitats élémentaires suivants : Saulaies arborescentes à Saule blanc, Peupleraies sèches à Peuplier noir.

Modifications climatiques et menaces additionnelles

Les modifications climatiques avérées dans l'aire naturelle de l'espèce peuvent représenter une troisième menace pour l'installation et la survie des populations de peuplier noir.

Depuis les débuts des années 2000, les experts du Groupe Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC) sont unanimes sur les conséquences des modifications climatiques (IPCC 2007). Des vagues de températures estivales extrêmes (Meehl et Tebaldi 2004) et des sécheresses plus sévères et plus fréquentes sont classiquement prédites auxquelles s'ajoutent des inondations également plus fréquentes et plus intenses (dues à une quantité de précipitation plus importante, spécialement en hiver et printemps) qui peuvent fragiliser plus particulièrement cet écosystème riverain et les espèces qui le composent.

Trois réponses des espèces forestières sont possibles face au changement climatique (Koskela *et al.* 2007, Aitken *et al.* 2008) :

- (i) l'espèce peut migrer vers des latitudes plus froides ou des altitudes plus élevées
 - (ii) l'espèce peut s'éteindre (extinction) ou disparaître localement (extirpation)
 - (iii) l'espèce peut réussir à se maintenir grâce à ses capacités adaptatives.
- L'adaptation est une évolution par sélection naturelle sur plusieurs générations, induisant la modification du génotype. La plasticité phénotypique est la capacité d'un génotype à produire différents phénotypes en fonction d'un changement d'environnement. Le peuplier noir est une espèce pérenne, présente une diversité intra et interpopulationnelle importante et un cycle de vie plus court que la majorité des autres espèces forestières. Ainsi sa réponse face aux changements climatiques dépendra principalement de ces derniers mécanismes génétiques et physiologiques, réponses qui seront abordées dans ce mémoire.

Programme de conservation des ressources génétiques

A cause des menaces exercées par l'action anthropique sur les habitats de cette espèce et à la suite à la première conférence ministérielle sur la protection des forêts en Europe (Strasbourg 1990), un programme national de conservation des ressources génétiques de *Populus nigra* a été engagé par le Ministère de l'Agriculture et de la Pêche (MAAPRAT) au sein d'une commission de conservation des ressources génétiques forestières (CRGF). L'objectif est de conserver la diversité génétique de cette espèce ainsi que les mécanismes naturels (pressions de sélection) qui la sous-tendent. Le programme Peuplier noir a vingt ans (il fut un des quatre réseaux pilotes d'origine selon Arbez 1994). A la suite de la seconde conférence ministérielle sur la protection des forêts en Europe (1993), les acteurs des divers programmes nationaux en Europe ont été réunis au sein du réseau EUFORGEN à partir de 1994 pour de nombreuses actions communes (dont Lefèvre *et al.* 2001, 2002b). Certains acteurs se sont également retrouvés au sein du projet de recherche européen EUROPOP (Van Dam et Bordacs 2002). J'ai repris la coordination de ce programme en juin 2002.

La problématique de conservation du peuplier noir et de son habitat, en intégrant la diversité génétique intraspécifique, garant de l'adaptation de l'espèce s'intègre donc dans ce programme national du MAAPRAT, mais s'intègre également dans plusieurs plans et stratégies initiés récemment :

(i) Stratégie Nationale pour la Biodiversité 2011-2020. Elle vise à préserver, restaurer et accroître la diversité du vivant dans tous les espaces dont la France est responsable. La SNB mentionne la diversité génétique intraspécifique. L'orientation stratégique 'préserver le vivant et sa capacité à évoluer' précise dans son objectif 4 que le renforcement de la conservation de la diversité génétique *in situ* et *ex situ* et sa gestion sont nécessaires.

(ii) Le plan national d'adaptation de la France aux effets du changement climatique 2011-2015 comprend, dans la fiche Forêt, une mesure portant sur la conservation, l'adaptation et la diversification des ressources génétiques forestières.

(iii) La Directive Cadre sur l'Eau (Europe). Ses objectifs sont de restaurer le bon état écologique des fleuves et rivières d'ici 2012. Dans ce contexte, l'arbre est un élément naturel clef des fleuves et rivières qui apporte des atouts ('provide benefits') pour l'écosystème aquatique et riparien (Gurnell 2007).

(iv) Le plan Trame Verte et Bleue du Grenelle de l'Environnement, la ripisylve jouant le rôle de corridor écologique, assurant une continuité entre des milieux souvent fragmentés, facilitant les échanges et les déplacements entre les différentes communautés animales.

Enfin, ce projet de recherche s'intègre dans le schéma stratégique du Département EFPA (2011-2015). Le défi scientifique 4 vise à évaluer et favoriser l'adaptation aux changements globaux des forêts, prairies et milieux aquatiques (*via* l'estimation de l'adaptabilité naturelle des écosystèmes sur la base du niveau de diversité génétique des populations, de la plasticité et du comportement des individus).

Plan de ce mémoire

Mes activités actuelles participent à l'étude du comportement et de l'adaptation du peuplier noir aux variations de l'environnement à partir des thématiques suivantes :

(i) Etude de la diversité génétique du peuplier noir à l'échelle nationale : structuration géographique des caractères neutres et adaptatifs.

(ii) Etude de la diversité génétique locale : variabilité spatio-temporelle du système de reproduction et impact des facteurs du milieu sur la régénération et l'installation des populations (sédiments, température, eau)

Ce mémoire est structuré en deux grandes parties, autour de mes activités de recherche (principalement depuis 2003) et du projet que je propose de développer dans les cinq prochaines années.

Les deux premiers chapitres A et B de la synthèse de mes activités de recherche sont largement centrés sur l'étude des caractères impliqués dans la fitness des populations. La fitness décrit la capacité des individus à se reproduire, à se disséminer et à transmettre leur génotype à leurs descendants. Les deux caractères suivants seront détaillés : (i) la reproduction sexuée, qui correspond à la production de fruits viables et qui permet la transmission des gènes à la génération suivante (un volet développera les flux de gènes possibles avec les peupliers cultivés), (ii) le recrutement (en lien avec la morphodynamique fluviale), qui comprend la germination et la survie des semis permettant de mesurer le succès de l'installation de la descendance. Le troisième chapitre C sera une conséquence de cette fitness au niveau local et au niveau du bassin versant. Après avoir présenté les travaux d'inventaire à trois différentes échelles complémentaires (national, ensemble du lit de la Loire, portion de 53 km de Loire), ce chapitre fera le point sur les études de diversité génétique et de variabilité phénotypique de caractères adaptatifs qui peuvent contribuer à la recherche d'une éventuelle structuration géographique de la diversité génétique.

Concernant mon projet de recherche, il se concentrera dans un premier temps sur les possibilités d'adaptation des populations et de plasticité phénotypique des individus de cette espèce en lien avec les variations de l'environnement (chapitre D). Le chapitre E de ce projet changera d'échelle : il se placera dans le contexte de l'espèce et de son environnement et visera à comprendre les interactions que possède cette espèce avec les autres composantes de cet écosystème, de type abiotique (sédiments) ou biotique (compétition avec les autres *Salicaceae*). Enfin, ce mémoire abordera le questionnement scientifique posé par la mise en place sur le long terme du programme de conservation des ressources génétiques du peuplier noir (chap. F).

Ce mémoire épouse l'ambition de l'interdisciplinarité, en naviguant dans les eaux de la génétique, de l'écophysiologie, de l'écologie, de la biogéographie et de la géologie. Ce travail s'inscrit dans la durée, combine des expérimentations en conditions *ex situ*, *in situ* et en laboratoire et se base sur des partenariats scientifiques multi-organismes intrarégionales (dont les deux universités d'Orléans et de Tours) et nationales, particulièrement dynamiques autour de cette espèce.

Je ferai référence à mes publications par leur référence numérique telle qu'elle apparaît dans la liste jointe à ce mémoire ([1 à 37] pour les articles et [a à g] pour les chapitres d'ouvrage). La référence à des travaux de la littérature se fera de manière classique (i.e Aitken et al. 2008).

A : Biologie de la reproduction sexuée, phénologie florale et interactions peupliers cultivés x peupliers noirs

Collaboration INRA Orléans : C. Bastien, A. Dowkiw, V. Jorge

1. Biologie florale et interactions pollen-pistil

La très grande majorité des espèces du genre *Populus* sont dioïques (moins de 4 % des Angiospermes) : c'est une caractéristique lourde de conséquence pour le succès reproducteur de ces espèces, qui nécessite la présence des arbres des deux sexes et la synchronisation de la floraison. La maturité sexuelle est atteinte vers l'âge de 6 à 10 ans pour les peupliers noirs (Zsuffa 1974) mais ils ne produisent pas une quantité importante de pollen et de graines avant 15/20 ans. Les fleurs sont structurées en inflorescences (chatons), de couleur différente selon les sexes, de grande taille et très visibles puisque la floraison est antérieure au débourrement végétatif. Nous verrons par la suite que ces caractéristiques 'visibles' sont autant d'atouts pour des études de phénologie florale et d'études de génétique *in situ*.

Pollen : chez ces arbres anémogames, le pollen est produit en grande quantité (et facilement récoltable chez les espèces pures). C'est un grain de petite taille (30 μm). La distance parcourue par le pollen est difficile à évaluer, mais elle peut atteindre de plusieurs centaines de mètres à plusieurs kilomètres (Rathmacher *et al.* 2010). Un test de viabilité simple de germination *in vitro* a été mis au point et est couramment utilisé en laboratoire : de très nombreux tests effectués au cours de mes 20 années de croisements artificiels présentent des pourcentages de viabilité de 60 à 80 % pour le peuplier noir. Le stockage est possible d'une année à l'autre, ce qui a permis notamment des échanges de pollen avec nos partenaires américains (USA Mississippi, USA Seattle, Canada Toronto, Chili...).

Fleur femelle : cet organe a été l'organe cible de mes travaux de thèse. Après la mise au point de la microdissection permettant d'isoler les trois éléments constitutifs de la fleur (lobes stigmatiques, ovaire et pédicelle), mes travaux m'ont permis, dans une première approche, de suivre la germination du pollen et la croissance du tube pollinique jusqu'au micropyle ovulaire (visualisation de la progression des tubes polliniques dans le pistil via la fluorescence de la callose, constituant de la paroi, par le bleu d'aniline [2,3,5,6]). Dans une seconde approche, les patrons protéiques de ces éléments ont été établis dans le contexte d'interactions pollen/pistil en situation compatible (*Populus nigra* x *P. nigra*) et incompatible (*P. nigra* x *P. alba*) [4,11].

Fécondation et graines : l'extrémité de tube pollinique parvient au micropyle ovulaire rapidement (24 heures à 20°C, [11]). Après fécondation, la maturité des graines est rapide, environ entre 6 et 8 semaines (Zsuffa 1974), correspondant à ce que j'ai observé en Loire sur 25 individus de la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de St-Mesmin en 2003. Un autre élément est d'importance pour la biologie de cette espèce : nous avons mesuré en moyenne 13 ovules par ovaire (10,2 selon Karrenberg et Suter 2003) pour un résultat final de 5 graines viables par fruit en moyenne (données non publiées). L'inflorescence présente de 30 à 50 fleurs par chaton, ce qui peut conduire à une quantité de 150 à 250 graines par chaton (225

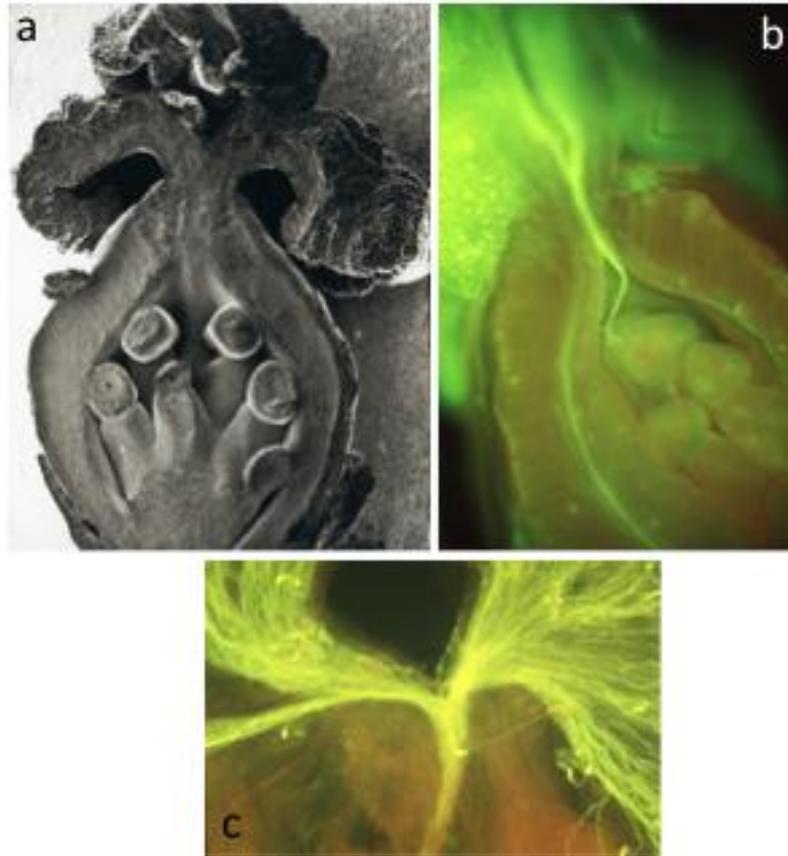


Fig. 2. Fleur de peuplier noir et interactions pollen-pistil.

- a. section longitudinale de la fleur de peuplier noir en microscope électronique à balayage [3]
- b. section longitudinale et visualisation de la progression des tubes polliniques dans l'ovaire (fluorescence par le bleu d'Aniline, ABF)
- c. tubes polliniques et compétition dans le lobe stigmatique (ABF)

selon Barsoum 2001). En résumé, étant donné la quantité très importante de chatons que possède un arbre mature, celui-ci peut libérer plusieurs millions par arbre et par an (Braatne *et al.* 1996). Les graines de peuplier noir sont très légères : $0,80 \pm 0,05$ mg (Karrenberg et Suter, 2003). Ces graines très fines sont entourées de poils cotonneux, permettant une meilleure dispersion par le vent, une meilleure flottabilité lorsque les graines se sont déposées sur l'eau, un accrochage et une germination rapide quand les graines sont déposées sur un substrat humide (Seiwa *et al.* 2008). La part respective du transport réalisé par le vent et/ou par l'eau est difficile à quantifier, tant elle dépend d'une multitude de facteurs climatiques (direction et force du vent, pluie qui plaque au sol les graines...), géomorphologiques (topographie et largeur du cours d'eau, position de l'arbre mère par rapport au lit actif du cours d'eau), hydrologiques (vitesse d'écoulement du cours d'eau) ou encore écologiques (densité de peupliers, hauteur des arbres, volume du houppier, arbre de lisière ou de l'intérieur du peuplement, emplacement du chaton sur l'arbre...). Il reste néanmoins qu'au moment du pic de déhiscence et si la population de peupliers noirs est importante, le fleuve ou la rivière peuvent être recouvertes 'd'un manteau blanc' et lors des années favorables (2011 en Loire par exemple), des surfaces très importantes sont ensuite recouvertes de plantules. Il est également évident qu'une

graine flottant sur l'eau ne pourra remonter le cours du fleuve, ce qui peut avoir des conséquences sur la structuration géographique des populations.

La période de dispersion globale des graines peut être longue, sur plusieurs semaines : neuf semaines sur la Loire et la Drôme et jusqu'à onze semaines sur la Garonne (synthèse dans Guillois-Froget *et al.* 2002). Nos propres observations ciblent cette période de début mai à mi juillet sur la RNN de St-Mesmin en Loire (données non publiées). Nous verrons dans le chapitre B que cette durée importante de dispersion des graines est un atout pour maximiser le recrutement.

Interactions pollen-pistil : mes travaux de thèse, dans le cadre du croisement particulier *Populus nigra* (femelle) x *P. alba* (mâle), ont démontré que les lobes stigmatiques sont le lieu de compétitions polliniques intenses [7,11] et de barrières d'incompatibilité interspécifiques pré-zygotiques. Un autre type de croisement *P. nigra* (femelle) x *P. deltoides* (mâle) a été tenté par la suite - sans succès - à l'INRA d'Orléans (en milieu contrôlé). Ce croisement induit la chute de la fleur quelques jours après pollinisation, que Melchior et Seitz (1968) ont imputé à un avortement de l'embryon après fécondation (barrières d'incompatibilité interspécifiques post-zygotiques). Suite à la miniaturisation du modèle, précédemment décrit, nous avons montré le rôle de l'acide abscissique (ABA) dans cette interaction [13]. D'autres essais en combinant la technique du 'Pollen Mentor' et de culture d'embryon (mise au point pour le programme d'amélioration génétique des peupliers [12]) ne nous ont pas non plus permis d'obtenir d'embryons ; contrairement au croisement inverse *Populus deltoides* (femelle) x *P. nigra* (mâle), parfaitement viable. Nous verrons plus loin dans ce document que cette particularité peut avoir une implication sur la conservation des ressources génétiques du peuplier noir.

En conditions naturelles, il est évident que des mélanges de pollens se produisent. Dans le cadre monospécifique, ces mélanges impliquant plusieurs génotypes permettent le brassage génétique souhaité dans les populations naturelles. D'autres flux de gènes peuvent être plurispécifiques et impliquer des génotypes présents artificiellement dans le paysage français comme le Peuplier d'Italie (variété ornementale de l'espèce *P. nigra*) et/ou les différents cultivars hybrides interspécifiques euraméricains (*Populus deltoides* x *P. nigra*) ou interaméricains (*P. trichocarpa* x *P. deltoides*). La combinaison des différents pollens des nuages polliniques peut être synchrone ou décalée, en fonction de la phénologie florale des individus présents. Quantité et viabilité pollinique peuvent être également différentes dans ces combinaisons et variables selon les années et les microenvironnements. Toutes les combinaisons sont donc possibles, étudiées sous les termes d'effet Mentor [7,e] ou d'effet pionnier (synthèse dans [e]). De telles interactions ayant des conséquences directes en génétique des populations et donc pour le programme de conservation des ressources génétiques du peuplier noir seront présentées dans la partie 3 de ce chapitre.

Outre plusieurs articles dans des revues scientifiques internationales (dont Journal of Cell Science et Sexual Plant Reproduction), les résultats de mes travaux m'ont permis d'être associé très étroitement à deux chapitres d'ouvrage de référence, le premier [c] dans l'ouvrage Peuplier de référence de 1996 Biology of Populus (seul auteur français de ce livre, édité par RF Stettler et al.) et le second [e] dans un ouvrage de 1997 de la Cambridge University Press.

2. Phénologie florale et variabilité phénotypique de 14 populations de peuplier noir de Loire

La diversité génétique d'une espèce forestière est classiquement étudiée en dispositifs expérimentaux de pépinière ou de terrain (dénommés 'Common Garden', base de la 'Genecology', Farmer 1996). En conditions *in situ*, de telles mesures de diversité génétique sont plus rares. Depuis 2003, j'ai initié et conduit un travail original sur la phénologie florale du peuplier noir, caractère clef en génétique des populations pour l'évaluation de la fitness des populations. La dioécie, le groupement des fleurs en chatons visibles et colorés, leur apparition avant la feuillaison et le fort contrôle génétique des caractères de phénologie permettent de telles études (exemple de la phénologie foliaire, présentant des valeurs d'héritabilité de 0,95 à 0,97 chez *Populus trichocarpa*, Dunlap et Stettler 1996 et de 0,94 à 0,97 chez *P. nigra*, Rohde *et al.* 2011).

Mise au point d'un barème de notation de stades phénologiques : un barème de notation a été mis au point en mars 2003 conjointement avec Michel Chantereau, conservateur de la RNN de St-Mesmin (sur la Loire dans le Loiret). J'ai volontairement bâti ce barème à 5 stades (par sexe, annexe 1) avec ce naturaliste, pour qu'il soit accessible pour les gestionnaires accoutumés à des observations de terrain mais peu habitués à des observations de diversité intraspécifique.

Validation sur les peupliers noirs de deux populations de Loire : ce barème a été testé à grande échelle en concentrant les observations sur un même secteur de l'arbre et a été validé sur 57 peupliers noirs de la population de cette RNN, tous les ans de 2003 à 2007 (données non publiées). Le classement de précocité / tardiveté est conservé chaque année, résultat majeur attestant du contrôle génétique fort de ce trait. Ce barème a été utilisé dans une étude très large d'une population de 426 individus du site de St-Ay (Loiret), base de la thèse de Nicolas Chenault sur l'introggression peupliers cultivées x peuplier noir (2006-2011, INRA Orléans, [34]). Il a été également diffusé à la communauté internationale (Belgique, Allemagne) et présenté sous forme de posters à des congrès nationaux et internationaux.

Etude de phénologie florale sur 14 populations du fleuve Loire : ce barème a surtout été au centre d'un vaste projet ligérien 'POPLOIRE' 2006-2009. Il a été utilisé par dix observateurs sur treize sites de Loire (de la Haute-Loire jusqu'à l'estuaire) grâce à un financement que j'ai obtenu de la DREAL Centre, dans le cadre du Plan Loire Grandeur Nature II. Ces observateurs avaient au préalable été formés à l'INRA d'Orléans, en observant des fleurs mâles et femelles sur des branches de peuplier récoltées en nature et forcées artificiellement en serre. Grâce à cette collaboration, 4000 données sur 517 génotypes (avec une moyenne de 7,7 observations et de 39 génotypes par site) ont pu être collectées en 2 mois. Les données sont en cours d'analyse pour une très prochaine publication.

Les premiers résultats sont les suivants :

(a) le sexe ratio des individus est équilibré sur les 14 sites.

(b) le pic de réceptivité femelle s'étale de J88 (jour calendaire) à J111 pour les sites de plaine et de J106 et J125 pour les deux sites de Haute-Loire ; le pic de déhiscence pollinique s'étale également de J88 à J111 pour les sites de plaine et de

J114 et J122 pour les deux sites de Haute-Loire ; l'étalement de floraison est variable selon les sites, par exemple de 11 à 21 jours pour le pic de réceptivité femelle.

(c) le site de Goudet (Haute-Loire, 1000 m altitude) est très différent, avec une floraison mâle et femelle tardive et un non recouvrement de floraison avec les peupliers noirs des autres populations de plaine. Le deuxième site de Haute-Loire (Bas en Basset, 850 m d'altitude, à 50 km en aval de Goudet) présente également une floraison tardive, un recouvrement partiel avec les peupliers du site de Goudet mais un non recouvrement de floraison avec les peupliers noirs des autres populations de plaine.

(d) les autres sites étudiés de plaine ne présentent globalement pas de structuration géographique marquée (via la phénologie florale). Mais ces résultats peuvent masquer des différences importantes : ce fait totalement surprenant est illustré par deux sites de Loire distants uniquement de deux kilomètres (RNN de St Mesmin, mon principal site d'étude et St-Ay, site d'étude de la thèse de Nicolas Chenault). La population de peupliers noirs de St-Ay est globalement plus tardive que celle de St Mesmin (11 jours de décalage pour les pics de déhiscence mâle et de réceptivité femelle). A J100, 54 % des peupliers noirs mâles de la RNN de St-Mesmin ont complètement libéré leur pollen, à mettre en parallèle avec les 11 % de St-Ay. A cette même date, la floraison femelle débute à St-Ay avec seulement 11% des peupliers noirs qui sont en pic de réceptivité, à rapprocher avec les 80% de St-Mesmin. La base génétique de ces différences reste à être expliquée (chapitre B).

(e) la synchronisation de floraison entre les individus mâles et femelles de ces 13 sites est variable entre site (Fig. 3). La phénologie est sans aucun doute un facteur limitant du brassage génétique, conjointement avec d'autres paramètres comme la distance entre individus et la compétition pollinique ([25]).

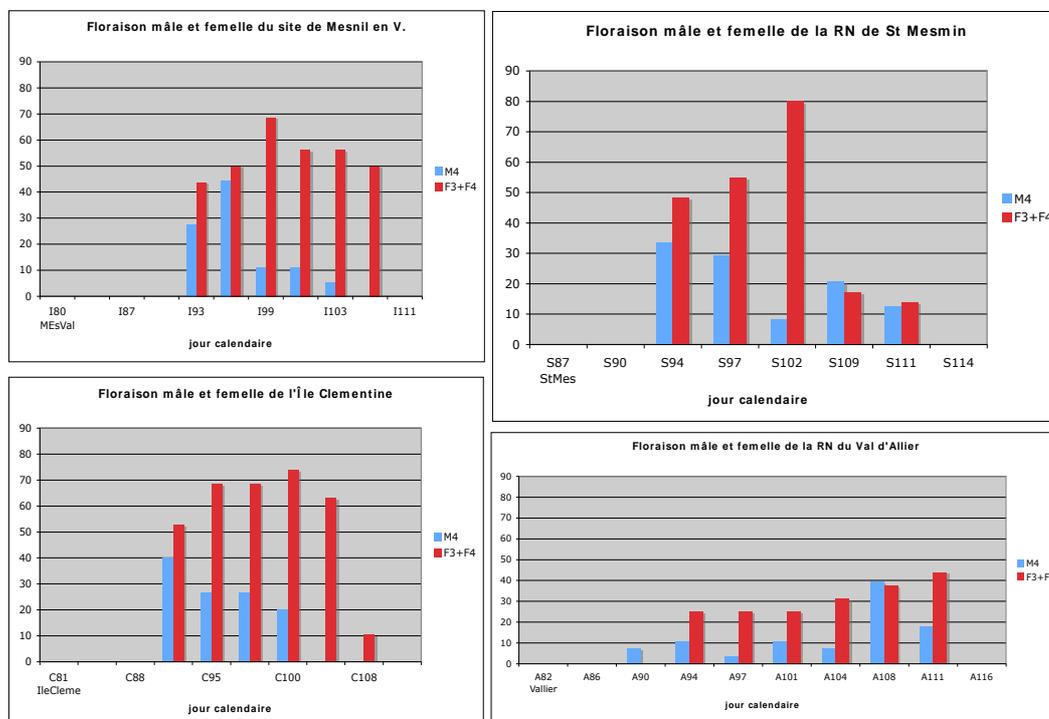


Fig. 3. Pourcentage de floraison de peupliers noirs femelles (rouge) et peupliers noirs mâles (bleu) de quatre des 13 populations de Loire. Les deux populations de gauche (populations proches de Nantes) présentent une floraison mâle plus précoce, les deux populations de droite (proche d'Orléans pour la RNN de St-Mesmin et de Moulins pour la RNN du Val d'Allier) présentent une meilleure synchronisation de floraison.

L'ensemble des résultats issus de ces travaux de phénologie florale semble montrer l'absence d'une structuration en plaine de l'amont à l'aval, ce qui laisse présager de flux de gènes importants, sous réserve de transport de pollen et de graines sur de longues distances (chapitre C). Ce barème de floraison reste le support idéal de visualisation de la diversité génétique intraspécifique. *J'ai organisé quatre formations autour de ce barème auprès de réseaux de techniciens de rivière (réseaux Rhône-Alpes, Loiret, Loire et Tarn-Aveyron). Trois stages de Master II ont utilisé ce barème (2005 Drôme, 2006 Ardèche, 2008 Seine). La prise en compte de la diversité génétique intraspécifique reste un vrai challenge à faire intégrer auprès des professionnels forestiers, des professionnels d'entretien des lits des fleuves et rivières et des conservateurs d'espaces naturels en général. Un document de vulgarisation sur la prise en compte du peuplier noir et de sa diversité dans l'aménagement du lit de la Loire, dans le cadre du projet POPLOIRE, a été diffusé très largement et s'appuie entre autres sur cet outil. La dioécie chez *Populus nigra* et l'importante variabilité de la phénologie florale sont à mon sens une chance pour faire passer ce message.*

3. Flux de gènes peupliers cultivés x peupliers noirs

Dans le genre *Populus*, l'hybridation entre espèces naturelles est fréquente (Eckenwalder 1996), et de nombreux cas ont été reportés en Europe (*Populus alba* x *P. tremula*) et sur le continent nord américain, comme *P. deltoides* x *P. trichocarpa* et *P. angustifolia* x *P. fremontii*. Dans ce dernier cas, les zones d'hybridation, présentant une diversité génétique remarquable, ont largement été étudiées par Whitham et son équipe (Flagstaff, Arizona) et se sont révélées comme des centres dynamiques de processus écologiques et d'évolution pour les plantes et leurs communautés associées (Whitham *et al.* 1999).

En Europe, il n'existe pas d'autres espèces naturelles capables de s'hybrider avec le peuplier noir. Cependant, les flux de gènes entre peupliers du compartiment cultivé et peuplier noir du compartiment sauvage existent. Une récente synthèse de travaux de recherches sur ces flux de gènes entre ces deux compartiments recense 22 références et reporte, au moyen de l'outil moléculaire, des taux d'hybridation sur graines, semis et arbres adultes de 0 à 94,1% (N. Chenault, données non publiées). De plus, au cours de mes nombreuses prospections et études en forêts alluviales naturelles et sur les barres sédimentaires du lit mineur de Loire, j'ai observé des conséquences de ces flux de gènes, soit sous forme de peupliers noirs de phénotype fastigié de sexe femelle (nombreux exemples sur la Loire) soit sous forme de semis ou jeunes plants présentant une physionomie foliaire très différente du peuplier noir (surface, forme, denticulation, couleur différente des deux faces etc...).

31. Etude du cas de *Populus nigra* var. *italica*, génotype 'San Giorgio'

Le peuplier d'Italie est une variété clonale de l'espèce *Populus nigra*, de sexe mâle et de forme fastigiée caractéristique. Le génotype de référence associé à ce cultivar est 'San Giorgio'. Ce génotype est omniprésent dans nos campagnes, comme variété ornementale et en brise-vent et était planté autrefois comme repère visuel (limites de champ, de communes ...). Son implantation en France daterait de 1745, avec sa première plantation le long du canal d'Orléans dans le Loiret. Il est aussi le parent de nombreux croisements naturels et/ou artificiels, à l'origine de cultivars locaux français dits 'de Garonne' ('Vert de Garonne', 'Blanc de Garonne', 'Sarrazin').

Pour évaluer le flux de gènes entre ce génotype particulier et le peuplier noir sauvage, nous avons concentré nos activités sur plusieurs points :

(i) des croisements entre plusieurs clones de peuplier noir femelles et du pollen de 'San Giorgio' ont été réalisés à Orléans avec succès dès 1995, expériences préliminaires pour toute étude de flux de gènes.

(ii) la phénologie florale du génotype 'San Giorgio' a été mesurée dans le projet POPLOIRE précédemment cité. Cette phénologie est remarquablement similaire sur les 11 sites de plaine (pic de déhiscence pollinique entre J90 et J96). Cependant cette notation - seule - n'est pas très informative en matière de flux de gènes : le plus important est de savoir si cette floraison de *P. nigra* var. *Italica* est synchronisée avec la floraison des peupliers noirs femelles des populations locales. La comparaison des deux sites voisins de St-Ay et de la RNN de St Mesmin sur la Loire est très intéressante : alors que les pics de déhiscence pollinique de 'San Giorgio' se situent évidemment à la même période entre les deux sites (J94), 'San Giorgio' fleurit en plein milieu de la floraison des individus femelles de la RNN de St Mesmin (48 % des individus sont à cette date en pic de réceptivité) alors que débute la floraison femelle à St-Ay avec seulement 2% des peupliers noirs qui sont en stade de réceptivité (Chenault *et al.*, données non publiées). Sur les onze sites de plaine, le pourcentage de peupliers noirs femelles réceptifs au moment de la déhiscence pollinique de San Giorgio se situe entre 0 % (seul site du Mesnil-en-Vallée en Maine et Loire) et 65 % (sites de Chaumont sur Loire en Indre-et-Loire et Bonny sur Loire dans le Loiret ; Fig. 4). Il n'existerait pas de tendance générale de décalage Nord-Sud important en France (chez les populations de plaine), car en plus de données de populations de Loire, les premières données sur la RNN des Ramières (Drôme, 2005) et la RNN des Gorges de l'Ardèche (2006) montrent une pollinisation synchronisée de 'San Giorgio' avec les populations naturelles locales.

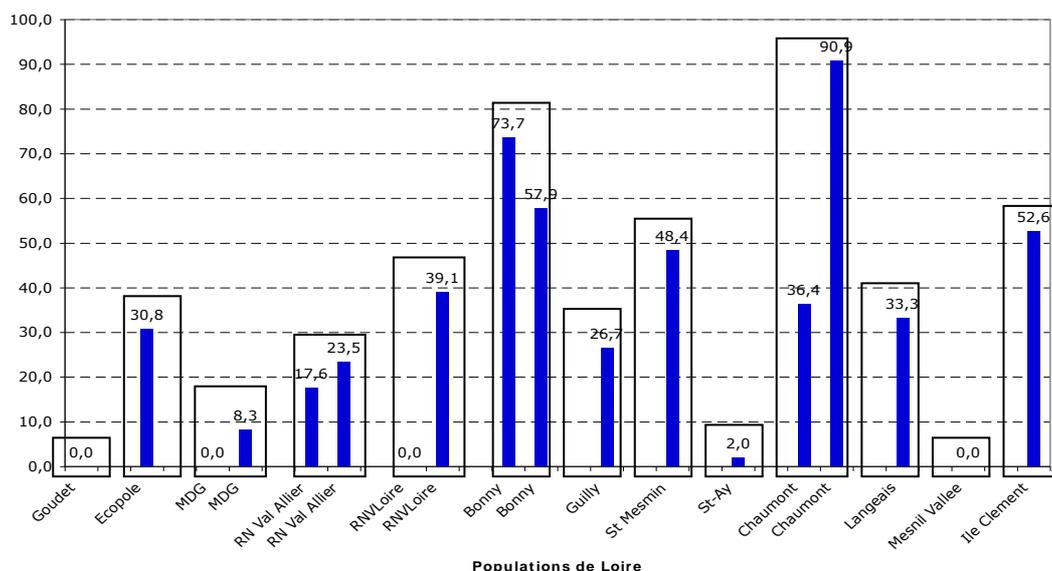


Fig. 4. Pourcentage de floraison de peupliers noirs femelles de 13 populations de Loire (entre 10 et 31 individus par population) au pic de floraison de 'San Giorgio'. Pour quatre populations, les deux valeurs correspondent à deux observations faites à six jours d'intervalle et qui encadrent le pic de floraison de 'San Giorgio'. Goudet est le site le plus en amont de la Loire, l'île Clémentine est localisée dans la banlieue de Nantes.

En altitude, la situation est différente avec une adaptation des populations naturelles pour ce caractère. Les peupliers noirs de la population de Goudet (Haute-Loire) sont à quelques centaines de mètres des peupliers d'Italie du camping municipal de la Commune. La floraison de ce cultivar a été mesurée lors du projet POPLOIRE (33 individus) et le pic de déhiscence pollinique de 'San Giorgio' a été observé vingt jours avant le plus précoce des peupliers noirs femelles locaux.

(iii) un important travail a été coordonné par V. Jorge (AGPF, INRA Orléans) sur l'identification de possibles hybrides de peuplier noir avec 'San Giorgio'. Dix marqueurs diagnostiques de type microsatellite nucléaire permettent d'identifier des hybrides de 1^{ère} génération. 6 % d'individus F1 ont été détectés dans la Collection nationale historique de peuplier noir (310 génotypes) et 4,3 % dans les cinq premières populations françaises que j'ai récoltées depuis 2003 (230 génotypes). D'autres données existent sur trente autres populations et les analyses sont en cours. Il est clair que ces marqueurs ne diagnostiquent que des génotypes issus d'une hybridation de 1^{ère} génération.

(iv) mais le responsable du programme de conservation des ressources génétiques du peuplier noir, que je suis, aimerait également savoir si des individus fastigiés peuvent provenir d'une origine autre (naturelle ?) que d'une hybridation récente ou lointaine avec 'San Giorgio'. Lors de mes récoltes de boutures de peuplier noir dans les populations naturelles, j'ai volontairement récolté des boutures d'individus fastigiés (39 actuellement) sur quatre bassins versants, dans des secteurs sauvages où l'homme est peu présent. D'autres marqueurs plus informatifs permettraient d'identifier si ces individus ont un lien (et avec quel pourcentage) ou non avec 'San Giorgio' (marqueurs de type SNP Single Nucleotide Polymorphism, Meirmans *et al.* 2010, Talbot *et al.* 2011). D'autres technologies comme le séquençage (les coûts ont fortement réduits ; le séquençage de 'San Giorgio' permettrait de le comparer avec les 50 génotypes de *P. nigra*, séquencés dans le cadre des projets européens NovelTree et EnergyPoplar) ou le Comparative Genomic Hybridization (P. Faivre Rampant, comm. pers.) pourraient être également appropriées.

(v) la thématique de l'introgression peuplier noir cv. 'San Giorgio' x peuplier noir 'sauvage' était au centre de la thèse de Nicolas Chenault sur le site de St-Ay où cohabitent 413 peupliers noirs adultes florifères et 13 peupliers d'Italie. Sur les 194 génotypes identifiés, 2,6% seraient des hybrides F1 avec 'San Giorgio', au moyen du set de marqueurs de type microsatellite décrit précédemment [34]. D'autre part, des croisements contrôlés ont été réalisés en 2007 en pollinisant en serre des rameaux florifères de quatre femelles *Populus nigra* récoltés à St Ay avec un mélange de pollen de 'San Giorgio' et de trois autres peupliers noirs sauvages de St-Ay. 900 graines et semis ont été génotypés à l'aide de 10 marqueurs microsatellites nucléaires afin d'en élucider la paternité. La comparaison des contributions paternelles attendues et observées a montré, de façon surprenante et originale, que deux peupliers noirs, dont 'San Giorgio' expriment une compétitivité particulièrement faible par rapport aux deux autres (contribution de 'San Giorgio' inférieure à 12% quelque soit le croisement, au lieu des 22% attendus, Chenault non publié).

Le peuplier d'Italie fait parti du paysage rural et urbain français. Il est pour moi à ce jour un des risques majeurs de perte de diversité génétique des populations sauvages de peuplier noir. C'est de plus un clone de sexe mâle. Cependant, du fait

de son appartenance à l'espèce *Populus nigra*, les conséquences génétiques d'une introgression depuis ce génotype devraient être moindres par rapport à une introgression depuis les hybrides interspécifiques euraméricains ou interaméricains. La phénologie de ce clone est à appréhender au niveau national que ce soit au niveau latitudinal ou altitudinal, mais toujours en comparaison avec les populations naturelles locales. D'autres sites ateliers ont été identifiés lors de mes tournées de terrain et pourraient faire l'objet de tels travaux de recherche (sur un site avec une synchronisation de pollinisation parfaite entre 'San Giorgio' et peupliers noirs sauvages locaux). Le site de Langeais (Indre-et-Loire) paraît idéal, regroupant dans une même secteur géographique plus de 400 'San Giorgio' présents dans la zone industrielle, une population adulte importante très proche et une large zone de régénération sur l'île centrale dans le lit mineur de la Loire.

32. Etude des hybrides euraméricains (*Populus deltoides* x *P. nigra*)

Un autre facteur susceptible d'influencer l'évolution de l'espèce est l'intégration dans son génome de gènes provenant de l'espèce nord américaine *Populus deltoides*. Les hybrides euraméricains (*P. deltoides* x *P. nigra*) sont très largement diffusés dans certains pays européens et ce, depuis les années 1950. Des croisements spontanés de ces hybrides avec *P. nigra* sont possibles [25]. Les gènes de *P. deltoides* sont ainsi susceptibles d'enrichir la diversité génétique de notre peuplier autochtone sauvage, *P. nigra* ! Mais dans le cas où les hybrides spontanés de seconde génération ou issus de rétrocroisements avec *P. nigra*, possèderaient un avantage compétitif par rapport à l'espèce pure, ils risqueraient d'envahir les populations actuelles. Or, il se trouve qu'il existe un très petit nombre de variétés effectivement plantées, la diversité des gènes ainsi introduits serait très faible, ce qui risquerait de réduire considérablement la diversité génétique de *P. nigra*.

J'ai été le rapporteur de la thèse de An Vanden Broeck à Gent (Belgique) en 2004, sur cette thématique de flux de gènes entre peupliers sauvages et cultivés. La collaboration se poursuit principalement par les analyses de ses travaux *in situ* et en croisements contrôlés. Ces réflexions communes ont abouti à une revue de synthèse, une publication acceptée et une en cours de soumission [25, 36, 37]. La situation belge est très particulière avec une très faible ressource naturelle de *Populus nigra* sauvage, qui présente un décalage de floraison avec 'San Giorgio' (Vanden Broeck *et al.* 2003) et une surface très importante de peupliers hybrides (de type euraméricain et interaméricain – *P. trichocarpa* x *P. deltoides* -).

Notre dernière publication commune [36] recense de très nombreux croisements artificiels impliquant *Populus nigra*, *P. deltoides*, *P. trichocarpa*, *P. x euramericana* et *P. x interamericana* en combinaison F1 ou rétrocroisement, qu'elle a réalisés dans le cadre du programme d'amélioration génétique des peupliers en Belgique. Les principaux résultats de ce travail montrent que certains croisements sont plus efficaces que d'autres et que clairement le sens de croisement est très important (flux de gènes unidirectionnel, Thompson *et al.* 2010). On connaît déjà le croisement impossible entre *P. nigra* femelle et *P. deltoides* mâle. De cet article ressort également la plus grande difficulté du croisement *P. nigra* femelle x *P. x euramericana* mâle par rapport au croisement *P. x euramericana* femelle x *P. nigra* mâle. Une conséquence directe de ces travaux sur la conservation des ressources génétiques du peuplier noir serait de recommander aux popuiculteurs de privilégier

les cultivars *P. deltoides* et *P. x euramericana* uniquement de sexe mâle dans les secteurs où compartiments sauvage et cultivé cohabitent.

L'avenir de cette thématique passe par les marqueurs SNPs (panel de 48 SNPs spécifiques) qui sont en cours de validation dans notre unité de recherches (V. Jorge) pour disposer d'un outil d'identification d'hybridation multigénération entre *Populus nigra* et *P. deltoides*, comme cela a été réalisé chez nos collègues canadiens pour leurs espèces nord-américaines (Talbot *et al.* 2011).

Conclusions : quels sont les risques finalement ?

Le peuplier d'Italie est présent très largement sur le territoire français et les premières données attestent d'un pourcentage d'hybride F1 non nul dans nos collections alors que le phénotype fastigié était volontairement exclu de nos récoltes (un hybride de première génération *P. nigra* x *P. nigra* 'San Giorgio' n'est pas systématiquement fastigié). Il représente le risque le plus important de modification qualitative (nouveaux gènes) et quantitative (niveau de polymorphisme génétique) de la diversité génétique du peuplier noir. Le développement de nouvelles techniques de biologie moléculaire adaptées au peuplier noir (ex. SNP ou séquençage) et appliquées à des individus issus de plusieurs cycles de génération seraient nécessaires, pour ainsi apporter un éclairage plus important sur ce risque d'introggression.

Les peupliers hybrides cultivés sont implantés préférentiellement sur les grandes zones de populiculture, qui jouxtent certains bassins riverains où le peuplier noir est encore présent (Loire, Garonne, Rhin...). La reproduction sexuée de ces individus complexes, caractérisée par une fertilité réduite par rapport au peuplier noir sauvage (viabilité pollen et graine réduites, Stettler *et al.* 1996) est compensée par la quantité importante d'individus du même génotype en plantation artificielle. Par exemple, dans le contexte d'une plantation de 1 hectare (200 individus à l'hectare en moyenne) en bord de forêt alluviale naturelle (où chaque individu est unique), la quantité de pollen sera multipliée par 200 fois au moment du pic de déhiscence pollinique pour les cultivars hybrides de sexe mâle par rapport au génotype unique du peuplier noir.

Chaque situation de contact peupliers cultivés x peupliers noirs est unique. Les flux de gènes dépendent de très nombreux facteurs, qu'il sera difficile de modéliser à l'échelle de la France. Il paraît important également de préciser une évidence : dans ces deux situations, le risque est d'autant plus faible que les populations naturelles sont importantes [25].

B : Recrutement, démographie juvénile et contraintes environnementales

Collaboration Univ. Orléans : C. Barbaroux, F. Brignolas

La survie des semis lors de la première année constitue l'une des étapes les plus critiques pour le succès de l'installation (McBride et Strahan 1984, Stella et Battles 2010). Le passage de la première à la deuxième année de végétation est également critique, notamment sur les fleuves à forte dynamique où le système racinaire doit être suffisamment ancré pour résister à la pression de l'eau et les plants suffisamment hauts pour ne pas être ensevelis par les sédiments mobilisés. Cette étape pourra être à l'avenir encore plus difficile, car les modèles de changement climatique prévoient l'augmentation de la fréquence des inondations (IPCC 2007, Moatar *et al.* 2010).

Nous avons vu précédemment que la production et la dissémination des graines ne constituent pas un facteur limitant de la reproduction. Par contre, le recrutement de l'espèce est strictement lié à la concordance temporelle entre la dispersion des graines et l'existence de sites favorables à leur germination (Fig. 5).

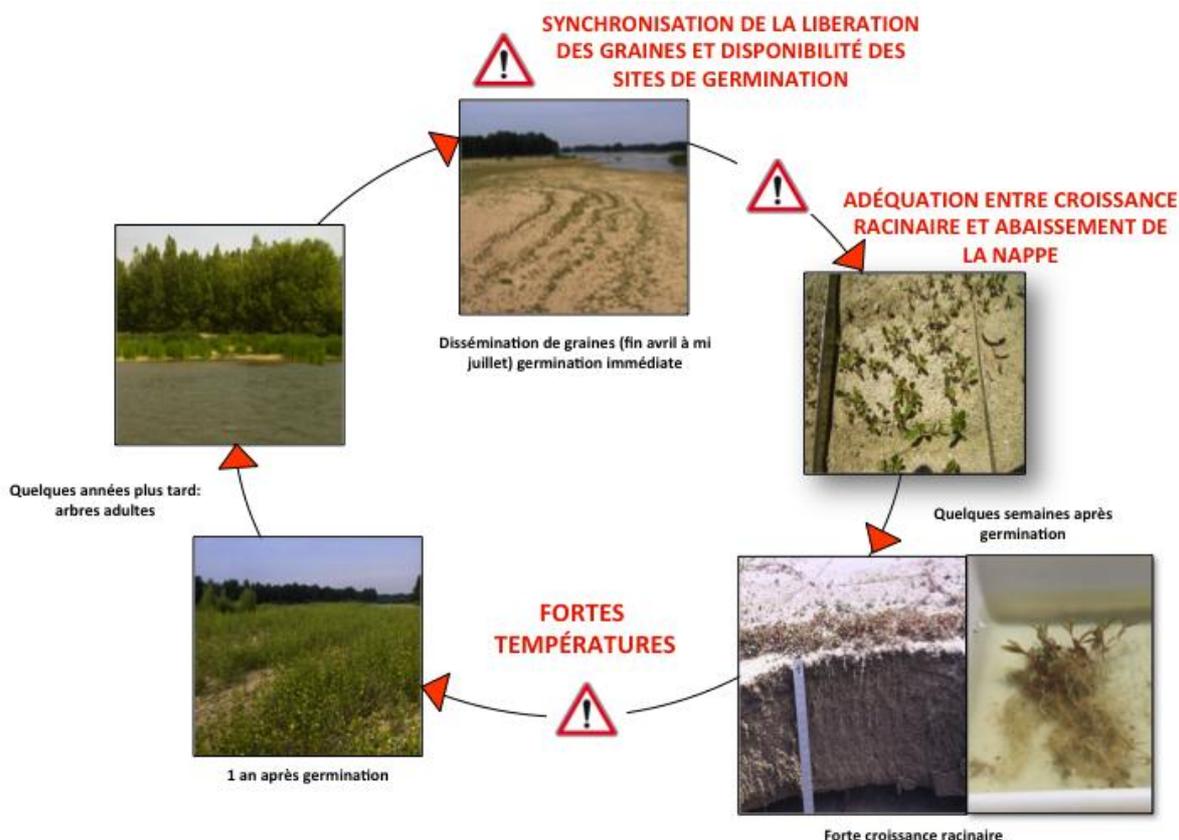


Fig. 5. Cycle de reproduction de *Populus nigra*. Les trois étapes critiques sont figurées en rouge et sont développées dans ce chapitre. Adapté de Chamailard (2011).

La dynamique fluviale des crues hivernales et printanières précédente l'année d'installation remobilise des sédiments. Au printemps, l'abaissement de la ligne d'eau met à découvert de tels substrats frais et humides, seules surfaces favorables à la germination des graines. L'humidité des substrats alluviaux sur lesquels se développent les plantules résulte d'interactions complexes entre le fleuve et son débit, la texture des sédiments, les précipitations et le niveau de la nappe. Cette période clef – synchronisation de la libération des graines et disponibilité de sites de germination – a été qualifiée de fenêtre de recrutement ('Recruitment Box Model') par Mahoney et Rood 1998.

Cette période clef est une spécificité du recrutement des *Salicaceae*, regroupant les espèces pionnières des ripisylves des genre *Populus* et *Salix*, nécessitant substrats frais, absence de concurrence herbacée, pleine lumière et ressource hydrique non limitante (Karrenberg *et al.* 2002).

1. Validation du 'Recruitment Box Model' sur la Loire

La libération des graines intervient de mai à juillet selon les années et a fait l'objet d'un travail de thèse sur des peupliers noirs de la Garonne (Guilloy-Froget 2002). Ce travail *in situ* et sur 800 châtons a été effectué sur huit individus : elle a montré que si la durée totale de dispersion variait peu d'un individu à l'autre, la dispersion s'effectuait selon des modalités différentes. Certains individus tendent à concentrer l'essentiel de leur dispersion sur une courte période de temps, alors que d'autres libèrent leurs graines plus régulièrement.

On peut penser que la phénologie de libération des graines des individus femelles est liée à la phénologie florale (ce que j'ai observé en 2003 sur 25 individus femelles de la RNN de St-Mesmin, les individus femelles à floraison précoce libérant également leurs graines précocement). Les graines sont libérées en vagues successives selon la phénologie de dispersion des arbres-mères, transportées dans un premier temps par le vent (anémochorie) puis rapidement par l'eau (hydrochorie) grâce aux flotteurs que représente le coton hydrophobe entourant la graine. Chaque libération de graines correspond à un niveau de la ligne d'eau différent, ligne d'eau qui décline en cette période printanière. Les graines sont alors déposées en bandes successives, très caractéristiques. Des bandes de semis de saules peuvent aussi s'intercaler entre bandes de semis de Peuplier noir. La germination des graines est immédiate et le pourcentage de germination est généralement élevé (Guilloy-Froget 2002, synthèse dans Gonzalez *et al.* 2010).

L'installation de semis de peuplier noir a été suivie sur l'île de Mareau aux prés (dans la RNN de St-Mesmin) depuis l'année 2004 et a été mise en lien avec le niveau de la Loire (banque HYDRO de la DREAL Centre : données obtenues grâce à un enregistreur automatisé au niveau du pont d'Orléans, 2 km en amont du site). Ce bilan sur sept années est présenté en annexe 2 (et a été présenté en septembre 2010 au colloque international 'International Poplar Symposium' en Italie).

Quatre années ont été favorables à l'installation de semis et trois années ont été défavorables en raison des microcrues des mois de juin et de juillet. Ces résultats montrent clairement un lien causal entre dynamique fluviale estivale (fluctuation de la ligne d'eau et de la nappe phréatique) et recrutement. De telles données sur le long terme sont rares. Dans une étude sur 14 ans, Johnson (2000) sur la rivière Platte en

Nebraska a observé les conditions hydrologiques favorables pour le recrutement de peupliers et de saules une année sur sept.

Un orage peut élever le niveau de Loire de quelques centimètres (orage qui peut être localisé à de très nombreux kilomètres en amont du site de germination), destructeur pour les très jeunes germinations. Par exemple, l'hydrogramme de 2005 (annexe 2) montre que la microcruie du 26 mai (58 cm de hauteur en moins de 48 heures, hauteur qui est très importante pour des semis de quelques centimètres) a détruit les semis installés avant cette date. La déhiscence des graines a débuté le 16 mai et s'est prolongée jusqu'à mi-juillet. Cette microcruie a donc éliminé les semis issus de peupliers femelles précoces. Ainsi la dynamique fluviale a eu une influence, cette année-là, sur la diversité génétique des populations installées, favorisant les semis issus d'événements de régénération tardifs.

La survie de la germination de peupliers noirs n'est donc pas forcément liée aux conditions environnementales locales, ce qui est plutôt une exception parmi les espèces forestières. Ainsi, le régime hydrologique a une influence sur la structure de la communauté peuplier noir mais aussi sur les autres *Salicaceae* : un site de recrutement peut être localement submergé (durablement ou périodiquement), bénéficier d'une remontée capillaire de la nappe ou se dessécher totalement.

2. Coordination entre croissance racinaire et fluctuation du niveau de la nappe

La survie des jeunes semis après germination est étroitement dépendante de l'adéquation entre croissance racinaire et fluctuation du niveau de la nappe (Van Splunder *et al.* 1995, Guilloy-Froget *et al.* 2002, Rood *et al.*, 2003, Stella *et al.* 2010).

Une expérimentation *in situ* en Loire en 2005 a confirmé ces résultats en comparant la croissance racinaire de trois événements de germination (bandes de semis) au mois de juin. Les sites d'étude sont deux sites proches, l'île Arrault et l'île de Mareau-aux-prés, près d'Orléans. Trente semis et leur système racinaire ont été extraits des sédiments et mesurés pour chacun des six points de mesure. Les résultats montrent que dans les premières semaines, le développement du système racinaire est favorisé au détriment du développement de la partie aérienne, et ceci en accord avec des travaux publiés en conditions artificielles (Guilloy-Froget *et al.* 2002, Stella et Battles 2010). La croissance racinaire, pour une installation efficace de ces semis cette année 2005, s'est située entre 0,4 et 0,7 cm / jour, comparable aux données de la littérature (de l'ordre de 0,4 à 1,3 cm / jour, synthèse dans Guilloy-Froget 2002 et Stella *et al.* 2010). Ce mois de juin de l'étude, la banque 'Hydro' précédemment décrite, a mesuré une baisse de la nappe inférieure à 1,4 cm par jour. La remontée du 18 juin a dû également favoriser l'alimentation hydrique, par capillarité, des racines proches. De telles fluctuations estivales (alternances de déclin et de remontées) de la nappe pour recharger la frange capillaire ont été considérées comme facteur-clé de la survie estivale de plantules de peuplier noir et saule blanc sur la Garonne (Guilloy-Froget 2002).

Depuis les années 1990, il y a une littérature abondante sur le régime hydrique de la rivière nécessaire pour la régénération d'espèces de la ripisylve (Braatne *et al.* 1996, 2002, Stella *et al.* 2010...). Le peuplier noir nécessite un déclin de la nappe qui ne doit pas excéder 0,5 cm par jour dans des sédiments très drainants (sable grossier et graviers) et 2,5 cm par jour dans les sédiments peu drainants (sable fin), Barsoum 2001. Le Peuplier blanc nécessiterait une baisse de la nappe de moins de 1 cm par

jour dans le sable grossier et graviers et moins de 5 cm par jour dans les sables fins (Gonzalez *et al.* 2010).

Le 'Recruitment Box Model' a été appliqué aux Etats Unis dans les années 90 pour favoriser le recrutement de certaines espèces de peuplier. Ainsi en 1995, après un important épisode pluvieux, un barrage en amont d'une importante zone de régénération sur la rivière Oldman (Alberta) a été piloté pour permettre le déclin de la nappe de 4 cm par jour. Cette régulation a permis l'installation avec succès de semis de trois espèces de Peuplier, *Populus angustifolia*, *P. trichocarpa* et *P. deltoides* (Braatne *et al.* 2002).

Mais de façon générale, il est établi que si la baisse de la nappe phréatique est trop rapide, la croissance racinaire ne pourra suivre cette dernière conduisant de manière irréversible à la mort des semis (Stella *et al.* 2010).

3. Démographie estivale : quel impact de la température ?

Pour les semis qui se sont installés durablement (les racines étant suffisamment profondes pour un accès permanent à la nappe), l'étape suivante consiste à survivre aux températures estivales. L'objectif de la compréhension du comportement des semis lors de la phase estivale a été au cœur de la thèse de Sylvain Chamaillard, soutenue en juin 2011. En effet, les modèles du changement climatique prédisent une augmentation des températures estivales (Meehl et Tebaldi 2004, IPCC 2007), illustrée sur la Loire (Moatar *et al.* 2010) et qui pourrait devenir un deuxième facteur limitant la régénération de l'espèce en exerçant une pression de sélection sur les semis en cours d'installation.

Dans le cadre de cette thèse, 80 quadrats (environ 14000 semis) ont été géoréférencés *in situ* et suivis en 2008 (le long de la rivière Paglia en Italie) et en 2009 (sur deux sites Mareau-aux-prés et Arrault le long de la Loire) entre juin et septembre. La mortalité entre juin et septembre a été faible à nulle, même en conditions de forte densité et même avec des températures estivales élevées (Fig. 6).

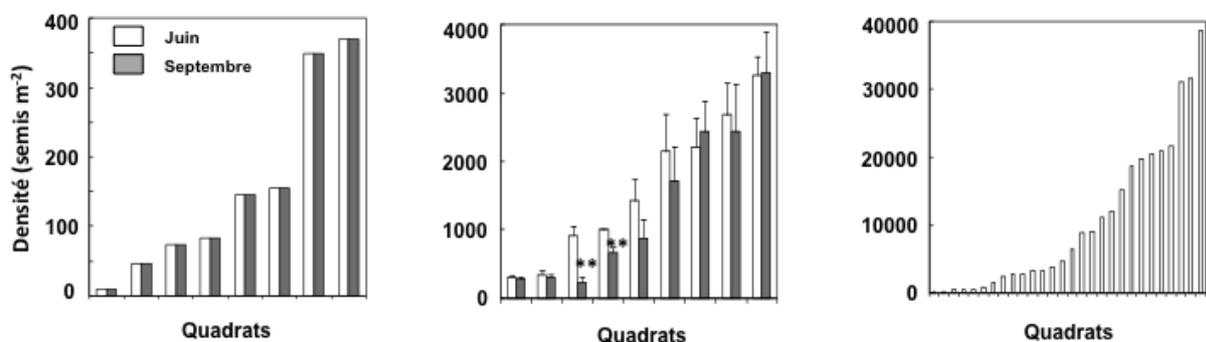


Fig. 6. Densité de semis par quadrat (m⁻²) à Paglia (a), Mareau-aux-Prés (b) et Arrault (c). Les histogrammes représentent les valeurs de densité mesurées à chaque date de collecte (blanc pour juin ; gris pour septembre) ; les valeurs de densité présentées à Mareau-aux-Prés correspondent à la moyenne \pm ES des trois quadrats adjacents (Chamaillard *et al.* en préparation)

Une très faible mortalité de semis de peuplier noir a été également mesurée en septembre 2004 sur la rivière Tagliamento en Italie (Moggridge et Gurnell, 2009) alors que de fortes mortalités de 77 à 100% ont été mesurées sur plusieurs sites de régénération nord-américains (synthèse dans Karrenberg *et al.* 2002). Une multitude de facteurs peuvent expliquer ces différences, comme la densité, la vitesse de croissance racinaire, le substrat de germination (fin ou grossier), la frange capillaire etc... Dans ce contexte et afin de dissocier ces facteurs, des expériences en conditions contrôlées (phytotrons) ont été privilégiées (synthèse dans Gonzalez *et al.* 2010). L'ensemble de ces résultats montrent qu'après la première étape efficace d'installation racinaire permettant une alimentation hydrique optimale, le jeune semis de Peuplier noir ne semble pas affecté par des conditions de température estivales difficiles.

4. Bases écophysologiques : efficience d'utilisation de l'eau et sélection naturelle

Au début de la période estivale, les jeunes semis installés ne dépassent pas quelques centimètres. Au cours de cette période, leur appareil aérien demeure à proximité de la surface sableuse et par conséquent est soumis à de très fortes températures. Pour fixer les idées, une température de 57,8°C a été mesurée à 14h20 sur le sable à l'île de Mareau-aux-prés (RNN de St-Mesmin) le 1^{er} juillet 2009 et une température de 56,6°C a été mesurée à 13h sur les galets à Ponte à Rigo (au bord de la rivière Paglia) le 1^{er} juillet 2008. Ce sont clairement des pics de température, mais qui sont fréquents pendant la période estivale.

Sous l'effet du rayonnement solaire, l'eau liquide arrivant dans les chambres sous-stomatiques est vaporisée ; cette émission de vapeur d'eau dans l'atmosphère, également appelée transpiration, permet notamment d'éliminer l'excédent d'énergie emmagasinée et donc de limiter les fortes hausses de température à la surface des feuilles, *via* un processus de 'cooling'. On peut penser que ce système de régulation thermique est d'autant plus efficace que la surface foliaire totale est réduite. C'est le cas de feuilles de semis, particulièrement petites lors des premiers mois de croissance. Plus la plante grandit (suite au développement racinaire), plus la surface foliaire totale grandit, plus la surface de transpiration est importante et plus les feuilles sont éloignées de la surface du sol et de sa température élevée (la température foliaire rejoint alors la température de l'air).

Le taux de transpiration intègre fondamentalement deux composantes. L'une est propre à la plante : c'est la conductance stomatique à la vapeur d'eau. Cette conductance stomatique reflète la facilité avec laquelle la vapeur d'eau peut diffuser depuis les chambres sous-stomatiques vers l'extérieur et dépend du degré d'ouverture des stomates et de leur densité. L'autre composante est propre à l'environnement (et donc non contrôlable par la plante) : c'est le déficit de pression de vapeur d'eau entre la chambre sous-stomatique et l'atmosphère (VPD : Vapour Pressure Deficit). Le VPD reflète la demande évaporative ; il dépend essentiellement du taux d'humidité et de la température ambiante. Par conséquent, pour un VPD donné, le maintien d'une forte conductance stomatique est certainement crucial pour la régulation de la température de la feuille et donc pour la survie des semis sous ces fortes températures.

Dans des conditions de températures estivales élevées, la capacité à maintenir la température de la feuille dans les limites du fonctionnement pourrait être donc un

facteur clé. Les travaux de la thèse de S. Chamaillard étaient centrés sur cette thématique avec des études d'écophysiologie, étudiant principalement le caractère d'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE). L'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (WUE_i) est définie comme le rapport entre l'assimilation nette de CO_2 (A) et la conductance stomatique à la vapeur d'eau (g_s), une forte conductance stomatique étant généralement associée à une faible WUE_i . Les travaux réalisés au cours de la thèse de S. Chamaillard étaient concentrés sur l'étude de la variabilité de WUE chez le peuplier noir et la plasticité de ce caractère en réponse à des contraintes thermiques. Cette variabilité a été quantifiée en conditions naturelles et contrôlées à partir de jeunes semis en cours d'installation. Les échanges de gaz étant difficilement mesurables *in situ*, sur de si petites feuilles et sur un grand nombre de plants, le trait intégrateur à l'échelle de la vie de la feuille qui a été privilégié est la discrimination isotopique vis-à-vis du carbone 13 ($\Delta^{13}C$), estimateur indirect et intégrée de l'efficacité d'utilisation de l'eau. Une faible WUE_i est associée à une forte discrimination isotopique vis-à-vis du carbone 13 ($\Delta^{13}C$), compte tenu de la relation linéaire et négative démontrée entre les deux caractères par Farquhar *et al.* (1982). La variabilité génétique était testée, avec des comparaisons de quadrats de semis *in situ* en France (Loire) et en Italie (Paglia), et des expériences *ex situ* (en chambre de croissance) de jeunes semis de ces deux provenances.

Ces travaux ont permis de montrer (article en préparation) : (i) d'importantes variations de $\Delta^{13}C$: de 4‰ chez les semis en conditions contrôlées traduisant des différences de WUE de l'ordre de 78%, de 2 à 5‰ chez les semis en conditions naturelles traduisant des différences de WUE de l'ordre de 40 à plus de 90%. Les individus présentent donc une variabilité très importante, leur conférant aux populations une capacité à s'adapter à la sélection naturelle (ii) une importante plasticité de ce caractère, quels que soit l'échelle d'étude, le fond génétique et les conditions de croissance. Un lien entre WUE et la survie sous de fortes températures a également été mis en évidence, suggérant que sous ces conditions, une faible efficacité d'utilisation de l'eau (et donc une forte conductance stomatique g_s) conférerait un avantage pour ces individus.

Conclusions

Passer d'une graine de quelques millimètres mi-mai à une plantule d'environ 50 cm fin septembre résulte d'une succession d'étapes biologiques complexes que nous avons tenté de décrire dans ce chapitre. Cette survie passe également par une adéquation parfaite avec la dynamique fluviale, qui résulte de paramètres environnementaux de l'ensemble du bassin riverain (régime hydrique par exemple). L'ensemble de ces interactions fait du peuplier noir un modèle biologique très particulier. Il reste à cette jeune plantule fragile de passer l'hiver pour une croissance l'année suivante. Les études au-delà de l'année d'installation sont plus rares. Aux Etats-Unis sur la rivière Platte au Nebraska, un important travail de recherche sur plus de 600 quadrats a montré une mortalité en moyenne de 42% le premier été, de 36% le printemps suivant et de 10 % supplémentaire après le second été (Johnson 2000). Cette survie implique d'autres événements que nous tenterons de comprendre dans les années futures lors d'un travail de thèse qui débutera en octobre 2011 avec les sédimentologues de l'Université de Tours (voir projet chapitre E).

C. Structuration géographique dans l'aire naturelle / conséquence pour la conservation des Ressources Génétiques

Collaboration Orléans : C. Bastien, V. Jorge (INRA), F. Brignolas (Université), B. Musch (ONF)

1. Inventaire des ressources génétiques du peuplier noir

Situation en France : l'objectif de ce travail était de disposer d'un inventaire national pour avoir une vision globale de la répartition de l'espèce et pour cerner les efforts de prospection (Fig. 7). Cet inventaire rassemble les données de mes recherches (essentiellement à travers les contacts avec les gestionnaires des espaces naturels) et de mes observations lors de mes déplacements hivernaux (récoltes de boutures) et également à partir des informations de la base de données du Conservatoire Botanique National (de Bailleul), pour les départements figurés en rouge.

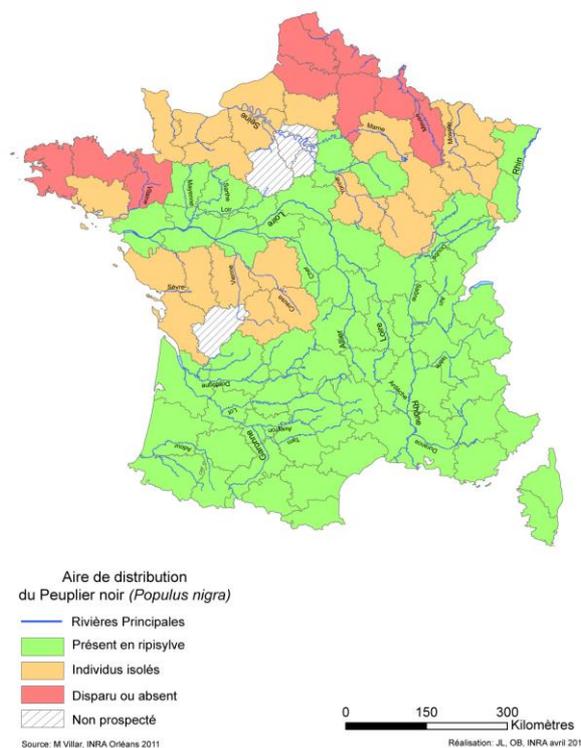


Fig. 7. Aire de répartition du peuplier noir en France

Pour synthétiser, la situation actuelle (2011) du peuplier noir est contrastée :

- il existe des secteurs où le peuplier noir est absent. Dans ces sites, nous ne savons pas si l'espèce a été présente, puis a disparu (raisons anthropiques ; essentiellement fleuves et rivières du Nord de la France, Meuse, Marne...) ou si l'espèce n'a jamais été présente du fait d'une absence de site favorable à l'installation (en l'absence de

dynamique fluviale et donc de sédiments ; rivières à cours lent comme certains fleuves côtiers par exemple).

- dans d'autres cas (Rhin, Rhône, Seine aval, Garonne et affluents...), les régénérations ne sont plus possibles (ou sont rares) car ces grands fleuves ont été canalisés et régulés. Dans certains secteurs, le peuplier noir disparaît laissant place à la forêt alluviale à bois dur (Frênes, Ormes...).

- dans les cours d'eau montagnards sans plaine alluviale avec peu d'espace de mobilité (Pyrénées, Alpes), la régénération du peuplier noir est sans doute initiée par des crues exceptionnelles (donc rares) qui détruisent en grande partie la ripisylve, initiant de ce fait une nouvelle succession végétale (où le peuplier noir peut retrouver sa place).

- enfin dans les plaines alluviales, il existe des zones où la dynamique fluviale s'exprime encore pleinement et qui constituent donc des sites majeurs pour la conservation du Peuplier noir (portions des vals de Drôme, d'Allier et de Loire...).

Situation sur le fleuve Loire : la Loire rentre dans le cas de plaines alluviales (encore) actives, avec un espace de liberté favorable au peuplier noir. Nous avons concentré un premier effort d'inventaire sur le premier bassin riverain français (117000 km²) dans le cadre du projet POPLOIRE (2006-2009). Une cartographie a été réalisée à partir de photos aériennes disponibles à la DIREN (via le S.I.E.L, Système d'Information sur l'Evolution du Lit de la Loire ; photos de l'été 2005) et par 83 points de contrôle sur le terrain. Les 1000 kms de Loire, les deux rives et les îles ont été étudiés. Une typologie spécifique des groupements végétaux à 9 écotopes (avec une différenciation saules/peuplier noir), combinée avec une notation de densité et de sociabilité a été créée (Fig. 8).

2. *Saulaie Peupleraie arbustive*

(association caractérisant les jeunes plants mais incluant également les saules arbustifs)

2.1 *Saulaie Peupleraie arbustive avec une dominante saules*

2.2 *Saulaie Peupleraie arbustive avec une dominante peuplier noir*

2.3 *Peupleraie noire arbustive pure*

3. *Saulaie Peupleraie arborescente*

3.1 *Saulaie Peupleraie arborescent avec une dominante saules*
(Saule blanc généralement)

3.2 *Saulaie Peupleraie arborescent avec une dominante peuplier noir*

3.3 *Peupleraie noire arborescent pure*

3.4 *Peupleraie sèche*

4. *Forêt intermédiaire Bois tendres Bois durs*

(espace de transition entre lit mineur et lit majeur, avec mixité des différentes espèces de bois tendres et de bois durs. Le saule blanc a généralement disparu)

Fig. 8. Typologie en huit écotopes mise en place lors de l'étude POPLOIRE (données non publiées)

Cette typologie a été adaptée de T. Cornier (2002) et validé par celui-ci. Les zones de régénération potentielle (dues à la présence de sédiments frais précisément cet été 2005) ont été cartographiées séparément. Chaque patch de végétation (polygone) où le peuplier noir est présent a été sélectionné, délimité de façon visuelle et inventorié dans un système d'information géographique. Le contour de chaque polygone a été fait manuellement, puis ils ont été décrits (selon la classification en 9 écotopes), codés, géoréférencés, leur surface calculée via ArcGis ; l'ensemble des données ont été intégrées dans une base de données.

Ce travail a montré clairement l'importance des populations de peuplier noir sur ce fleuve, avec 4000 ha de populations s'échelonnant le long de ce cours d'eau.

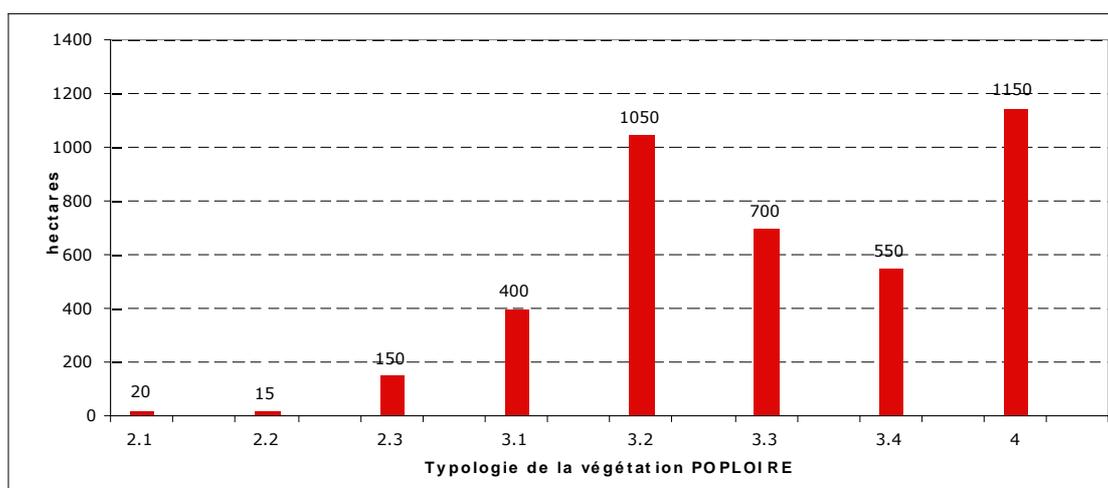


Fig. 9. Surfaces occupées par les différents écotopes le long de la Loire. Les écotopes sont définis dans la figure 8.

La figure 9 présente la situation globale des *Salicaceae* sur la Loire : il est observé globalement la domination des peupliers noirs par rapport aux saules et un déficit très important (moins de 4 % de la surface) de la Saulaie Peupleraie arbustive qui constitue les futures populations matures. La figure 10 présente une caractérisation structurale des peuplements. Pour chaque secteur d'étude, la part de chaque type de peuplement (arbustif, arborescent mature et arborescent vieillissant) a été calculée et ces informations ont été analysées et croisées avec les données de surface pour obtenir une caractérisation de chacun des secteurs d'étude. Le contexte entre Saumur et l'estuaire n'est pas favorable au peuplier noir du fait d'un contexte anthropique fort (pression de l'agriculture, et entretien actif du lit de la Loire par l'Etat pour réduire les risques d'inondation sur cette portion de Loire anciennement navigable). La situation est plus favorable sur le reste du lit de la Loire ; le secteur le plus dynamique étant compris entre Paray-Le-Monial et Langeais (en aval de Tours), avec des populations bien réparties, des classes d'âge variées et des zones de régénération potentielle.

Le peuplier noir est donc inséré dans une mosaïque d'habitats complexes, qui ont été très bien caractérisés par cette étude. La difficulté est que cette organisation n'est qu'un état de transition, du fait de la spécificité du milieu riverain dynamique

avec ses perturbations génératrices de diversité. Pour caractériser l'espace alluvial et son organisation et pour comprendre son fonctionnement et son évolution, il est donc indispensable d'intégrer ces dimensions spatiales, temporelles et fonctionnelles et ce, sur une surface expérimentale de dimension plus gérable.

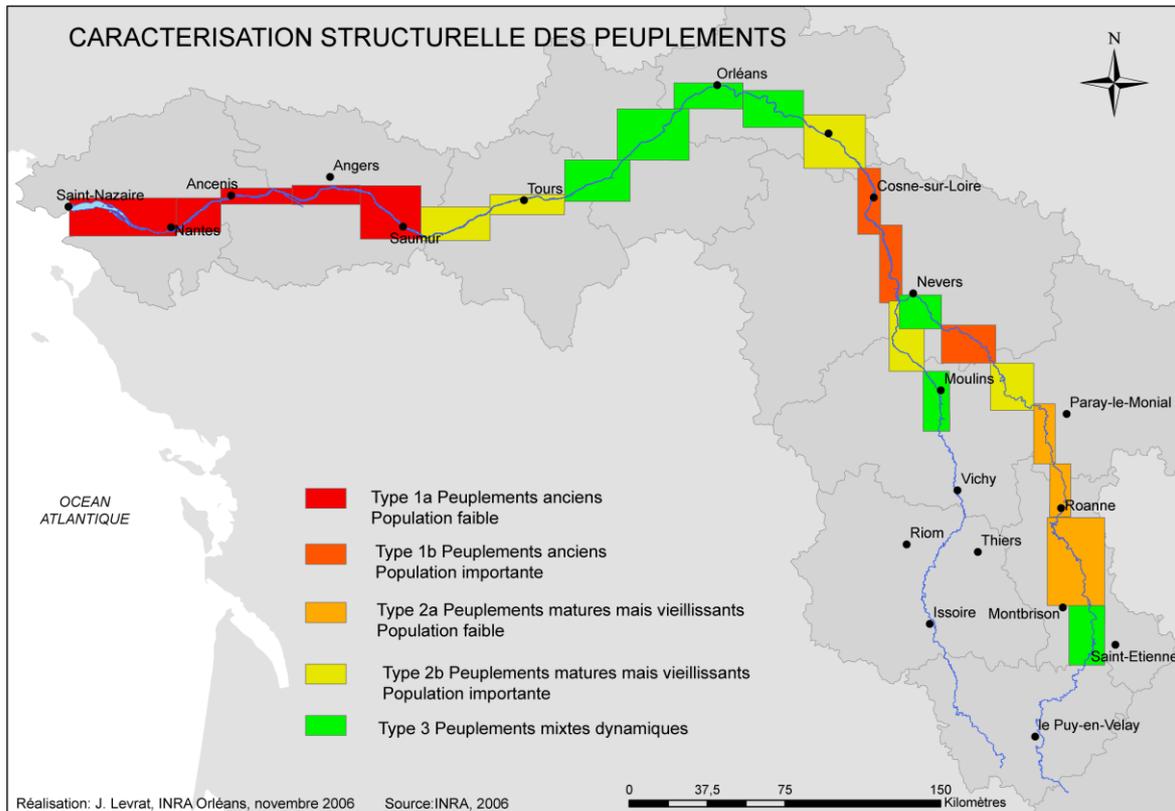


Fig. 10. Caractérisation structurelle des peuplements de la forêt alluviale : synthèse basée sur la surface et la typologie des peuplements mis en place dans le projet POPLOIRE

L'ISS Loire 'Intensive Study Site Loire' (forêt alluviale européenne sélectionnée par le réseau d'Excellence Evoltree) a la vocation de représenter ce secteur d'étude. Cet ISS comprend 53 km de Loire moyenne entre Guilly et St-Ay (dans le département du Loiret) et comprend une RNN et plusieurs sites Natura 2000 gérés par le Conservatoire des Espaces Naturels de la Région Centre. Un travail d'inventaire a été effectué en 2008 uniquement à partir de relevés de terrain (financement Evoltree). Ce projet a eu pour objectif d'inventorier et de géoréférencer très précisément les différentes cohortes, en fonction de leur écotope, surface, classe d'âge, densité et espèces forestières accompagnatrices (recensement de 39 espèces à bois tendre ou bois dur). Différents graphes caractérisent l'inventaire du peuplier noir dans cette portion de Loire, à partir des 368 polygones répertoriés sur 210 hectares (Fig. 11). Cet inventaire représente une partie des indicateurs démographiques et écologiques, propose par Lefèvre et Kajba (2001) pour le suivi des unités de conservation (cf. chapitre F). Cet état des lieux sera fait tous les cinq ans. Cet inventaire constitue également un outil de travail pour les gestionnaires de ces espaces naturels et les services de l'Etat chargés de l'entretien du lit de la Loire. Le dialogue existe avec ces gestionnaires. Il est cependant difficile de trouver un compromis sur cet espace de liberté que constitue la Loire, présentant d'autres

objectifs de gestion (déboisement pour limiter les risques d'inondation et les embâcles ; déboisement pour la nidification des sternes - espèces protégées - ; forte pression sur certaines îles avec une présence très importante du castor d'Europe – espèce protégée). Le peuplier noir n'a pas de statut de protection officiel et malgré mon travail et mes communications sur la Loire (cf. rayonnement scientifique et animation, Loire), cette espèce est peu considérée.

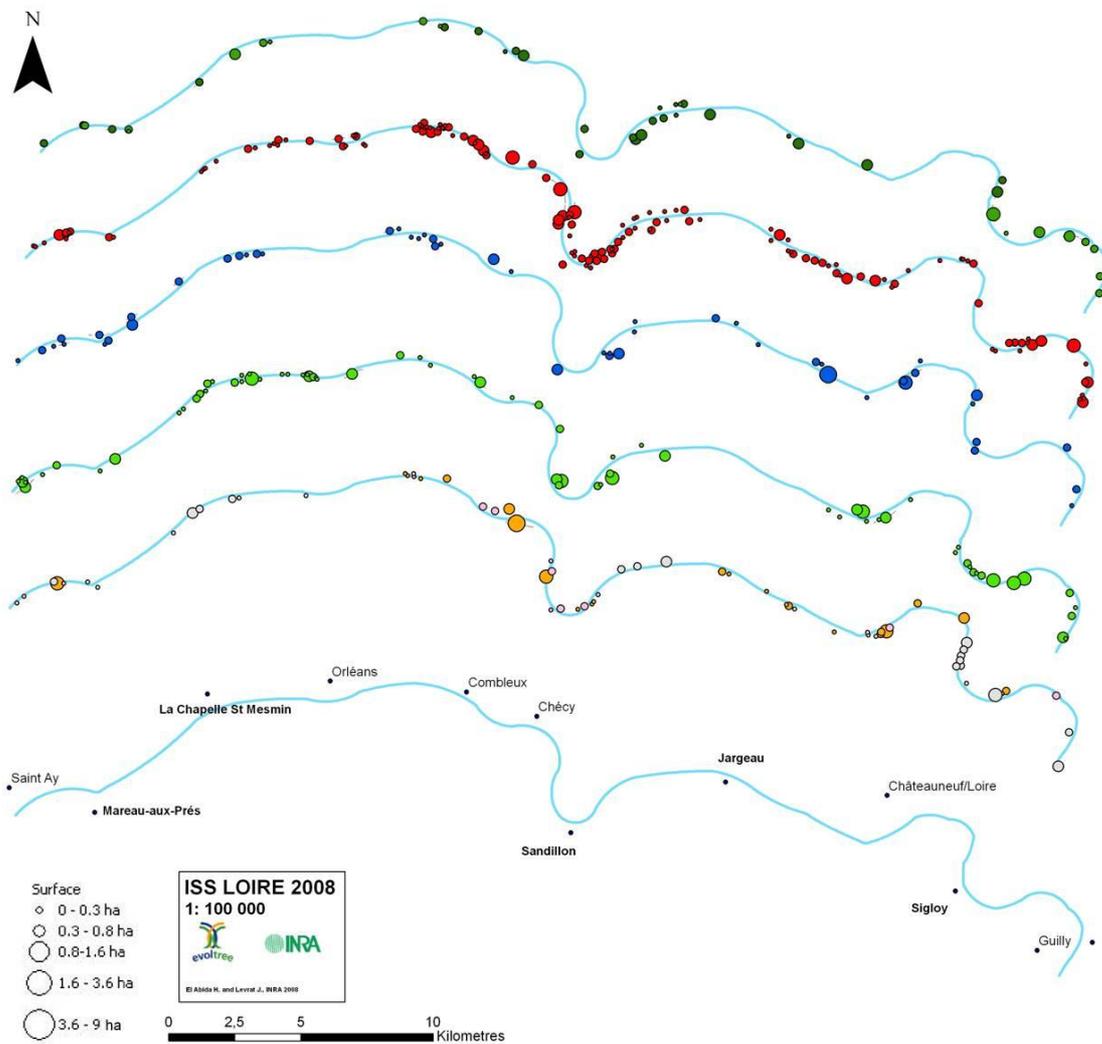


Fig 11. Répartition spatiale des écotopes sur les 53 km de l'ISS Loire. Les écotopes sont figurés comme suit : de haut en bas, 4.2 ; 3.3 ; 3.1 ; 3.2 et le dernier profil regroupe les écotopes 2.1/2.2/2.3

Cet inventaire a également été valorisé dans le cadre du réseau d'excellence européen Evoltree. Quatre cent individus, représentant la diversité structurale et phénotypique de ce secteur (provenant de 10 polygones, sélectionnés selon la typologie adoptée et la proportion de ces écotopes sur l'ISS, Fig. 12) ont été identifiés ; une feuille a été prélevée par individu et envoyée au 'Repository Center' de Vienne en Autriche. L'ADN de ces 400 génotypes de peuplier noir de l'ISS Loire a été extrait et ces ADN sont stockés pour le long terme de manière fiable et standardisée : l'ADN de ces 400 individus est actuellement la seule référence pour l'espèce au niveau européen. L'objectif est de mettre à disposition de la communauté scientifique internationale de l'ADN caractéristique de l'espèce et de sa diversité.

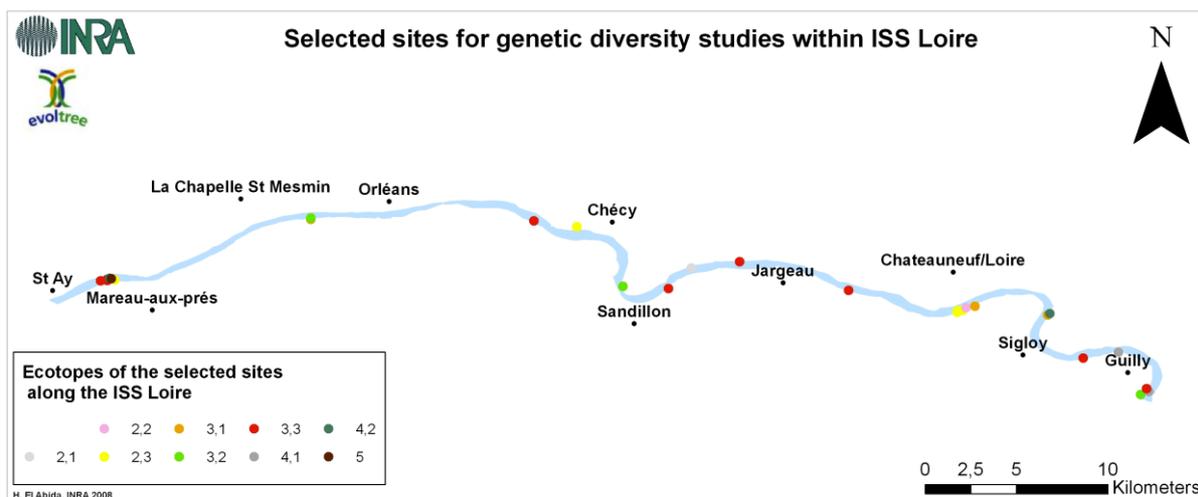


Fig. 12. Répartition spatiale et par écotope des 400 échantillons peuplier noir de l'ISS Loire, dont l'ADN est stocké de façon pérenne au 'Repository Centre' à Vienne en Autriche (dans le cadre du réseau d'excellence européen Evoltree).

2. Clonalité naturelle

Les espèces de la famille des *Salicaceae* se sont adaptées à des environnements changeants par une croissance exceptionnelle et des stratégies de régénération multiple.

La régénération par la voie sexuée est idéale, permettant brassage génétique et adaptation de l'espèce en fonction des conditions environnementales changeantes. Mais la multiplication végétative peut également intervenir de façon naturelle de différentes façons : stimulation de primordia dormants en cas de bouturage de fragments de rameaux cassés par le vent ou sectionnés par le castor ; repousse multiple de rejets sur des arbres couchés ; drageonnage de racines mises à la lumière par des crues. Cette multiplication végétative est un atout supplémentaire pour une survie le long des rivières dynamiques (Barsoum *et al.* 2004, Francis, 2007). La crue peut également avoir un effet de dispersion de fragments végétatifs à longue distance : Barsoum *et al.* (2004) ont mis en évidence la présence de deux copies végétatives dans deux peuplements sur la Garonne séparés de 19kms (sous réserve que les 5 marqueurs microsatellites utilisés soient suffisants polymorphes).

Une récente synthèse de travaux de recherches sur l'estimation du taux de multiplication végétative chez le peuplier noir à l'aide de marqueurs recense 17 références (dont [19]) et reporte dans les 38 études des richesses génotypiques ($R = \text{nombre de génotypes} - 1 / \text{nombre d'arbres} - 1$) de 0.01 à 1 (N. Chenault, non publiée). Seuls sept études ne reportent aucune multiplication végétative, à modérer en fonction de la stratégie d'échantillonnage non connue de ces différentes études.

Dans le cadre de l'étude de la structuration de la diversité génétique du peuplier noir, trois résultats confirment cette aptitude :

(i) dans le cadre de la thèse de N. Chenault sur le site St-Ay, où une caractérisation exhaustive des individus adultes a été réalisée, une richesse génotypique de 0,47 a été mesurée sur 413 individus à l'aide de 11 marqueurs microsatellites [34].

(ii) dans le cadre de l'étude de la diversité génétique des populations françaises, le génotypage de plusieurs centaines d'individus adultes par 10 marqueurs microsatellites a été effectué (Jorge *et al.* données non publiées). Dans un échantillon de 13 populations étudiées (Loire, Rhône, Pyrénées) comprenant 499 individus, et même avec un échantillonnage destiné à éviter les copies végétatives, une richesse génotypique de 0,73 à 1 a été calculée. Il n'existe qu'une seule population, où l'échantillonnage ne présente pas de copies clonales.

(iii) dans le cadre d'une étude de diversité génétique sur un îlot de régénération sur l'île de Mareau aux prés (RNN St-Mesmin, Loire) 9 quadrats de quatre m² ont été mis en place et 32 individus ont été génotypés par quadrat. 10 marqueurs de type microsatellite ont été utilisés et ont révélé une richesse génotypique de 0,58 à 0,96 (Valade *et al.* données non publiées). Cette clonalité a été mesurée chez des jeunes plants, âgés de trois ans contrairement aux deux études précédentes (ciblées sur des individus adultes). Cette clonalité naturelle a pu être expliquée clairement par une observation, la pression très forte d'une famille de castor sur les jeunes tiges de *Salicaceae* (alimentation préférée) et par une étude morphosédimentaire de C. Wintenberger en Master II (pilote par S. Rodrigues, Université de Tours) à partir de données de terrain récoltées entre 2007 et 2010. Les résultats ont montré que l'altitude de la barre sédimentaire a augmenté jusqu'à 1,5 m en 4 ans, et que les secteurs végétalisés sont protégés contre l'érosion par le couvert végétal qui réduit l'énergie du flux hydrique et stabilise donc les sédiments. Ainsi, les jeunes brins issus de souche ont été partiellement recouvert de sédiments, rendant invisible la souche originale (illustration en annexe 3).

En conclusion, les boutures peuvent être également un agent de dispersion (comme les graines et pollen !). Les nombreuses références attestent de l'importance plus ou moins grande de cette clonalité naturelle d'une rivière à l'autre. Cependant, les auteurs s'accordent pour dire que cette reproduction (végétative) est une forme de survie, en cas de crues et de dynamique fluviale non favorable (trop rares ou trop violentes) à la reproduction sexuée (Barsoum *et al.* 2004). Cette clonalité peut être aussi un moyen de coloniser d'autres secteurs de la ripisylve, non favorable à la germination des graines, la bouture possédant les réserves nécessaires à son installation et une vitesse de croissance plus importante (Barsoum 2002, Moggridge et Gurnell, 2009).

Cette faculté de multiplication végétative peut avoir comme conséquence de générer une structuration spatiale de la diversité génétique au sein des peuplements et de l'apparentement.

3. Diversité génétique du peuplier noir en France

La diversité génétique constitue le carburant des êtres vivants pour permettre à une population de survivre et de se reproduire sous des conditions environnementales changeantes (Booy *et al.* 2000, Sork et Smouse 2006). La diversité génétique d'une espèce se distribue entre un ensemble de populations et à l'intérieur des populations. Pour le peuplier noir, le programme de conservation des ressources génétiques requiert la connaissance du niveau de diversité génétique à l'intérieur de chaque population et l'organisation de cette diversité (existe-t-il une structuration en bassin versant ? et de l'amont à l'aval ?). Cette étude aura deux applications très concrètes, par le choix de sites de conservation *in situ* de l'espèce (en fonction de cette éventuelle structuration géographique) et par la constitution d'une collection

nationale (avec le nombre adéquat d'individus à conserver, présentant les gènes de la variabilité actuelle). La création récente de trois variétés de peuplier noir pur (variété en mélange clonal, Rhin, Loire et Garonne) constitue déjà une application concrète.

Cette partie repose sur des études de génétique des populations, mais je tenais à faire trois remarques par rapport à mes observations de terrain, soulevant la difficulté de cerner la notion de population, essentielle dans l'estimation des différents paramètres de diversité.

(1) En génétique des populations, la définition d'une population est l'ensemble des individus de la même espèce qui ont la possibilité d'interagir entre eux au moment de la reproduction. Des populations peuvent être distinctes du fait de l'éloignement géographique et de l'impossibilité de se croiser due aux limites de dispersion du pollen. Simple au plan théorique, cette définition est souvent difficile à appliquer aux situations naturelles. Cette définition a des limites, sachant que par exemple, sur la base d'étude de phénologie florale 2006 sur 15 populations de Loire, certains individus très proches géographiquement au sein de la même 'population' (à des distances très courtes pour la dispersion du pollen) ne pourront jamais se croiser. Par exemple, le génotype mâle 396 de St-Ay a terminé sa floraison à J100 (chatons à terre), alors que les bourgeons florifères du génotype femelle 39 du même secteur (de cette même 'population') ne sont pas encore ouverts (données N. Chenault, non publiées). Les croisements ne se font pas non plus au hasard, un arbre femelle se croisant préférentiellement avec quelques individus mâles de son environnement proche (résultats classiques chez les arbres forestiers).

(2) La régénération sur un site (barre sédimentaire de surface qui peut être très réduite) peut comprendre une mosaïque d'événements de régénération (Fig. 13), de diverses origines génétiques, due à la période de déhiscence très variable des graines des différentes arbres mères.



Fig. 13. Photo d'une mosaïque de bandes de semis sur un banc de sable à l'île Arrault proche d'Orléans (juin 2011)

(3) Lorsqu'une espèce présente de très grands effectifs et occupe un vaste territoire apparemment homogène (le cas du continuum linéaire de peupliers noirs entre Paray-le-Monial et Angers), seule l'étude détaillée de la distribution des individus, de leurs phénotypes et de leurs génotypes peuvent permettre de déceler d'éventuelles discontinuités correspondant à des limites de populations. Or l'échantillonnage est faite préalablement à ces études de diversité. Et nous ne pouvons pas étudier tous les peupliers noirs présents en bord de Loire et sur les îles...

Les études de polymorphisme génétique basé sur des marqueurs microsatellite chez le Peuplier noir sont synthétisées dans les deux paragraphes suivants, suivant deux échelles spatiales différentes. Ils visent à décrire une éventuelle structuration (micro)géographique.

Diversité génétique et microstructuration spatiale (à l'échelle population)

Quatre articles récents montrent que la structuration spatiale des populations de peuplier peut être complexe et très localisée.

Imbert et Lefèvre 2003 : sur une des rares rivières françaises présentant encore une dynamique fluviale naturelle (Drôme), 652 semis de l'année de 22 populations ont été récoltées sur les 100kms de la rivière. Ces semis ont été analysés à l'aide de 6 marqueurs microsatellites. La diversité est structurée sur le cours d'eau avec un Fst de 0.047, toutes les différenciations étant différentes deux à deux. Il n'est pas observé d'accumulation systématique de la diversité de l'amont à l'aval, démontrant une symétrie amont/aval de la dispersion. Dans le cas de cette rivière, il semble donc que les flux de gènes se font principalement par le vent (pollen et graines), et que le transport des graines par l'eau (hydrochorie) n'est que marginal.

Pospiskova et Salkova 2006. Une analyse de parenté de 30 semis naturel et impliquant 65 possibles géniteurs sur la rivière Morava (République Tchèque) a montré une structuration génétique spatiale significative, une distance de dispersion du pollen de 10 à 230 mètres et qu'un faible pourcentage de parents (20%) provenait hors de la zone d'étude.

Rathmacher *et al.* 2010 : 288 peupliers noirs, 378 semis naturels sur une zone de 3km² (avec un unique site de régénération naturelle) et 2829 semis issus de graines récoltées sur 5 arbres mères ont été analysés à l'aide de 7 marqueurs microsatellites. La structure génétique spatiale de la population adulte suggère une isolation par la distance à petite échelle due à un flux de pollen majoritairement à faible distance, 75 % étant efficace à moins de 1km.

Slavov *et al.* 2009 et 2010 sur *Populus trichocarpa* : ces auteurs présentent une étude où la structure spatiale de populations est disséquée sur deux sites distincts hébergeant *P. trichocarpa*. Sur le site de Marchel (zone d'un rayon de 250m), deux sous-populations distinctes (Fst de 0.026) liées de façon plus ou moins continue ont été détectées. Sur le site de Vinson (de 850m de rayon), une plus forte structure génétique spatiale a été détectée (Fst de 0.071), construite autour de multiples familles demi-frères interconnectées. Sur ces deux sites de petite surface, des sous-populations ont donc été détectées sur des peuplements naturels qui paraissaient être homogènes. Ces mêmes auteurs ont modélisé le flux de pollen sur ces deux

sites très contrastés à l'aide de méthodes directes (test de paternité) et indirectes. Ils ont montré un flux de pollen à très longue distance sur ces deux populations naturelles.

La principale conclusion de ces travaux est qu'une structuration génétique de populations de peuplier noir n'est pas forcément liée à l'importance de la distance géographique entre ces populations.

Diversité génétique et structuration géographique (échelle bassin)

Les études traitant de la diversité géographique du peuplier noir se sont développées depuis la fin des années 90. Pour quantifier la diversité génétique de *P. nigra* à l'échelle de la France, différents types de marqueurs neutres ont été utilisés : isozymes, microsatellites nucléaires et ADN chloroplastique (à hérédité maternelle). Le tableau 1 recense le niveau de diversité génétique chez le Peuplier noir évalué à partir de marqueurs nucléaires de type microsatellite et où du matériel français est impliqué.

Nloci	Npop	N	A	Ae	Ho	He	Fis	Fst	Populations	Références
6	22	574	12.1		0.78	0.73	0.077	0.047	6 populations de la Drôme	Imbert and Lefèvre 2003
5	19	465	15.6	6.02		0.72			Collections européennes	Storme <i>et al.</i> 2004
12	10	308	19.33	5.7	0.66	0.74	0.103	0.028	Collection française divisée en 10 sous populations	Brachet <i>et al.</i> 2006, [28]
12	5	218	9	4.4		0.71	0.03	0.05	5 populations françaises	Jorge <i>et al.</i> données non publiés
7	17	915	15.7		0.74	0.76	0.027	0.081	17 populations européennes	Smulders <i>et al.</i> 2008

Tab. 1. Etude de diversité via les marqueurs microsatellite chez *Populus nigra*

Nloci : nombre de loci étudiés, Npop : nombre de populations étudiées, N : nombre de géotypes étudiés, A : nombre moyen d'allèles par locus, Ae : nombre moyen d'allèles efficace, Ho : hétérozygotie observée, He : hétérozygotie attendue, Fis : index de fixation, Fst : index de différenciation interpopulation

Ces travaux, basés sur un nombre d'allèles important (de 9 à 19) et sur plusieurs centaines d'individus en Europe montrent une diversité génétique globale élevée (H_e entre 0.71 et 0.76, selon les bassins). Concernant la France, la diversité génétique du peuplier noir reste élevée dans la moyenne de ce qui est observé sur les autres cours d'eau européens étudiés (Storme *et al.* 2004, Smulders *et al.* 2008). Les allèles privés et les allèles rares sont plus nombreux dans la sous-population Loire Est (amont d'Orléans) et dans la sous-population Rhône Est qui regroupe les affluents de rive droite du Rhône (Jorge *et al.* données non publiées). Les peupliers noirs des petites rivières des Alpes et des Pyrénées présentent également une

diversité génétique élevée. La structuration de la diversité est basée sur une différenciation entre les peuplements (F_{st} entre 0.029 et 0.081). Le calcul de F_{st} par paire a été réalisé sur les 10 sous populations de la Collection nationale française : toutes les valeurs sont significativement différentes de 0, il apparaît donc que les sous populations sont dissemblables 2 à 2. L'étude des distances génétiques D de Nei (1978) montrent des regroupements très clairs entre sous populations : Pyrénées/Garonne, Ain Rhône/Alpes du Nord et LoireEst/Rhône Ouest, sous entendant proximité géographique et proximité génétique (Mardare 2004, Fig. 14). Une telle approche sur les 1000 kms de la Loire est en cours d'analyse à travers les 13 populations et 12 marqueurs microsatellites du projet POPLOIRE.

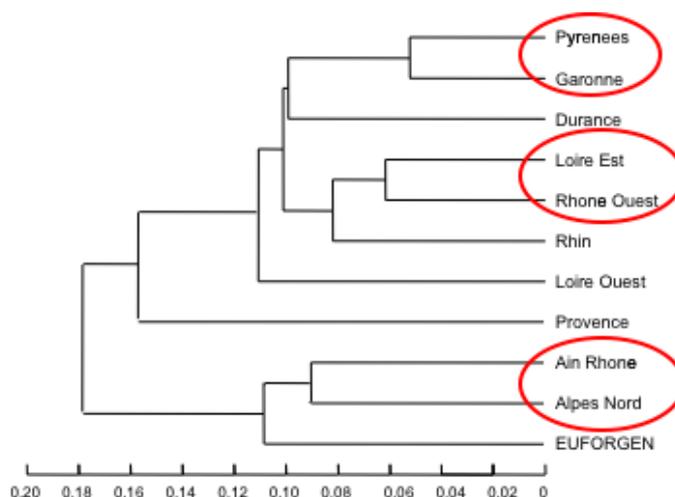


Fig. 14. Dendrogramme réalisé à partir des distances génétiques D de Nei (1978). Méthode UPGMA, Mardare (2004)

Ces premiers travaux à l'aide de marqueurs microsatellite sur les individus de la Collection nationale (I. Mardare et V. Jorge, 2004, non publiés) et sur 6 populations ont montré une diversité globale élevée, l'existence d'une structuration géographique faible mais significative (F_{st} respectivement de 0,029 et 0,050) et également l'existence de sous-populations distinctes entre bassin et de deux sous-populations entre l'Ouest et l'Est de la Loire. Il est à noter également un nombre d'allèles très important sur la population de Loire (qui est la population de la RNN de St-Mesmin) et globalement sur la partie Est de la Loire (avec un nombre d'allèles privés supérieur).

De telles données de diversité génétique de Peuplier noir sont plutôt élevées par rapport à 17 études sur 9 espèces (H_e moyen de 0.62, Slavov et Zhelev 2010), et les nombreuses études basées sur divers marqueurs (isozymes, AFLP et marqueurs microsatellites) ont montré une importante diversité génétique intrapopulation comparé à une faible différenciation interpopulation (synthèse dans Slavov et Zhelev 2010). De nouvelles études de diversité génétique sont entreprises via le polymorphisme nucléotidique (Ingvarson 2010).

De nombreuses références présentent des estimations de flux de pollen (synthèse dans Savolainen *et al.* 2007, Slavov *et al.* 2010), mais rien de précis pour le flux de

graines ('few hundred meters from the mother plant', Braatne *et al.* 1996, 370 m dans l'étude de Pospiskova et Salkova 2006). Le flux de graines est également mesuré si les graines s'installent (évidemment !), ce qui implique les conditions nécessaires définies dans le 'Recruitment Box model'. Cependant, pour les flux de graines, la part de transport par le vent et/ou l'eau reste également à quantifier. On peut supposer que cette part respective dépend de nombreux facteurs physiques (intensité et direction du vent, position de l'arbre mère par rapport au lit actif du cours d'eau, largeur du cours d'eau, débit de l'eau au moment de la déhiscence des graines...).

4. Variabilité génétique de caractères adaptatifs

En parallèle de la diversité génétique étudiée par des marqueurs neutres, la structuration de la variabilité de certains caractères complexes a également été étudiée. Les données concernant le peuplier noir sont présentées ici :

*Rouille foliaire à *Melampsora larici-populina**

En test de laboratoire sur 296 génotypes de peuplier noir, les composantes quantitatives de la résistance partielle aux rouilles à *Melampsora larici-populina* présentaient des parts de variation interpopulation variant de 3 à 20%, et de variation intrapopulation de 0.4 à 22 % selon les variables épidémiologiques. Les auteurs ont mis en évidence également l'existence d'une structuration géographique : elle est cependant peu importante mais elle indique que les différentes régions françaises doivent être prospectées pour prendre en compte cette diversité (études sur quatre régions géographiques, Alpes, Rhône, Garonne et Loire, Légionnet *et al.* 1999). Dans une plus récente étude, Brachet *et al.* 2006 [28] ont réalisé une étude de la structuration géographique de la variabilité génétique de la résistance partielle à cette même rouille foliaire, par deux isolats inoculés artificiellement en laboratoire (clones de la collection nationale regroupés en cinq régions géographiques). Aucune structuration significative n'a pu être mise en évidence pour aucune des composantes étudiées, même sur la composante 'taille des urédosores', présentant les valeurs d'héritabilité la plus importante (0,44 et 0,55 selon les isolats).

Surface foliaire :

Concernant les données morphométriques de surface foliaire, une plus forte différenciation (28 à 35%) a été mise en évidence, les clones d'origine du sud ont de plus petites feuilles que les clones nordiques et suggérant une adaptation aux conditions climatiques locales, (Lefèvre *et al.* 2002a). L'importance de cette surface foliaire, siège de la photosynthèse et de la régulation stomatique sera détaillée dans le chapitre D.

Efficiences d'utilisation de l'eau

La variabilité de $\Delta^{13}\text{C}$ de trois populations naturelles de peuplier noir (Loire, Drôme, Pyrénées Orientales) a été étudiée sur trois dispositifs expérimentaux de pépinière [35]. Nous avons montré que la variabilité génétique est toujours plus importante au sein des populations qu'entre populations ; de forte valeur d'héritabilité au sens large ont été estimées et les classements des populations sont stables selon les différents environnements des dispositifs. Cependant, trois populations ne permettent pas de conclure d'une éventuelle structuration géographique. Cette analyse se poursuit sur d'autres populations françaises et européennes dans notre unité, en collaboration avec les écophysiologistes de l'Université d'Orléans (F. Brignolas).

Phénologie foliaire

L'expression de la variabilité génétique de la date d'arrêt de croissance et de la formation du bourgeon terminal a été étudiée au sein d'une collection européenne de populations naturelles de peuplier noir (Rohde *et al.* 2011). Cette étude a permis de révéler une différenciation latitudinale des populations : les populations les plus nordiques arrêtaient alors leur croissance plus tôt que les populations méridionales, suggérant une adaptation aux conditions locales de photopériode et de température. Cette étude est basée sur deux dispositifs de pépinière, avec des conditions environnementales proches (Belgique et Orléans). De tels gradients ont été mis en évidence chez d'autres espèces de Peuplier, dont *Populus tremula* (Hall *et al.* 2007).

Autres caractères

Dans le cadre du programme français de conservation des ressources génétiques du peuplier noir, cinq dispositifs expérimentaux Peuplier noir (6 blocs randomisés mono-arbres) ont été installés à la pépinière forestière de Guéméné Penfao depuis 2004. De nombreuses données ont été collectées, ciblés autour des caractères quantitatifs classiques d'étude de variabilité phénotypique : phénologie foliaire (bud burst), surface foliaire, croissance, angle de branches, branchaison. Les données en cours d'analyse.

Ces études de diversité (via les marqueurs moléculaires neutres et via la variabilité de caractères phénotypiques) démontrent un niveau important de variation génétique à l'intérieur des populations. Et la différenciation intrapopulation est généralement plus importante pour des caractères adaptatifs que pour les marqueurs génétiques neutres (Fig 15), ce qui suggère que la sélection divergente a joué un rôle important pour façonner la variation génétique adaptative (Slavov et Zhelev 2010).

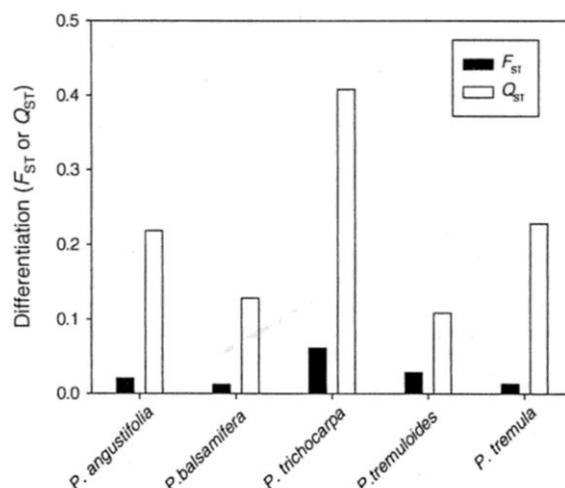


Fig. 15. Différenciation intrapopulation pour des marqueurs neutres (F_{st}) et son équivalent pour des caractères quantitatifs Q_{st} , calculé pour le débourrement végétatif chez cinq espèces de peuplier (tiré de Slavov GT et Zhelev P. 2010).

Conséquences sur les modalités d'échantillonnage de la diversité

Pour étudier la diversité génétique d'une espèce et en son éventuelle structuration, nous devons disposer de matériel végétal. Ce matériel végétal est récolté à partir de principes de bases (boutures d'arbres adultes, 30 à 50 individus par population, 50 populations réparties sur l'aire naturelle...). Nous ne pouvons pas récolter tous les individus présents dans l'aire naturelle, nous devons faire des choix et collecter des phénotypes. Le long d'une rivière ou d'un fleuve, c'est techniquement plus compliqué qu'une forêt domaniale de plaine de Chênes. Nous n'avons pas forcément accès aux deux rives, l'accès par bateau n'est pas forcément possible en hiver dû à la ligne d'eau haute en cette saison. Pour certain peuplement naturel très dense, la première branche est haute et impossible à sectionner. Nous prenons alors ce jour là des décisions *in situ*, qui peuvent avoir des conséquences sur les résultats finaux. Les dernières publications révélant une microstructuration locale (ce que l'on observe très clairement dans les différentes tâches de semis) soulèvent scientifiquement ces points. Cette problématique d'échantillonnage sera de nouveau débattue dans le chapitre F de mon projet de thèse.

3^{ème} partie : PROJET DE RECHERCHE

La synthèse des trois chapitres précédents a révélé deux enseignements :

(a) Quand une population mature de peupliers noirs est présente le long d'un fleuve, les graines (abondance) et leur germination potentielle (élevée) ne sont pas des facteurs limitants. Par contre, l'installation d'un semis et sa survie les six premiers mois résultent d'une cascade d'événements dont la dynamique sédimentaire et la ressource hydrique (venant principalement de la nappe phréatique sous jacente) sont les facteurs clefs.

Sans ressources hydriques limitantes, les semis seront soumis à des contraintes thermiques fortes et notamment des pics de température (selon les prédictions de IPCC 2007).

La question sous-jacente qui se pose alors : un jeune semis de quelques feuilles possède t'il les mécanismes physiologiques adéquats pour le passage de ce premier stress estival ?

(b) Après le premier été, le semis est ancré par son système racinaire, et doit être suffisamment grand (volumineux) pour résister aux crues et ne pas être enseveli par les sédiments de la crue de l'hiver.

Le semis fait face alors à sa seconde année de croissance. Seconde année clef, le système racinaire étant ancré et disponible, ce sera l'année d'une croissance importante (en hauteur) pour sortir de la compétition intra et interspécifique (vs les autres espèces de Saules).

Les questions sous-jacentes qui se posent alors : le jeune plant est il adapté alors aux conditions environnementales locales ? Possède t'il une surface foliaire, une architecture et un système racinaire adaptés pour une productivité photosynthétique optimale ? Ces caractéristiques sont ils plastiques en cas de modifications environnementales ?

Enfin, ces populations adaptées à leur environnement (la ripisylve) représentent le pool de diversité de l'espèce. **Comment bâtir un réseau conservatoire *in situ* pour qu'il représente et qu'il reste représentatif de l'espèce ? Comment sélectionner parmi ces populations naturelles le ou les génotypes qui seront les représentants de l'espèce dans la collection *ex situ* du programme de conservation ?**

Nous aborderons ces questions et tenterons d'apporter des réponses dans le projet de recherche qui sera décliné dans les trois chapitres suivants.

D. Changement climatique, température et adaptation locale

Collaboration Orléans : C. Vincent-Barbaroux, F. Brignolas (Université)

1. Changement climatique et température estivale

De nombreuses études s'attachent à étudier le comportement de peuplier vis-à-vis du facteur température. Rood *et al.* (2007) et Berg *et al.* (2007) ont montré chez *Populus trichocarpa* une adaptation locale écotypique vis-à-vis de la température ; un écotype étant un habitat spécifique avec des adaptations à des environnements spécifiques.

Mon projet de recherche s'intéresse à un stade très précis chez le peuplier noir : le stade semis, où la très jeune plantule (quelques semaines), exposée en pleine lumière, commence à s'ancrer sur des sédiments frais et est particulièrement vulnérable à tous types de stress, dont le stress thermique. En effet, dans le contexte climatique futur, l'augmentation des températures estivales pourrait devenir un facteur limitant la survie de la plantule les premières années.

La capacité à maintenir la température de l'appareil aérien dans les limites de fonctionnement pourrait constituer une composante clef pour la survie des jeunes plantules. La question se pose pour les jeunes semis, proche de la surface et soumis aux températures estivales élevées. Il pourrait se poser aux jeunes plants qui peuvent présenter des surfaces foliaires très importantes (la température foliaire sera ainsi plus difficile à réguler) lors de phase de croissance juvénile (2^{ème} année de croissance). Pour étudier ce facteur sur des jeunes semis, des conditions expérimentales *ex situ* seront nécessaires, *via* les conditions contrôlées de chambres de culture.

Les objectifs de ce projet sont de comprendre les bases génétiques et écophysiologicals du comportement de semis face à une élévation de température. Cette thématique est dans le prolongement des travaux initiés lors de la thèse de S. Chamailard.

Dispositif de recherche

L'expérimentation que je souhaite développer dans mon projet de recherche poursuivra l'expérience de caractérisation de la variabilité de $\Delta^{13}\text{C}$ chez des jeunes semis de peuplier noir, soumis en chambre de croissance à des températures de 25°C et 43°C, menée par S. Chamailard lors de sa thèse (article en cours). Cette expérience avait montré des liens observés entre $\Delta^{13}\text{C}$, croissance et survie de l'appareil foliaire (à 43°C), suggérant que les semis présentant une plus faible efficacité d'utilisation de l'eau ainsi qu'une plus faible croissance juvénile pourraient être de meilleurs compétiteurs *in situ*, lorsque la ressource en eau est non limitante. Cette nouvelle expérience s'attachera à mesurer les échanges de gaz lors de cette croissance à des températures élevées et de quantifier le rôle des stomates dans cette acclimatation (nombre et taille, régulation). Des graines d'arbres-mères de différentes populations françaises (de plaine et d'altitude) seront de nouveau

impliquées dans ce projet. S. Chamaillard avait montré dans son étude de très fortes variations intrapopulation, mais aucune différence interpopulation (une population de France et une population d'Italie).

Organes et caractères étudiés

Feuille : la feuille est classiquement l'organe prioritaire à étudier. La feuille est la partie aérienne spécialisée des plantes, siège des échanges gazeux moléculaires. Les échanges de dioxyde de carbone et d'oxygène entre la plante et le milieu extérieur concernent la photosynthèse et la respiration. Alors que la photosynthèse nécessite la présence des feuilles et de la lumière de la phase diurne, la respiration est permanente, même si parfois très ralentie, tout au long de l'année et des heures de la journée. La feuille est également le siège de la transpiration : pour l'alimentation hydrique de la plante, l'eau circule du sol dans la plante où elle passe à l'état gazeux dans la feuille au niveau des parois cellulaires des cellules du mésophylle avant de s'échapper dans l'air ambiant en traversant l'épiderme, principalement par les stomates. Ces processus sont bien sur liés. Dans un contexte de stress thermique, la capacité à maintenir la température de la feuille dans les limites de fonctionnement de la photosynthèse pourrait être un facteur clef. Sous l'effet du rayonnement solaire, l'eau liquide qui arrive dans les chambres sous-stomatiques est convertie en vapeur d'eau (transpiration). L'émission de cette vapeur d'eau dans l'atmosphère (évaporation) permettrait d'éliminer l'excédent d'énergie emmagasinée et donc de réguler les fortes températures à la surface des feuilles *via* un processus de 'cooling'. Ce raisonnement n'est possible que si la plante présente des conditions hydriques non limitantes.

Stomates : la densité stomatique, leur taille et leur distribution entre les deux faces de la feuille sont également des paramètres-clef dans la physiologie de la plante. Chez *Populus*, ces caractères présentent une variabilité importante entre génotypes et espèces, sont des traits héréditaires et présentent une variabilité génétique importante entre et au sein des populations (Farmer 1996). Ces caractères, conjointement à la régulation stomatique peuvent refléter une adaptation à des environnements différents (synthèse dans Pearce *et al.* 2005). Chez beaucoup d'espèces, dont les peupliers, la distribution des stomates entre les deux surfaces est associée avec une adaptation à la lumière, la température et le stress hydrique. De forte conductance stomatique peut être aussi une adaptation pour la régulation thermique des feuilles et peut également augmenter la photosynthèse dans des conditions thermiques plus élevées ou être associé à une assimilation plus forte de CO₂ chez les génotypes d'altitude (Pearce *et al.* 2005).

Cette expérimentation impliquera les traits suivants :

Surface foliaire, SLA ('Specific Leaf Area' ou surface massique), densité et taille des stomates. Assimilation nette de CO₂ (A) et la conductance stomatique (g_s) à la vapeur d'eau (*via* les échanges de gaz instantanés). Efficacité d'utilisation de l'eau au niveau de la feuille (intégrée à l'échelle de la vie de la feuille) *via* des mesures de discrimination isotopique vis-à-vis du carbone 13 ($\Delta^{13}C$).

J'ai choisi de travailler sur ces relations semis / température chez le peuplier noir pour plusieurs raisons :

- le bon comportement (très faible mortalité, cf. chapitre B) des semis de Loire (France) et de la rivière Paglia (Italie) m'intrigue, et j'aimerais comprendre les bases écophysiologiques de cette aptitude remarquable
- ce sujet de recherche est très original, et est parfaitement en phase avec les risques d'augmentation des pics de température estivale prédits par les experts du climat.
- ce sujet permettra de poursuivre une collaboration remarquable, efficace et saine avec mes collègues écophysiologistes du LBLGC de l'Université d'Orléans (et j'aimerais m'impliquer personnellement de façon plus autonome dans l'écophysiologie).
- nous avons une parfaite maîtrise des étapes de germination chez le peuplier noir, le semis pouvant devenir un modèle d'étude d'une machinerie photosynthétique juvénile efficace.
- le stress thermique est très peu étudié et pourrait devenir le thème majeur d'interactions LBLGC / INRA Orléans à l'avenir, faisant suite à dix années de collaboration sur le stress hydrique chez le peuplier.

2. Changement climatique et notion d'adaptation locale

Les plantes peuvent répondre aux modifications climatiques de différentes façons, s'ajuster *via* la plasticité phénotypique, s'adapter après brassage génétique et sélection naturelle ou migrer vers des conditions climatiques plus favorables. Ces trois options ne sont pas exclusives. J'ai choisi de travailler sur la plasticité phénotypique et sur le peuplier noir pour plusieurs raisons :

- la plasticité phénotypique est un domaine scientifique en pleine évolution, ayant été démontrée comme héritable, important pour l'évolution de l'espèce et une réponse 'short term' aux changements climatiques (Aitken *et al.* 2008, Nicotra *et al.* 2010)
- je dispose du matériel végétal adéquat pour une telle étude, avec une variabilité phénotypique très importante de génotypes dans des populations très variées (gradient latitudinal, populations de plaine, de montagnes, d'îles...)
- le peuplier noir et sa diversité réagissent très rapidement à toute modification du milieu en conditions contrôlées (stress hydrique, thermique ...)
- de très nombreux caractères simples sont mesurables, concernant presque tous les organes de l'arbre (feuille, tige, rameaux, racines...)
- le peuplier noir, comme les autres espèces de peuplier, peut être très facilement cloné, pouvant ainsi multiplier les conditions environnementales différentes.
- le contexte technique et scientifique orléanais est idéal avec une proximité de compétences en génétique et écophysiologie sur peuplier.

Les objectifs de ce projet sont de comprendre les bases génétiques et écophysiologiques de l'adaptation locale (si elle existe !). Par définition, la population adaptée locale aura la meilleure fitness dans son environnement par rapport à d'autres populations en comparaison. Dans d'autres environnements, cette même population aura une plus faible fitness par rapport aux populations locales (Savolainen *et al.* 2007).

La base d'étude de la variabilité génétique chez les peupliers (et au moins pour certains caractères s'exprimant à l'état juvénile) repose sur des comparaisons de populations et de génotypes au sein de dispositifs expérimentaux de pépinière (ou 'common-gardens'), généralement sur deux ans de croissance. L'objectif est de

comparer les géotypes dans un même environnement pour avoir accès à la composante génétique du phénotype. Chez le peuplier, ce type de dispositif est à la base d'étude de diversité et de sélection pour les programmes d'amélioration génétique (Farmer 1996, Rohde *et al.* 2011). Quand ces dispositifs peuvent être multipliés, nous pouvons avoir accès aux interactions géotype x environnement. Pour les études de diversité du peuplier noir, j'ai installé ces dispositifs dans deux pépinières expérimentales, celle d'Orléans (INRA) et celle de Guémené Penfao (Loire-Atlantique, pépinière forestière de l'Etat), idéalement placées pour les facilités et compétences techniques, humains et scientifiques. Pour des études de diversité et d'adaptation locale, ces deux pépinières ont deux défauts majeurs : leurs sols sont très différents de leurs alluvions naturels d'origine et sont situées (les deux !) dans les conditions environnementales de la Loire sous influence atlantique.

Dispositif de recherche # 1 : expérimentations de transplantations réciproques

La plasticité phénotypique sera évaluée par plusieurs dispositifs expérimentaux de transplantation réciproque *in situ* c'est-à-dire dans les conditions environnementales des populations étudiées (test parfaitement adapté pour détecter des adaptations locales, Kawecki et Ebert 2004). Certains sites naturels ne disposant pas de pépinière, et comme je souhaite avoir accès au système racinaire, cette expérience à partir de boutures se fera en pots de grande dimension (100 litres avec un terreau identique, Fig. 16). Ce type de dispositif a déjà été testé en vraie grandeur à la pépinière de Guémené Penfao, mis au point pour les travaux de thèse de C. Lavaine (étudiante au Cemagref de Grenoble ; je suis membre de son comité de thèse).



Fig. 16. Exemple de dispositif utilisant ce type de pots de grande dimension (INRA Orléans, été 2011)

Certains sites naturels ayant une surface disponible réduite, cette expérimentation ne pourra comparer qu'un faible nombre de clones par population (sachant que quatre copies par clone sont indispensables). Une première expérimentation pourrait être planifiée le printemps prochain, les RNN de Nohèdes (Pyrénées-Orientales, 1000m altitude), Ramières (Drôme, climat méditerranéen de plaine) et St-Mesmin (Loire) m'ayant donné leur accord. Elle pourrait se réaliser sur des géotypes de ces trois

populations que nous connaissons bien ([35]). Ce dispositif, installé à partir de boutures couvrira deux saisons de végétation.

Dispositif de recherche # 2 : dispositifs de pépinière localisés proches des populations naturelles

Pour avoir une estimation plus précise de la variabilité génétique au sein des populations, il est indispensable de tester au moins 30 génotypes par population. Des dispositifs en pots ne sont pas réalistes dans ce cas. Je projette donc d'installer également des dispositifs de pépinière ('common-garden') plus proche des conditions environnementales des populations locales. Mon projet de recherche impliquera des populations selon un gradient latitudinal Rhône-Rhin (le plus important en France). Je dispose de 15 populations de peuplier noir le long de ce gradient et des contacts ont été pris pour installer trois dispositifs de pépinière sur le Rhin (Ets des pépinières Wadel), aux environs de Lyon (recherche en cours) et à Perpignan (pépinière administrative des Pyrénées-Orientales). Ce dispositif, installé à partir de boutures couvrira deux saisons de végétation.

Organes et caractères étudiés

La feuille sera bien sûr l'organe cible, mais dans ces deux dispositifs, la feuille sera mature. Il est reconnu que la feuille de peuplier est un intégrateur de conditions environnementales dans un pas de temps court. Le plant peut réagir rapidement à des conditions environnementales changeantes et ces phénomènes peuvent 'visualisés' sur la feuille en cas de stress (feuille de plus petite surface, feuille qui s'incline, feuille qui jaunit...). Pour un index foliaire équivalent, la surface foliaire est une caractéristique de l'individu et de son environnement. Il est communément admis que la feuille jeune adulte de la tige principale des individus des populations de plaine du sud (exemple de la Drôme) de la France est de surface plus réduite celle des individus du Nord (exemple du Rhin, Lefèvre *et al.* 2002). Ce trait est très plastique, la surface foliaire reflétant un optimum de croissance.

Phénologie foliaire : les dates de débourrement (bud burst) et d'arrêt de croissance (bud set) sont les paramètres qui conditionnent la durée de la croissance chez une plante. L'expression de la variabilité génétique de la date d'arrêt de croissance et de la formation du bourgeon terminal a été étudiée au sein d'une collection européenne de populations naturelles de peuplier noir (Rohde *et al.* 2011). Cette étude a permis de révéler une différenciation latitudinale des populations : les populations les plus nordiques arrêtaient alors leur croissance plus tôt que les populations méridionales, suggérant une adaptation aux conditions locales de photopériode et de température. Cette étude a été basée sur deux dispositifs de pépinière, avec des conditions environnementales proches (Belgique et Orléans). Deux nouveaux tests (32 populations) sont en cours d'étude sur le même site d'Orléans et sur un site italien sur la plaine du Pô, dans le cadre d'une étude d'association sur peuplier noir dans le cadre du projet européen NovelTree. De tels gradients ont été mis en évidence chez d'autres espèces de Peuplier, dont *Populus trichocarpa*, *P. tremuloides* et *P. tremula* (synthèse dans Rohde *et al.* 2011).

Les deux autres organes qui seront le support d'expérimentation sont, de façon plus originale, les deux types de rameaux (proleptique et sylleptique) et le système racinaire.

Le rameau sylleptique est une caractéristique chez les peupliers, dû à leur croissance très vigoureuse (Fig. 17). L'architecture du peuplier présente en effet deux types de branchaison. La première année de croissance, la tige peut produire des rameaux sylleptiques tout le long de l'année, issus de bourgeons n'ayant pas eu de période de dormance. La seconde année de croissance, le plant produira deux types de rameaux, les rameaux proleptiques issus de bourgeons qui ont subi une période de dormance ('la branche') et des rameaux sylleptiques (Hallé *et al.* 1978). En cas de croissance forte, l'apparition de ces rameaux sylleptiques est spectaculaire. Nous avons mesuré sur un récent dispositif de pépinière de comparaison de trois populations de peuplier noir (3 populations, 90 génotypes, 6 blocs randomisés mono-arbres) en milieu alluvionnaire riche et en conditions hydriques non limitantes le nombre de rameaux sylleptiques.



Fig. 17. Comparaison de deux clones de peuplier noir avec la présence (à gauche) et l'absence (à droite) de rameaux sylleptiques. Boutures âgées de six semaines

Ce nombre est très important, de 20 à 100 selon les génotypes et à partir d'une certaine hauteur de la tige principale, ne semble pas dépendant de la croissance en hauteur (Fig 17). Les rameaux sylleptiques contribuent de façon importante à la croissance radiale de l'arbre car ils allouent une proportion plus grande de carbone à la tige que les rameaux proleptiques (synthèse dans Wu et Hinckley 2001, Dillen *et al.* 2010). La surface foliaire formée par les rameaux sylleptiques est de 50 à 100% plus importante que la surface foliaire formée sur la tige principale. Aucune des feuilles des rameaux sylleptiques n'était préformée contrairement aux feuilles préformées dans le bourgeon initial du rameau proleptique.

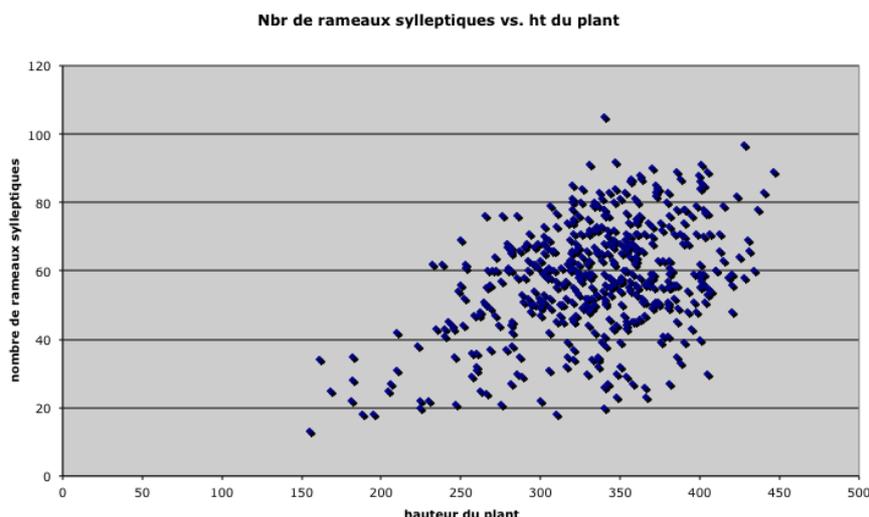


Fig. 18. Relation nombre de rameaux sylleptiques / hauteur de 90 géotypes de trois populations naturelles (dispositif 6 blocs randomisés mon arbre). Croissance en hauteur exceptionnelle de l'année sur le dispositif de Curcay-sur-Dive (données décembre 2010, Vienne)

Comme les rameaux sylleptiques sont produits pendant la saison de croissance, les traits des rameaux sylleptiques sont plus plastiques que les traits des rameaux proleptiques ou de la tige principale (Wu et Hinckley 2001). En Europe et aux USA, les clones des régions sud et plus chaudes présentent plus de rameaux sylleptiques que les clones des régions nord, plus froides (synthèse dans Gillen *et al.* 2010). Wu et Stettler (1998) ont montré que la surface foliaire sur les rameaux sylleptiques est 35 fois plus grande dans un site plus chaud et bien irrigué que dans un site plus froid et non irrigué. En contraste, la surface foliaire produite par les branches proleptiques n'est pas significativement différente entre ces deux environnements. La plasticité des rameaux sylleptiques de géotypes de Peuplier met en évidence la capacité de modifier (de façon opportunistique) l'architecture en réponse aux changements des ressources disponibles (Marron *et al.* 2006). Wu et Hinckley (2001) reconnaissent que la réponse plastique des branches sylleptiques peut expliquer et permettre la capacité d'un arbre à répondre à des changements environnementaux. Les mécanismes fonctionnels des rameaux sylleptiques pourraient être associés au développement et à la croissance racinaires.

Le système racinaire, difficile d'accès est incontestablement le parent pauvre de ces études de génétique et d'écophysiologie. Et pourtant, ce sont les organes qui permettent de fournir à la plante eau et nutriments. Le système racinaire comprend une racine principale et des racines secondaires. Ces racines secondaires (définies comme étant inférieure 2 mm de diamètre, Pregitzer et Friend 1996) présentent un turnover très important, représentant jusqu'à 40% du turnover de carbone d'un arbre. Ce turnover est un atout pour s'ajuster à différentes conditions environnementales. Le peuplier noir peut également compter sur des racines adventives qui se forment en cas d'enfouissement d'une partie de la tige par les sédiments. Les données que nous obtiendrons sur la biomasse et l'architecture racinaire nous permettront d'avoir accès au trait shoot / root ratio, trait plastique particulièrement sensible aux conditions environnementales (Gedroc *et al.* 1996).

Mon projet de recherche impliquera les traits suivants :

Sur feuille : surface, longueur du pétiole, SLA, densité et taille des stomates, efficacité d'utilisation de l'eau au niveau foliaire *via* la discrimination isotopique vis-à-vis du $\Delta^{13}\text{C}$.

Phénologie foliaire (débourrement et arrêt de croissance)

Sur rameaux proleptiques et sylleptiques : croissance (hauteur et diamètre), biomasse aérienne de la tige principale et des rameaux sylleptiques, nombre de rameaux sylleptiques.

Sur racines (dans expérience en pots): nombre, biomasse racinaire et shoot / root ratio

E. Peuplier noir et habitat

Collaborations S. Greulich, S. Rodrigues, étudiant en thèse (Univ. Tours)

1. Interactions Peuplier noir / sédiments.

Le lien avec des géologues, spécialistes des sédiments est l'évolution scientifique logique de la compréhension de la dynamique des populations de peuplier noir. Et ceci pour trois raisons majeures :

(i) Des points de vue génétique et écologique, le renouvellement des populations de peuplier noir ne peut se réaliser sans une certaine dynamique fluviale. Cette dynamique hydro-sédimentaire apporte ainsi tous les hivers et printemps des sédiments 'frais', qui sont mis à jour au printemps avec la baisse de la ligne d'eau. Les sédiments peuvent être également remobilisés artificiellement suite aux travaux d'entretien et de restauration du lit. Nous avons vu dans le chapitre B que le remaniement de ces alluvions est une condition nécessaire à l'implantation des ligneux pionniers.

(ii) Peu de travaux se sont attachés à l'évolution des peuplements de l'année n à l'année $n + 1$. Une (ou plusieurs) crue naturelle plus ou moins violente pourra avoir lieu entre ces deux phases de croissance végétative. Ces crues peuvent induire des stress hydrauliques (selon le débit du fleuve : inondation partielle ou totale, de durée plus ou moins longue ; destruction mécanique ou recépage favorisant la multiplication végétative) et sédimentaires (ensevelissement total ou partiel ; uniquement des plus petits semis induisant une sélection naturelle, comme cela a été suggéré par Guillois-Froget 2002 sur la Garonne?) qui sont susceptibles d'être endurés par les très jeunes ligneux. Ces stress pourront avoir des conséquences variables selon la densité des semis et certains paramètres comme les architectures racinaire et aérienne des plants, qui présentent une variabilité phénotypique importante.

(iii) Des points de vue hydraulique, sédimentaire et morphologique, la colonisation suscite des inquiétudes relatives à l'obstruction de la section d'écoulement et au stockage sédimentaire des chenaux secondaires ([29]). Cependant, du point de vue biologique, l'installation au préalable des *Salicaceae* favorise-t-elle la stabilisation des sédiments en aval, permettant ainsi l'installation de nouvelles populations ?

Dans ce contexte, la présentation de mes travaux à l'Université de Tours (janvier 2004) et mon souhait de travailler avec des sédimentologues a abouti à l'implication de S. Rodrigues, Maître de conférence à Tours, sur le site de l'île de Mareau-aux-près depuis 2004. Cette collaboration a déjà abouti à un travail de recherche de Master II de C. Wintenberger (2010-2011) et sera poursuivi en thèse, sur le rôle de la dynamique hydro-sédimentaire et des travaux d'entretien du lit sur le renouvellement des communautés des *Salicaceae* colonisant les sédiments de Loire. Ce travail se concentrera sur les interactions végétation / processus hydro-sédimentaires et

morphologiques, qui peuvent avoir des conséquences majeures sur la dynamique de l'hydrosystème (synthèse dans Bertoldi *et al.* 2011).

Ce travail s'inscrit dans le cadre du Plan Loire Grandeur Nature III (plateforme Recherche, Données, Informations) et de l'OSLA (Observatoire des Sédiments de Loire et de ses Affluents, regroupant les actions de la ZAL - Zone Atelier Loire - au sein du PLGN). Le financement (salaire et fonctionnement) de cette thèse est acquis. Ce travail de recherche impliquera le peuplier noir mais également d'autres *Salicaceae* (arborescent comme *Salix alba* ou arbustif comme *S. triandra*, *S. viminalis* et *S. purpurea*).

L'approche retenue de cette thèse se compose de deux volets :

(a) le premier concerne l'acquisition de mesures *in situ* et passe par l'instrumentalisation de secteurs permettant la prise en compte de l'ensemble des paramètres environnementaux influençant la mise en place et la survie des communautés ligneuses pionnières dans leur premier stade. Du fait de la dynamique importante des sédiments qui le composent et du potentiel de renouvellement des communautés pionnières (comparé aux autres fleuves européens), le lit de la Loire constitue un laboratoire parfaitement adapté à l'analyse d'un tel sujet. Le site retenu est l'île de Mareau-aux-prés dans la RNN de St-Mesmin. Une opportunité (contrôlée !) se présente à nous : cette île fera l'objet de travaux lourds d'entretien en septembre 2012 par les services de l'Etat (« en charge du maintien de la capacité hydraulique du fleuve dans le cadre de la protection des populations vis-à-vis du risque inondation ») avec dévégétalisation et reprofilage (abaissement de la cote de la barre sédimentaire). Ainsi, ces travaux nous permettront de disposer en mai 2013 d'un état initial après perturbation (point zéro) : nous pourrons ainsi suivre la formation d'une nouvelle île en interaction avec la végétation ligneuse (dont la diversité génétique sera évaluée et les populations géoréférencées) et la quantification de l'impact de cette dernière sur la sédimentation (selon la densité, la hauteur des semis des différentes espèces...).



Fig. 19. Photo aérienne de la partie amont de l'île de Mareau-aux-prés (sur la Loire dans la RNN de St-Mesmin) où seront concentrés les travaux de la thèse végétation / sédiments (Université de Tours et INRA Orléans)

(b) La seconde approche concerne une expérimentation *ex situ*, envisageable pour certains volets du suivi biologique (croissance racinaire, architecture, submersion...). Les architectures aérienne et racinaire seront comparées entre bouture et semis de différentes espèces de *Salicaceae*. Cette approche sera rendue possible grâce aux installations expérimentales de l'INRA et de la pépinière forestière de l'Etat de Guémené Penfao (Loire-Atlantique).

2. Interactions Peuplier noir et autres *Salicaceae*

L'inventaire réalisé dans l'ISS Loire a démontré la présence de différentes espèces de saule en mosaïque avec le peuplier noir. Il reste cependant que quantitativement, les surfaces de saules sont moins importantes sur cette portion de Loire, (observations identiques sur la Garonne, Guilloy-Froget 2002). Ces observations ne sont pour l'instant pas expliquées. Il reste un certain nombre de points noirs sur la biologie des différentes espèces de saules, en comparaison avec celle du peuplier noir, que je souhaiterais élucider.

(a) La répartition saules / peuplier noir s'effectue-t-elle selon la texture des sédiments ? Les espèces de saule seraient favorisées par la présence de substrats fins, qui ont une meilleure rétention en eau et seraient donc plus difficilement dessicables (Vreugdenhil et al. 2006). La disponibilité en eau serait plus importante dans les sédiments sableux, du fait d'une plus forte capillarité. Les peupliers noirs s'installeraient préférentiellement dans substrat grossier (Garonne, Drôme...)

(b) Nous ne disposons d'aucune donnée sur la phénologie florale de ces espèces

(c) La répartition saules / peuplier noir s'effectue-t-elle selon la période de dispersion des graines ? Nous ne disposons que de peu de données sur la libération des graines : est-elle antérieure, synchrone ou postérieure à celle du peuplier noir ? Le timing de la libération de ces graines doit également prendre en compte la variabilité inter et intraspécifique de ce trait. Les travaux de Van Splunder (1998) sur le Rhin aux Pays-Bas montrent une libération des graines selon cette succession : *Salix alba*, *S. triandra*, *S. viminalis* et *Populus nigra*. Des réserves sont bien sûr à émettre, connaissant la très faible diversité génétique du Peuplier noir dans cette zone (dissémination des graines uniquement de une à deux semaines). Les travaux de 1997 et 1998 de H. Guilloy-Froget sur la Garonne montrent que la période de dispersion globale des graines du Saule blanc est plus longue que celle du peuplier noir et qu'elle s'achève environ une semaine plus tard (données sur 16 arbres de deux sites). Selon Karrenberg et Suter (2003), les pics de dispersion de *Salix alba*, *S. triandra* et *Populus nigra* ne sont pas significativement différents dans une étude sur la rivière Tagliamento au nord de l'Italie en 2000. Cependant, la dispersion des graines de *S. daphnoides*, *S. purpurea* et *S. elaeagnos* débutent plus précocement. Mes propres observations sur la Loire en 2003 montrent la présence de semis de *Salix sp.* plus proches de la ligne d'eau que les semis de peuplier noir (Fig. 20). Serait-ce une conséquence d'une libération tardive des graines de cette espèce de saule cette année-là, en Loire ?



Fig. 20. Lignes de semis de *Salicaceae* sur un banc sableux sur la Loire. Les semis de saule sont situés le plus proche de la ligne d'eau, alors que les semis de peuplier noir sont sur la partie haute de la barre sableuse (octobre 2003, RNN de St-Mesmin)

(d) La masse d'une graine de saule blanc est différente ($0,12 \pm 0.005$ mg) de celle de la graine de peuplier noir $0,80 \pm 0.05$ mg (Karrenberg et Suter, 2003). Ces auteurs ont également mesuré que la période de demi-vie des graines est de 23,3 jours pour le peuplier noir, alors qu'elle se situe entre 6,5 et 15,2 jours pour *Salix* spp. (7,7 jours pour le saule blanc). Ces caractéristiques biologiques sont-elles en défaveur des saules en général ?

(e) La répartition saules / peuplier noir s'effectue-t-elle selon l'ajustement de la croissance racinaire par rapport au déclin naturel de la nappe au printemps ? Les saules seraient-ils favorisés par rapport au peuplier noir si la baisse de la nappe était moins importante (croissance racinaire plus faible) ? Dans une étude française, la croissance racinaire de semis de saule blanc était initialement plus faible comparée au peuplier noir (données à 4 semaines en phytotron, Guillois-Froget 2002). Nous pourrions donc en déduire que le saule serait favorisé (ou au moins pas éliminé) les étés où la baisse de la nappe n'est pas rapide. Cependant, une étude nord-américaine présente des résultats contradictoires dans un dispositif expérimental en pots, où la baisse de la nappe était contrôlée (Stella *et al.* 2010). Ces auteurs ont étudié des semis de *Populus fremontii* et deux espèces de saules *Salix gooddingii* et *S. exigua*. Une baisse de 9 et de 6 cm/jour aboutit à la mortalité de l'ensemble des plantules (165 semis par traitement). Les espèces ne réagissent pas de la même façon à une baisse de 3 cm/jour : la survie est de 12% pour le peuplier et 26 et 38 % pour les deux espèces de saule. Ces régimes hydriques auraient donc la possibilité d'influencer la structure spécifique des communautés.

(f) Tolérance au stress hydrique

De nombreux travaux se sont focalisés sur le stress hydrique chez les différentes espèces de saule et de peuplier (synthèse dans Stella *et al.* 2010). Cependant, les résultats de Stella *et al.* (2010) s'opposent à ceux de Van Splunder *et al.* (1998), également sur semis. La synthèse des travaux de ces derniers est figurée dans le tableau 2.

Viabilité des graines	<i>Populus nigra</i>	> <i>Salix alba</i>	<i>S. triandra</i>	<i>S. viminalis</i>
Résistance à la submersion des semis	<i>S. alba</i>	<i>S. triandra</i>	<i>S. viminalis</i>	<i>P. nigra</i>
Résistance sécheresse des semis	<i>P. nigra</i>	> <i>S. alba</i>	> <i>S. triandra</i>	> <i>S. viminalis</i>

Tab. 2. Synthèse des travaux de recherche de Van Splunder (1998) sur 4 espèces de *Salicaceae* et sur trois caractères. Les espèces sont classées de forte à faible viabilité et de forte ou faible résistance. Quand > est absent, les espèces ne diffèrent pas en viabilité ou résistance (Van Splunder 1988).

(g) La répartition saules/peuplier noir s'effectue-t-elle selon tolérance à la submersion / inondation ? Les saules (*Salix alba*, *S. viminalis*) sont généralement plus tolérants aux inondations que le Peuplier noir (Vreugdenhil *et al.* 2006), et plus particulièrement à sa durée. Les semis de ces deux essences forestières sont capables de supporter douze semaines d'inondation, bien que des mortalités apparaissent chez le peuplier noir après neuf semaines (Van Splunder 1998). Vreugdenhil *et al.* 2006 ont également montré que la composition spécifique est déterminée principalement par la fréquence et la durée des inondations. Le peuplier noir semble moins sensible à la fréquence des inondations que les deux espèces de saule étudiées.

Un certain nombre de ces questions seront abordées lors de la thèse Salicaceae / dynamique sédimentaire précédemment décrite car elle impliquera le peuplier noir mais également Salix alba et un saule arbustif.

Conclusions

Le projet présenté dans ce chapitre pose clairement les premières bases d'un projet centré autour de l'écologie de la ripisylve. L'île de Mareau aux prés (dans la RNN de St-Mesmin et l'ISS Loire), précédemment citée va subir une transformation importante dans un an. Cette île sera au cœur du projet de thèse qui débute en octobre 2011. Cependant ce projet est lié aux interactions végétation ligneuse / sédiments. *Pourquoi ne pas profiter de cette opportunité pour bâtir un projet régional centré autour de la genèse de cette île ? île qui est l'habitat naturel du peuplier noir. Botanistes (spécialistes des espèces naturelles et envahissantes), experts de la faune sauvage, entomologistes (des différentes guildes), sédimentologues, géographes, écophysiologistes et généticiens (des Salicaceae) pourraient se regrouper autour du peuplier noir sur cette île, et autour d'un projet que je compte bâtir et soumettre pour financement au prochain appel d'offre 2012 de la Région Centre. Les chercheurs mentionnés sont présents en Région Centre et déjà impliqués dans l'étude et l'évolution de la biodiversité au sens large.*

F. Peuplier noir et conservation des ressources génétiques

Collaborations Orléans : C. Bastien (INRA), V. Jorge (INRA), L. Sanchez (INRA), B. Musch (ONF) et collaborations nationales au sein de la CRGF (Commission des Ressources Génétiques Forestières).

1. ADN chloroplastique et voies de migration post-glaciaires

Nous avons vu précédemment que la diversité génétique peut être évaluée grâce aux marqueurs ADN nucléaire de type microsatellite. Mais l'ADN nucléaire nous renseigne sur la diversité actuelle. Une autre approche que je souhaite développer dans mon projet est l'utilisation de l'ADN chloroplastique, qui renseigne sur l'empreinte laissée par les effets de fondation au cours de la colonisation post-glaciaire. Chez les angiospermes et chez *Populus spp.* (Cottrell *et al.* 2005) les chloroplastes ne sont transmis que par les gamètes femelles et donc disséminés par les graines : les chloroplastes d'une graine sont en effet ceux de l'arbre-mère ayant donné naissance à cette graine. Le polymorphisme de l'ADN chloroplastique me permettra ainsi de reconstituer les voies de migration empruntées par l'espèce depuis les zones refuges.

L'utilisation de cet outil n'est pas originale chez les espèces forestières. Il a permis de construire de telles routes, depuis les dernières glaciations, il y a 18000 ans, à partir principalement de trois refuges : Espagne, Italie et Balkans (Petit *et al.* 2002 sur chênes, Démesure *et al.* 1996 sur hêtre). Des analyses palynologiques peuvent aider également à reconstruire l'histoire de la recolonisation de l'espèce forestière étudiée (exemple des chênes, Brewer *et al.* 2002).

Pourquoi alors utiliser cet outil chez le Peuplier noir ? Je propose d'utiliser l'ADN chloroplastique dans mon projet (1) comme données supplémentaires d'organisation de la diversité, en complément du polymorphisme de l'ADN nucléaire et de la variabilité génétique de caractères phénotypiques (2) car la route de recolonisation de cette espèce, strictement liée aux fleuves et rivières est originale ! Du fait de cette biologie particulière, cette espèce a été 'contrainte' aux corridors fluviaux dans ses voies de colonisation post-glaciaire.

La carte des fleuves et rivières est bien connue en France. Le 'couloir rhodanien' a-t-il joué un rôle de voie de colonisation du sud vers le nord ou au contraire du nord vers le sud ? regroupant les lignées ibériques et espagnoles à l'aval du Rhône ? Cette hypothèse a été suggérée par Lefèvre *et al.* (2002a), certains haplotypes ayant été détectés sur un affluent rive droite du Rhône et non pas sur l'affluent rive gauche. Cette lignée rhodanienne s'est-elle séparée au niveau de Lyon pour migrer plein nord et rejoindre la lignée des Balkans au niveau du Rhin de la plaine alsacienne ? et/ ou pour migrer plein ouest donnant naissance aux populations actuelles de Loire ?

Les barrières topographiques Alpes et Pyrénées ont pu être également des freins à cette migration, comme l'ont montré Cottrell *et al.* (2005) sur peuplier noir, certains haplotypes espagnols et italiens n'étant pas présents en France. Ces auteurs ont

également montré un très net gradient de niveau de diversité du Sud au Nord de l'Europe, avec deux hotspots de diversité en Espagne et Italie.

Mon projet sera de préciser les voies de migration post glaciaires en France, en complément du travail de Cottrell et al. (2005), où 64 génotypes français avaient été utilisés dans cette étude (Fig. 21).

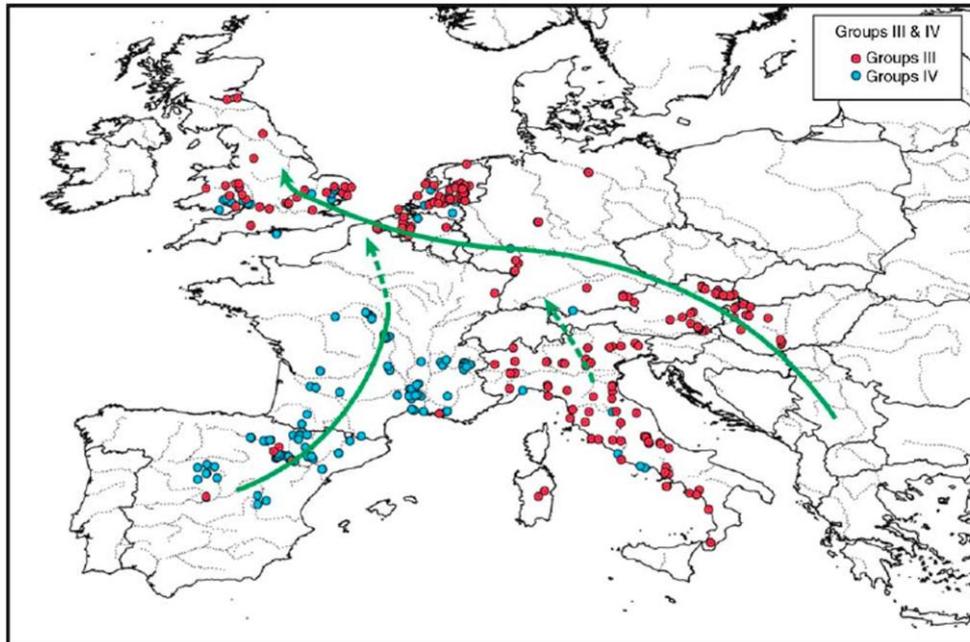


Fig. 21. Synthèse des voies de colonisation post glaciaires à partir de l'étude de l'ADN chloroplastique chez *Populus nigra* (Cottrell et al. 2005).

Je compte m'impliquer concrètement dans ce projet de recherche, du fait (i) de l'outil qui a été déjà mis au point sur peuplier noir en Europe (Cottrell et al. 2005) et en France (Lefèvre et al. 2002a) (ii) du matériel végétal immédiatement disponible des 50 populations des principaux bassins versants français (iii) des compétences de l'ONF Conservatoire génétique des arbres forestiers (B. Démesure-Musch) localisée dans les murs de l'INRA d'Orléans.

J'ai également récolté du peuplier noir dans trois vallées marocaines. L'étude de cette population originale permettra de sortir du cadre strictement européen.

2. Programme *in situ* de conservation des ressources génétiques

Le but ultime de la conservation *in situ* d'une espèce est de maintenir une large diversité génétique pour garder le potentiel d'adaptation aux changements de l'environnement (Rotach 2001). La variabilité *per se* n'est donc pas l'objectif de conservation, mais plutôt l'adaptabilité c'est-à-dire le potentiel d'adaptation, lié à la diversité génétique potentielle et à la plasticité phénotypique des individus de la population conservée (Heinze et Lefèvre 2001). Cette définition est applicable à l'ensemble des espèces forestières dont un effort de conservation est requis.

Pour Rotach (2001), un programme de conservation *in situ* efficace doit remplir trois principes de base :

- (a) la régénération de la population doit être possible et la nouvelle génération d'arbres doit provenir de croisements de la population conservée
- (b) le nombre de géotypes de la population conservée doit être suffisamment important pour inclure la plupart des allèles communs ('common alleles')
- (c) le réseau des sites de conservation (unité de conservation UC) doit être constitué de sorte que la diversité génétique spatiale soit couverte.

Notion d'UC pour le peuplier noir :

Nous avons vu dans les chapitres précédents que le peuplier noir est une espèce forestière particulière. Il est pionnier : les populations naturelles sont caractérisées par un constant turn-over et une démographie dynamique. Le peuplier noir forme également des métapopulations : une métapopulation est un ensemble de populations en interaction, connectées par la dispersion d'individus entre populations. Comme nous l'avons vu, la régénération se fait au travers de la colonisation d'espaces ouverts par les perturbations de la dynamique fluviale. Ainsi la conservation *in situ* ne doit pas considérer uniquement des sites locaux ou sites isolés (fixes et stables), mais plutôt doit se baser un réseau de populations locales interliées. Ainsi, cette espèce sort du modèle couramment établi d'unité de conservation, qui comprend une zone centrale, généralement stable, entourée d'une zone tampon (UC de chênes et hêtres par exemple).

Une UC de peuplier noir sera forcément dynamique et pourra comprendre une zone centrale, mais qui pourra se déplacer au sein de l'UC, du fait de la spécificité de la régénération du peuplier noir. Cela nécessiterait donc de délimiter des UC peuplier noir sur de grande surface. La délimitation de la zone tampon soulève également un problème, du fait de la linéarité et l'étroitesse des ripisylves (due à la pression anthropique).

Situation en France :

Pour toutes ces raisons, le peuplier noir constitue un modèle original de la conservation des ressources génétiques d'un écosystème forestier (Lefèvre *et al.* 2001). Mais le gestionnaire d'un espace naturel fluvial le long d'un fleuve dynamique (où est conservé le peuplier noir) ne gère que la partie terrestre et ne peut gérer le fleuve et ses caprices ! La dynamique morphosédimentaire est indispensable pour la régénération des *Salicaceae* en général, mais cette dynamique ne peut être contrôlée. A l'opposé, quand la dynamique morphosédimentaire est contrôlée (barrages, digues, levées ...), la dynamique fluviale disparaît entraînant la disparition de ces espèces pionnières (exemple sur la Seine aval, le Rhône aval...) et l'évolution de la forêt de bois tendre à la forêt de bois dur.

La Loire a comme affluent principal l'Allier, peu régulée et qui apporte à partir du bec d'Allier quantité de sédiments. L'Allier et la Loire présentent donc des espaces de liberté et trois RNN sont candidates comme UC du peuplier noir. En dehors de ces deux fleuves, de telles situations sont rares et les futures UC ne se présentent que sur certaines rivières (Drôme, Ain, Dranse...). D'autres rivières ou fleuves pourraient potentiellement héberger des UC, mais leur végétation ligneuse est activement maîtrisée par les services de l'Etat (Durance, Garonne...). Devant cette spécificité, Rotach (2001) a proposé, en plus de l'UC naturelle, d'autres types d'unités de conservation *in situ* : gérée, temporaire ou artificielle. Je connais bien le réseau des

réserves naturelles nationales fluviales (suite à de nombreuses visites et réunions communes) et d'autres gestionnaires d'espaces naturels : ces espaces ne seront jamais totalement dédiés à la conservation du peuplier noir. Le peuplier noir n'est qu'une espèce parmi d'autres dans la ripisylve. Ce travail de conservation sur le long terme ne sera réalisé qu'avec un minimum d'intervention (et de concertation !). De plus, le programme de conservation du peuplier est sous la tutelle du ministère de l'Agriculture, alors que les RNN et sites naturels qui sont sous la tutelle du ministère de l'Ecologie, ne recevront aucune directive pour la conservation de l'espèce. *Ce sont pour ces raisons que mes efforts portent uniquement sur la validation d'unités de conservation in situ naturelles.*

Les critères de diversité sont bien sûr pris en compte dans le choix de l'unité de conservation. La diversité de chaque UC potentielle a été estimée par un échantillonnage de 30 à 50 individus. Ce matériel végétal a été multiplié (par la pépinière forestière de l'Etat de Guéméné Penfao), puis a été le support d'étude de diversité génétique (via douze marqueurs microsatellites) et de variabilité phénotypique de caractères adaptatifs (dispositif de pépinière de deux ans).

Nos efforts se concentrent actuellement sur 50 populations couvrant les principaux bassins versants (Fig. 22).

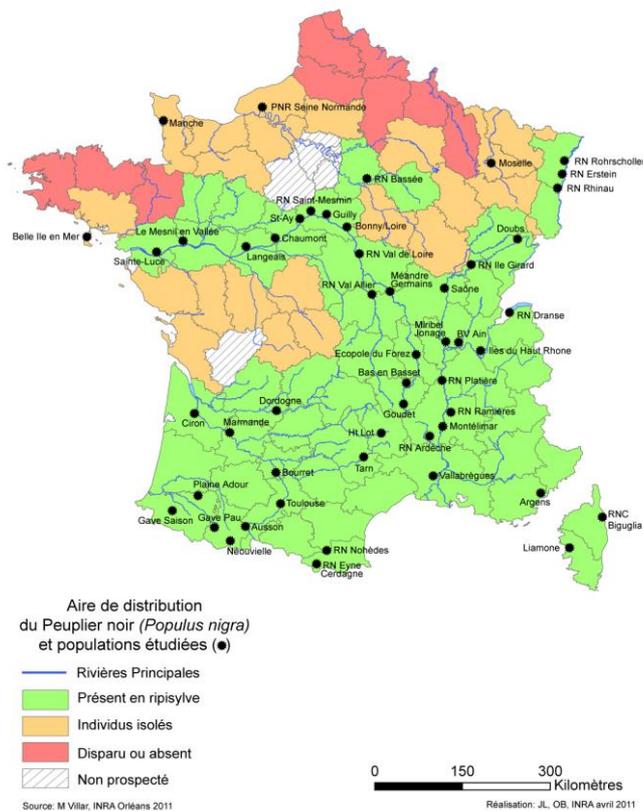


Fig. 22 Localisation des 50 populations naturelles, bases du programme de conservation des ressources génétiques du peuplier noir

Sur ces 50 populations, sept sont susceptibles d'être des sites de conservation *in situ*, proposition qu'a validée la CRGF. Les RNN présentant des UC candidates sont plutôt favorables : les chartes de gestion sont en cours de discussion dans les conseils scientifiques et seront signées (RNN de St-Mesmin, RNN du Val de Loire, RNN du delta de la Dranse). L' UC dans la zone Natura 2000 de la basse vallée de l'Ain devraient être également favorable. Mais chaque cas est particulier. Le dernier challenge est situé sur la future l'UC de Goudet (Haute-Loire), seule population d'altitude de Loire. Voilà la réalité : la signature de la charte de gestion nécessitera de réunir le Maire (et de le convaincre), le Conseil Général de Haute-Loire, la Région Auvergne, le WWF (car le site de Goudet fait parti d'une future réserve de Biosphère, en cours de discussion), l'association de protection de l'environnement officielle (CEPA, Conservatoires des Espaces Naturels d'Auvergne), l'association de protection de la nature locale (Nature Haute-Loire), l'association militante de protection des Gorges de la Loire (SOS Loire Vivante) et le technicien de rivière ! Ces sept unités ne couvriront pas toute la diversité existante. Il serait idéal d'avoir une représentation équilibrée d'UC par bassin versant, qui correspond à des zones climatiques distinctes. Mais du fait de l'absence de dynamique fluviale le bassin de la Seine et sur le Rhin dans la plaine d'Alsace, je ne vois pas comment nous allons pouvoir mettre en place des UC naturelles dynamiques dans ce secteur.

Indicateurs de suivi :

Lefèvre et Kajba (2001) ont proposé des indicateurs pour le suivi des UC : les facteurs génétiques, démographiques et écologiques doivent être considérés pour bâtir la stratégie la plus appropriée pour chaque site de conservation. Les indicateurs écologiques sont ciblés sur la description de l'habitat et son évolution. Les indicateurs démographiques sont ciblés sur les caractéristiques biologiques de la population, dont le nombre d'individus matures et la part de la reproduction sexuée vs. multiplication végétative. Les indicateurs génétiques seront ciblés sur la diversité génétique évaluée par des marqueurs neutres et la variabilité phénotypique de caractères adaptatifs. Les flux de gènes entre compartiment sauvage et cultivé et l'importance de la multiplication végétative devront être pris en compte. La partie écologique pourrait être prise en compte par le gestionnaire de l'espace naturel. La majorité des indicateurs démographiques et génétiques ont déjà été pris en compte dans les futures UC. *Il reste cependant à planifier un monitoring de ces UC : il est prévu tous les cinq ans sur l'ISS Loire, qui comprend l'UC de la RNN de St-Mesmin (chapitre C, ISS Loire).*

Restauration de populations :

Les projets de restauration de populations de peuplier noir me paraissent irréalisables. Trois populeturns avec des ressources génétiques locales ont été récemment installés, mais loin de toute dynamique fluviale. Ces populeturns sont plus considérés comme des populeturns de conservation *ex situ* que des essais de restauration d'une population dynamique. Le seul projet de restauration que je connaisse est celui entrepris sur la Meuse mais en Belgique (A. Vanden Broeck), où nous avons fourni des boutures de 80 génotypes du Rhin de la plaine alsacienne. En France, la RNN des Platières sur la Rhône (ancien méandre du vieux Rhône) va bénéficier d'un débit réservé plus important et de destruction de digues à l'automne 2012 (B. Pont, com. pers.). Une nouvelle dynamique va s'installer, sûrement favorable au peuplier noir. Si cette dynamique s'installe, le RNN des Platières sur le lit mineur du Rhône pourrait se porter candidate comme UC peuplier noir.

3. Programme *ex situ* de conservation des ressources génétiques.

Le programme comprend actuellement une collection nationale de 298 clones (inventaire fin 2010), gérée par la pépinière forestière de l'Etat de Guémené-Penfao. Cette collection historique est un ensemble d'individus collectés par différentes personnes depuis 1971. Les objectifs de ces récoltes ont évolué dans le temps, mais les prospections et les récoltes d'avant 1991 (37 %), date du début du programme national de conservation des ressources génétiques, avaient clairement une finalité de sélection de futurs géniteurs pour le programme d'amélioration génétique. Les prospections avaient débuté dans les Alpes et les Pyrénées, pour minimiser les risques de pollution génétique avec les peupliers cultivés. La collection comprend depuis des individus des grandes vallées alluviales, comme la Loire et le Rhin.

Cet ensemble de génotypes est toujours la collection de référence. Le programme a évolué et j'ai mené un important effort de collecte supplémentaire et complémentaire, mentionné précédemment (partie 2 de ce chapitre) à partir de février 2003 (grâce aux financements récurrents de la DGPAAT de la MAAPRAT).

Ces nouvelles collectes étaient nécessaires pour :

(i) récolter un nombre suffisant de génotypes par population (de 30 à 50) pour une estimation de la diversité génétique et de la variabilité phénotypique intra et interpopulation.

(ii) récolter un nombre suffisant de populations couvrant la structuration géographique en bassins versants (susceptibles de représenter des voies de migration post glaciaires différentes).

(ii) récolter des populations sur les marges de l'aire de distribution française, pouvant apporter une diversité génétique supplémentaire (Corse, Belle Ile en Mer, Moselle, torrents des Pyrénées...).

Les critères géographiques et écologiques furent utilisés pour sélectionner les populations. Au sein des populations, après s'être assuré de la pureté spécifique (sur de nombreux critères phénotypiques, cf. <http://peupliernoir.orleans.inra.fr>) les critères utilisés pour décider de la récolte d'un individu (récoltés en hiver) furent principalement basés sur la variabilité de la forme générale de l'arbre (combinant rectitude du fut, branchaison, angle de branche, présence de broussins).

Les objectifs généraux de la collection *ex situ* sont de maintenir (en pépinière sous forme de parcs à pied-mère et de populeturns adultes) un échantillon représentatif de la diversité génétique au niveau national, qui réside à l'intérieur et entre les populations. Ils soulèvent cependant des questions précises :

(a) doit elle comprendre l'ensemble des individus représentatifs de la diversité génétique française ou uniquement les individus des populations menacées et rares ? Les individus présents dans de vastes populations (Loire) ne sont pas menacés et sont très bien conservés *in situ* (et à peu de frais !). Devons nous conserver une diversité moyenne ou une diversité extrême ? Devons nous conserver les individus reliques, vestige d'une dynamique fluviale passée ?

(b) est-elle constituée uniquement pour être immédiatement disponible pour toute utilisation scientifique (échanges, étude d'association...) ?

(c) est-elle constituée pour répondre partiellement au programme d'amélioration (conservatoire de gènes adaptatifs impliqués dans la phénologie et la tolérance aux

agents pathogènes) ? Dans ce cas, la collection doit être également installée en populeturns, pour permettre la floraison de ces individus. Il est cependant clair que cette collection n'a pas vocation de conserver uniquement les génotypes les plus performants en matière de croissance.

(d) pourra-t-elle servir de verger à graines pour disposer d'un pool génétique très large (sous réserve que la phénologie de floraison ait été étudiée au préalable)?

Les principes de base pour constituer une collection *ex situ* sont les suivants (Lefèvre *et al.* 1998) :

(i) gestion d'une collection active de 500 génotypes échantillonnés sur tout le territoire (ii) pour chaque site de prospection, un à cinq clones maximum seront représentés dans la collection (suivant le nombre de reproducteurs), afin de prendre en compte la forte diversité intra population tout en favorisant la représentation des zones géographiques n'ayant plus de peuplements constitués. Le matériel récolté sera des boutures prélevées sur des arbres adultes (iii) le choix des 500 clones de la collection active sera évolutif, et pourra être revu en fonction d'informations nouvelles (nouvelles populations rares) et pour permettre la représentation relative des différents peuplements.

Ces principes soulèvent certaines réflexions personnelles :

(a) la Loire présente un continuum de peupliers noirs de Paray-le-Monial à Saumur, soit sur plus de 600 kilomètres (chapitre D). Comment différencier alors des populations distinctes ? L'exemple de la différence entre le site de la RNN de St-Mesmin et celui de St-Ay sur la Loire, distants de deux kilomètres soulève ce type de question. Ces continuums existent aussi sur la Drôme, la Durance etc...

(b) devons nous poursuivre et intensifier les récoltes dans les vallées encaissées des Alpes, Pyrénées, Corse... les montagnes constituant des barrières physiques au flux de gènes. Le maillage de rivières est très impressionnant dans ces zones de montagne. Devons nous prélever et étudier la diversité des populations de peuplier noir de toutes les vallées ? A quelle altitude doivent s'arrêter les récoltes et les études ?

(c) certains individus sont dans des stations marginales (îles, bords de mer,...). Devons nous privilégier les récoltes de ces individus ? La côte Atlantique étant la limite ouest de l'aire naturelle de l'espèce, un effort particulier doit-il être consenti ?

(f) certains individus de la Collection nationale étaient des hybrides de 1^{ère} génération avec 'San Giorgio' et ont été éliminés. Les nouveaux marqueurs ADN devraient nous révéler la présence d'allèles de 'San Giorgio' issus de plusieurs générations dans des individus récoltés en milieu naturel. Quel est le pourcentage d'allèles acceptable pour conserver ces peupliers noirs ?

Mon projet de recherche doit résoudre plusieurs problèmes :

(i) la collection nationale historique comprend 298 clones et j'ai récolté environ 1500 individus de 50 populations. La collection finale à conserver devrait être à terme de 500 génotypes. Comment sélectionner parmi ce matériel végétal disponible ?

(ii) ce matériel végétal est-il suffisamment représentatif de la variabilité française ?

(iii) la mise en place de collections de ressources génétiques *ex situ* doit se reposer sur la connaissance de deux niveaux de diversité, au niveau de l'ADN et à travers de la quantification de la variance entre phénotypes des principaux caractères d'intérêt.

Je dispose maintenant de ces données, grâce à un effort très important de marquage moléculaire (coordination V. Jorge) et aux données disponibles de caractères

adaptatifs provenant des cinq dispositifs expérimentaux que j'ai installés depuis 2004 à la pépinière forestière de l'Etat de Guémené Penfao.

Pour les marqueurs neutres, la conservation d'une grande diversité allélique (par la richesse allélique qui est le nombre d'allèles par locus) et d'individus hétérozygotes devrait permettre une meilleure adaptation aux changements climatiques, même si la richesse allélique est reconnue par certains auteurs comme étant le critère prioritaire (synthèse dans Pospiskova et Salkova, 2006). Quatre classes d'allèles ont été définies par Brown et Hardner (2000) : commun et répandu, commun et local (qui dépasse 10 % de fréquence) rare et répandu, rare et local. Les allèles communs et répandus par définition, feront partie de la collection. Les allèles communs et locaux seraient ceux à privilégier, car ils confèreraient une adaptation aux conditions locales. Le troisième type d'allèle dépend de l'effort de collecte. Enfin, le quatrième type d'allèle sera très difficile de capter, mais serait important d'inclure dans la collection. Ces auteurs proposent également que la collection *ex situ* doit être suffisamment importante pour inclure au moins une copie de 95% des allèles présent dans la population échantillonnée (dans Brown et Hardner 2000). La récolte par randomisation est également préconisée. Mais parfois chez le peuplier noir, nous nous heurtons à des difficultés d'accès en ripisylve, que ce soit pour accéder à la base de l'arbre ou pour récolter des boutures sur des branches hautes et qui finalement tombent à l'eau. De plus, la multiplication végétative peut être aussi récalcitrant pour certains individus (moins de 5%).

Pour les caractères adaptatifs, leur évaluation doit être réalisée dans des dispositifs expérimentaux de pépinière, qui sont généralement installés pour une durée de deux ans. Cette évaluation phénotypique devrait être également basée sur une évaluation multisite, pour être sûr que les interactions génotype x environnement (G x E) n'induit pas de baisse du potentiel génétique pour une utilisation dans plusieurs environnements. Ces dispositifs excluent la variabilité de caractères qui apparaissent à un stade adulte, comme le sexe ratio et la phénologie florale.

Enfin, mon projet de recherche cherchera à lier ces deux types de données après la réponse aux questions suivantes : comment combiner alors marqueurs neutres et données phénotypiques ? Devons-nous pondérer les données marqueur / données phénotypiques / données écologiques et géographiques ?

*Cependant, les facteurs prépondérants à prendre en compte pour capturer au mieux la diversité génétique d'une espèce et sa structuration entre les populations restent le nombre de populations et le nombre d'individus échantillonnés ([28]. Mon important effort de récolte sur l'ensemble des bassins versants français me permet actuellement de disposer de 30 à 50 individus sur chacune des 50 populations prospectées (nombres mentionnés comme suffisant par Brown et Hardner 2000). Mais cet échantillonnage n'avait pas été raisonné à l'avance et ne repose sur aucune validation scientifique. Pour que je conduise à terme ce projet d'envergure (conservation *in situ* et *ex situ*), mon travail consistera dans un premier temps à solliciter les compétences des chercheurs impliqués dans cette thématique de stratégie d'échantillonnage. Ils sont présents dans mon unité de recherche (L. Sanchez), au sein des murs INRA (B. Musch, ONF) et au sein de la cellule méthodologique de la CRGF (coordinateur B. Fady).*

CONCLUSIONS

Le peuplier noir a pris depuis une dizaine d'années un regain d'intérêt scientifique. Impliqué dans plusieurs projets européens récents (POPYOMICS, EVOLTREE, NOVELTREE), il a montré son intérêt pour des études de génétique (tolérance aux rouilles à *Melampsora larici-populina*), de génétique d'associations, de séquençage, de cartographie de QTLs, d'épigénétique etc... Depuis le séquençage du génome d'un individu de l'espèce *P. trichocarpa* (Tuskan *et al.* 2006) le peuplier est devenu un modèle ligneux de laboratoire. Mais la nécessité de disposer de ressources génétiques d'une espèce naturelle a émergé, et le peuplier noir a pris cette niche en Europe. Une partie du matériel végétal français (que j'ai récolté) sert de support à ces études de génétique et génomique et j'en suis très heureux.

Je pense également que cette espèce, sa diversité génétique et sa variabilité phénotypique sont un formidable modèle d'étude dans le contexte du changement climatique avéré. J'inscris mon projet de recherche clairement dans ce contexte. Il est inclus dans la thématique du groupe fonctionnel (~équipe) 'Adaptation des arbres forestiers aux changements environnementaux' Forêts au changement climatique' de notre unité, piloté par P. Rozenberg.

Ce projet est réaliste, et résulte de mon parcours professionnel diversifié, toujours ciblé sur les phénotypes et les génotypes peuplier sur plus de vingt ans (pour en savoir plus, lire 'comment j'en suis arrivé là' en annexe). Il est conforté par nombreuses collaborations solides. Une partie de ce projet est déjà financée, dont la thèse sédimentation / végétation à *Salicaceae* qui débute en octobre. Mon travail comporte une partie environnement marquée, que mon Unité a toujours soutenu et qui représente mes premiers pas dans l'Ecologie des Communautés et la 'Disturbance Ecology'. Il me permet d'être notamment le correspondant de l'Unité dans le cluster de compétences RESONAT, rassemblant les compétences des chercheurs impliqués dans les ressources naturelles au niveau de la Région Centre.

En tant que animateur du programme peuplier noir et soutenu financièrement (et moralement) par la DGPAAT et la CRGF, j'ai des obligations et des objectifs que je compte remplir. Ils sont également détaillés dans mon projet de recherche.

Enfin, le plus satisfaisant pour moi est que le peuplier noir retrouve petit à petit sa place dans la Société. Plusieurs projets de populetum régionaux sont en cours, par des financements propres. Le peuplier noir est également récemment au centre d'un vaste projet (Génome à l'École) regroupant 15 lycées français. Le peuplier noir est et restera une espèce emblématique de la ripisylve, descripteur du dynamisme des cours d'eau (comme l'ont montré il y a plus de 20 ans Fagot *et al.* -1989-) ; message efficacement relayé par les très nombreux contacts auprès des gestionnaires d'espaces naturels. Enfin, sa diversité 'visible' au printemps, automne et hiver sont l'occasion de faire passer le message auprès de la Société de l'importance d'un niveau de biodiversité trop méconnue, que représente la diversité intraspécifique.

Annexes

Légende des figures, annexes et tableaux

Introduction

Fig. 1 : carte de distribution du peuplier noir, EUFORGEN 2009, www.euforgen.org

Chapitre A

Fig. 2. Fleur de peuplier noir et interactions pollen-pistil.

- section longitudinale de la fleur de peuplier noir en MEB [3]
- section longitudinale et visualisation de la progression des tubes polliniques dans l'ovaire (fluorescence par le bleu d'Aniline)
- tubes polliniques et compétition dans le lobe stigmatique. (fluorescence par le bleu d'Aniline)

Annexe 1. Barème de notation des 5 stades de floraison femelle et 5 stades de floraison mâle

Fig. 3. Pourcentage de floraison de peupliers noirs femelles (rouge) et peupliers noirs mâles (bleu) de quatre des 13 populations de Loire

Fig. 4. Pourcentage de floraison de peupliers noirs femelles de 13 populations de Loire (entre 10 et 31 individus par population) au pic de floraison de 'San Giorgio'.

Chapitre B

Fig. 5. Cycle de reproduction de *Populus nigra*.

Annexe 2. Hydrogrammes de sept années au niveau d'Orléans et lien avec succès ou échec du recrutement chez *Populus nigra*.

Fig. 6. Densité de semis par quadrat (m^{-2}) à Paglia, Mareau-aux-Prés et Arrault.

Chapitre C

Fig. 7. Aire de répartition du peuplier noir en France

Fig. 8. Typologie en huit écotopes mise en place lors de l'étude POPLOIRE

Fig. 9. Surfaces occupées par les différents écotopes le long de la Loire.

Fig. 10. Caractérisation structurelle des peuplements de la forêt alluviale : synthèse basée sur la surface et la typologie des peuplements mis en place dans le projet POPLOIRE

Fig 11. Répartition spatiale des écotopes sur les 53 km de l'ISS Loire.

Fig. 12. Répartition spatiale et par écotope des 400 échantillons peuplier noir de l'ISS Loire

Annexe 3 : Illustration des causes de la clonalité observés sur de jeunes plants de trois ans de peuplier noir de l'île de Mareau-aux-prés

Fig. 13. Photo d'une mosaïque de bandes de semis sur un banc de sable à l'île Arrault proche d'Orléans (juin 2011)

Tab. 1. Etude de diversité via les marqueurs microsatellite chez *Populus nigra*

Fig. 14. Dendrogramme réalisé à partir des distances génétiques D de Nei (1978). Méthode UPGMA, Mardare 2004.

Fig. 15. Différenciation intrapopulation pour des marqueurs neutres (F_{st}) et son équivalent pour des caractères quantitatifs Q_{st} , calculé pour le débourrement végétatif chez cinq espèces de peuplier (tiré de Slavov GT, Zhelev P. 2010).

Chapitre D

Fig. 16. Exemple de dispositif utilisant ce type de pots de grande dimension

Fig. 17. Comparaison de deux clones de peuplier noir avec la présence (à gauche) et l'absence (à droite) de rameaux sylleptiques.

Fig. 18. Relation nombre de rameaux sylleptiques / hauteur de 90 géotypes de trois populations naturelles (dispositif 6 blocs randomises mon arbre).

Chapitre E

Fig. 19. Photo aérienne de la partie amont de l'île de Mareau-aux-prés

Fig. 20. Lignes de semis de *Salicaceae* sur un banc sableux sur la Loire

Tableau 2. Synthèse des travaux de recherche de Van Splunder (1998) sur 4 espèces de *Salicaceae* et sur trois caractères.

Chapitre F

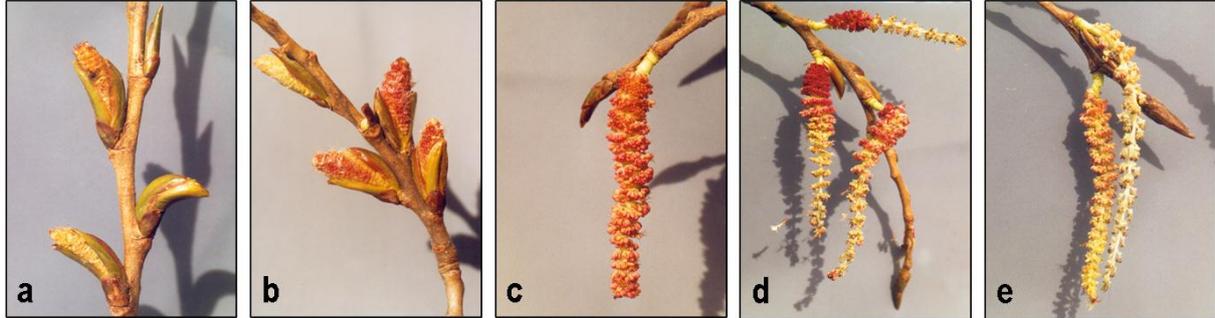
Fig. 21. Synthèse des voies de colonisation post glaciaires à partir de l'étude de l'ADN chloroplastique chez *Populus nigra* (Cottrell *et al.* 2005).

Fig. 22. Localisation des 50 populations naturelles, bases du programme de conservation des ressources génétiques du peuplier noir

Annexe 1 – Stades de développement floral mâle et femelle chez le peuplier noir

Pour chaque sexe, une échelle à cinq stades a été définie pour caractériser la phénologie florale du peuplier noir.

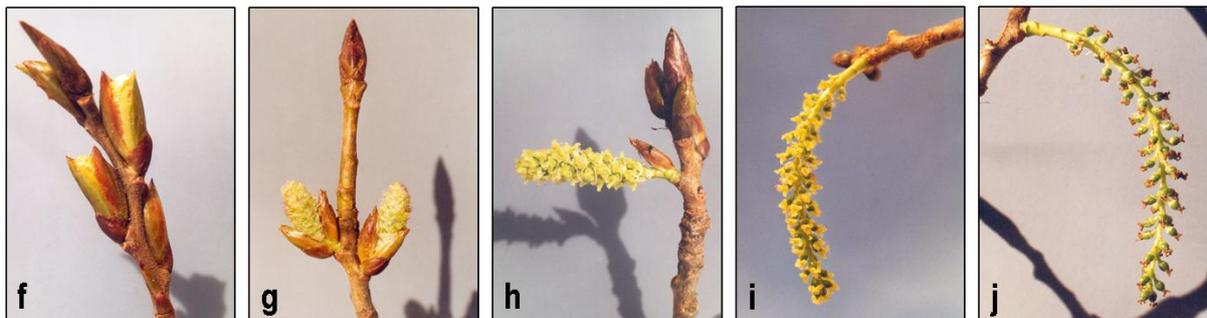
A. Développement des inflorescences mâles



- (a) **Stade 1** : Bourgeon floral en tout début d'ouverture, laissant apparaître quelques étamines rouges. Les écailles sont plaquées contre l'inflorescence.
- (b) **Stade 2** : Bourgeon floral ouvert. Les écailles s'écartent et laissent apparaître les étamines rouges groupées. La longueur de l'inflorescence est très nettement supérieure à la longueur des écailles.
- (c) **Stade 3** : L'inflorescence prend la forme d'un chaton pendant (< 10 cm) avec un axe allongé laissant apparaître l'ensemble des étamines rouges. Les écailles à la base du bourgeon sont tombées.
- (d) **Stade 4** : L'axe central s'est allongé et laisse nettement apparaître les premières étamines jaunes à l'extrémité du chaton. Le pollen est alors libéré des sacs polliniques.
- (e) **Stade 5** : L'axe central est complètement allongé. Les étamines rouges ne sont plus visibles. Les sacs polliniques sont vides et secs. Le stade 5 précède la chute du chaton.

On considère que la période d'émission maximum de pollen se situe au stade 4.

B. Développement des inflorescences femelles

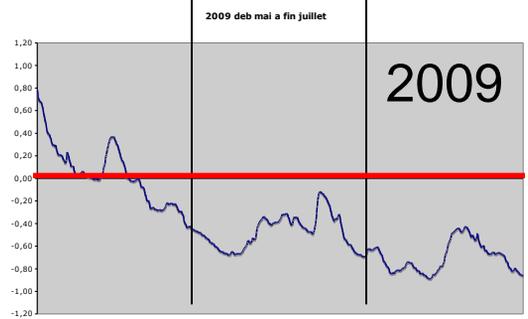
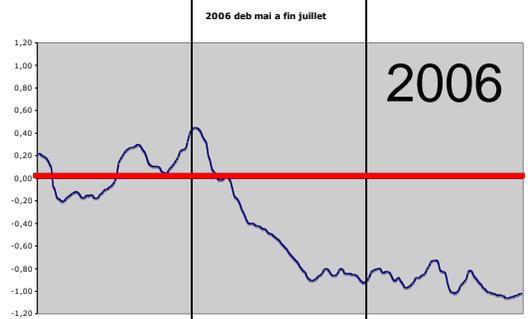
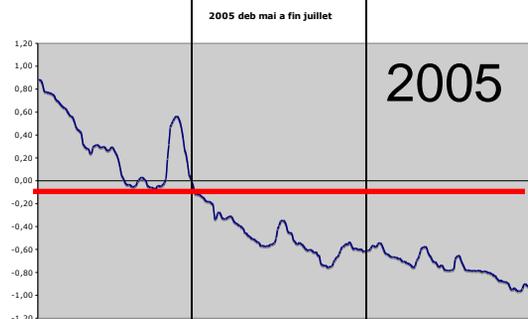
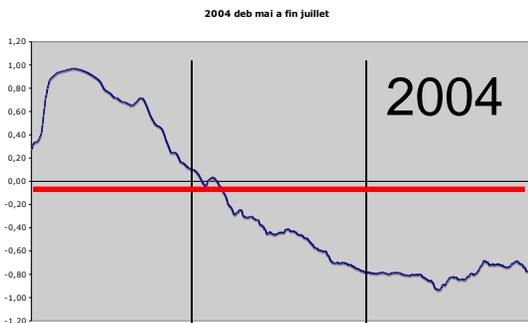


- (f) **Stade 1** : Bourgeon floral en tout début d'ouverture. Les écailles sont plaquées contre l'inflorescence.
- (g) **Stade 2** : Bourgeon floral ouvert. Les écailles s'écartent et laissent apparaître les fleurs femelles groupées. La longueur de l'inflorescence est très nettement supérieure à la longueur des écailles.
- (h) **Stade 3** : L'inflorescence prend la forme d'un chaton avec un axe de petite taille laissant apparaître l'ensemble des fleurs femelles qui sont encore groupées. Les écailles à la base du bourgeon sont tombées.
- (i) **Stade 4** : L'axe central s'est bien allongé et laisse nettement apparaître les fleurs femelles qui sont espacées (on voit nettement l'axe vert à travers). Les stigmates sont bien verts et turgescents.
- (j) **Stade 5** : L'axe central s'est beaucoup allongé. Les stigmates sont marrons et ne sont plus réceptifs. Les capsules grossissent. Le stade 5 précède la déhiscence des capsules et la libération des graines.

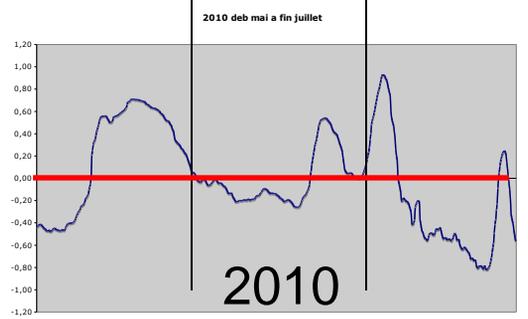
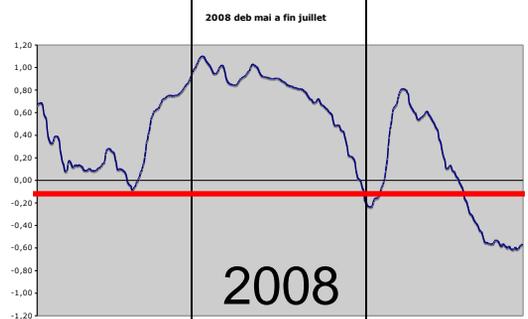
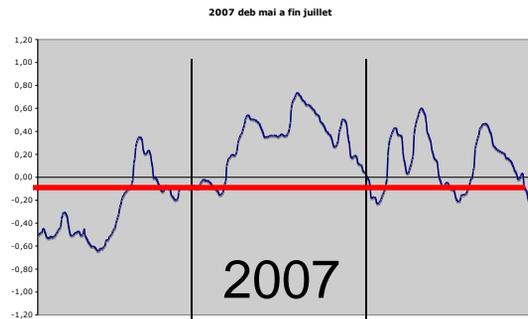
On considère que la période de réceptivité maximum de pollen se situe pendant les stades 3 et 4.

SUCCÈS du recrutement

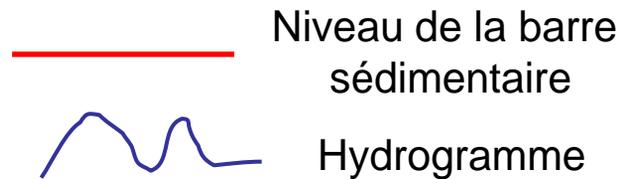
ÉCHEC du recrutement



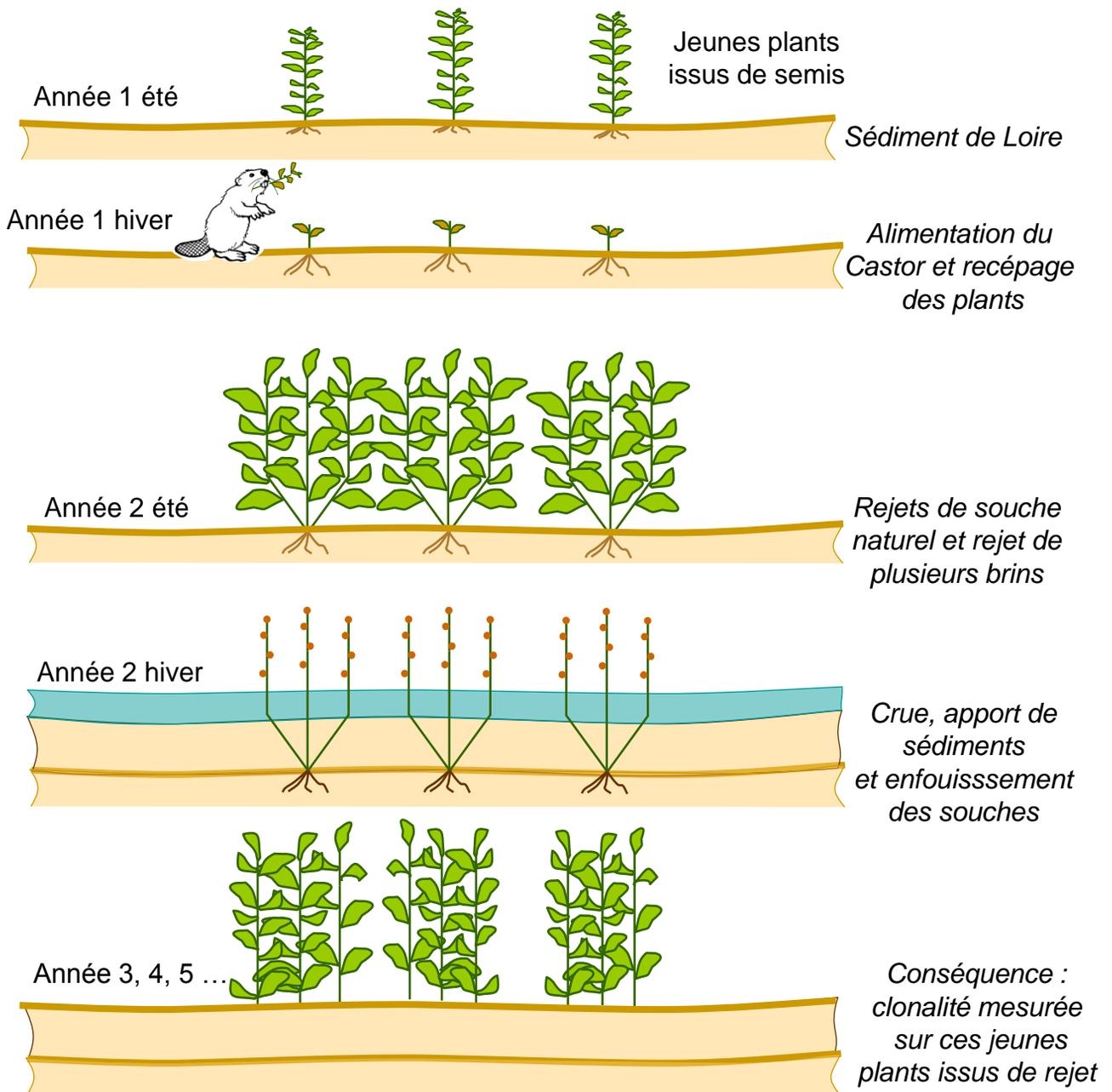
Juin Juillet



Juin Juillet



Annexe 2 : Hydrogrammes de sept années au niveau d'Orléans et lien avec succès ou échec du recrutement chez *Populus nigra*. La barre rouge correspond au niveau moyen de la barre sédimentaire, support de germination des graines.



Annexe 3 : Illustration des causes de la clonalité observés sur de jeunes plants de trois ans de peuplier noir de l'île de Mareau-aux-prés (Villar, Rodrigues *et al.*, données non publiées)

Comment j'en suis arrivé là ? un peu d'histoire...

Mes études universitaires de Biologie et Physiologie végétales à l'Université Claude Bernard de Lyon 1 m'ont conduit au laboratoire RCAP du Professeur Christian Dumas. En 1983, ce laboratoire en pleine ébullition scientifique recrutait 5 étudiants (pour la première fois la même année) en DEA. J'ai eu la chance d'être parmi ces étudiants, encadré par Pierre Zandonella ('Zando') et Charlette Said. L'aventure scientifique a vraiment commencé à ce moment là. J'ai eu le choix entre un travail de recherche sur le chou ou sur un arbre, le Mélèze. J'ai très rapidement choisi l'arbre (et appris quelques années plus tard que les origines lointaines de ma famille sont les Hautes-Alpes dans la vallée du Champsaur, autour d'un village dénommé St Léger les Mélézes !).

Mes premières observations furent la fleur de mélèze et une certaine goutte micropylaire, jouant le rôle d'ascenseur à grains de pollen. Reçu en novembre 1983 au concours ASC de l'INRA, j'ai pu entreprendre une thèse de biologie et physiologie végétales chez une autre espèce forestière, le Peuplier, au sein de ce même laboratoire lyonnais. La compréhension de la reproduction sexuée (autour de la fleur femelle) et la réalisation de nombreux croisements interspécifiques espérant un effet mentor fut mes premiers travaux de recherche et centre encore actuellement une partie de mes travaux ! Les premiers déplacements (véritables expéditions en camionnette de location pour récolter des branches florifères !) en février 1984 se sont déroulés au bord de l'Ain (pour le peuplier noir) et au bord du Gard (pour le peuplier blanc) ; alors que - *je l'ai appris récemment* - tout ce matériel végétal - les deux espèces - était en bord du Rhône à quelques centaines de mètres de l'Université !

Cette expérience de recherche et les étroits contacts avec l'INRA d'Orléans m'a permis d'intégrer le programme d'amélioration génétique des peupliers noirs et baumiers après le concours de Chargé de recherches en novembre 1987 ; programme sous la direction de Michel Lemoine et Eric Teissier du Cros. Comprendre la croissance et le développement des peupliers -notamment de formule hybride-, par les outils de la génétique fut mon premier axe de recherche. Quelle stimulation (pour tous, chercheurs, techniciens, étudiants...) est-ce d'étudier la croissance chez le peuplier hybride ! 20 cm de hauteur par semaine en plein été ; en plantant une bouture de 25cms en plein champ en mai, vous obtenez un plant d'au moins 2 mètres de haut en octobre... La variabilité génétique était créée par l'hybridation interspécifique, pratiquée dès les années 1920/30 aux USA. Au printemps 1988, j'ai été le créateur du premier plan de croisement intra et interspécifique entre 14 mères et 13 pères de *Populus deltoides* (10 parents), *Populus trichocarpa* (8 parents) et *Populus nigra* (9 parents). La sélection de ces 27 parents a été faite à partir de dispositifs expérimentaux (et d'arbres en âge de fleurir!) qu'avaient installés mes prédécesseurs. Toutes les 182 cases n'ont pas été remplies, mais de ce plan de croisement (le 14x13) sont issues de nombreuses publications, la famille 54B (support végétal de la carte génétique INRA, plus de 1000 descendants), le support végétal d'études des interactions rouilles/peuplier (grâce aux interactions très riches avec Jean Pinon de l'INRA de Nancy) et devraient sortir prochainement 4 futurs cultivars français *Populus deltoides* x *P. deltoides*. La période 1992-1993 a été enrichie par un enthousiasmant séjour post-doctoral à Seattle, aux USA dans le groupe du Professeur RF. Stettler 'Reini' (College of Forest Resources, University of Washington). Mes liens avec la communauté internationale ont véritablement débuté à cette période. Le laboratoire de Seattle associé à d'autres équipes de la Côte

Ouest des USA et à une majorité d'industriels de la pâte à papier était le laboratoire central américain 'Peuplier', composé d'un groupe restreint de chercheurs permanents (Reini, Paul Heilmann, Milt Gordon, Tom Hinckley puis du jeune Toby Bradshaw). J'ai eu l'honneur de rencontrer et d'échanger avec de nombreux chercheurs américains et européens qui ont séjourné (via des périodes sabbatiques et des thèses) dans ce laboratoire (Joan Dunlap, Reinhart Ceulemans, Guiseppa Scarascia-Mugnozza, Jeff Braatne, RongLin Wu, Jerry Tuskan, Steve Strauss...). Lors de ce séjour, j'ai développé les marqueurs RAPD à grande échelle et sous la direction du bouillonnant Toby Bradshaw, les ait intégré à la première carte génétique sur Peuplier (provenant d'une famille F2 américaine). Pour l'anecdote, j'ai eu l'honneur de découvrir les premiers QTLs sur cette carte à partir d'un programme informatique qu'avait écrit ce même Toby. Toby m'avait dit, le programme va tourner toute la nuit, si tu viens samedi matin, tu vas à l'imprimante, si tu vois trois étoiles au bout de la ligne de programmation c'est gagné. Vous pensez bien que je suis allé au laboratoire ce samedi matin pour découvrir les *** et je lui ai téléphoné pour lui annoncer la bonne nouvelle. Dans une deuxième partie de mon séjour post doctoral, j'ai utilisé ces marqueurs RAPD sur 4 familles de mon plan de croisement factoriel dans le cadre des interactions qualitatives rouille/Peuplier. Reini m'a également fait découvrir de très jeunes plantules de l'année de *Populus trichocarpa* le long de la dynamique rivière Snoqualmie... 10 ans plus tard, je découvrais les premiers semis de *Populus nigra* sur la Loire. 1994 fut aussi le point de départ de la série des colloques internationaux IPS (International Poplar Symposium). J'ai été élu chairman du groupe IUFRO 'Poplars and Willows' au 1^{er} janvier 1996 (succédant à Reini !) et j'ai organisé - dans ce cadre - IPS II à Orléans en septembre 1999 (150 chercheurs, 28 pays). Ce symposium a permis d'ancrer définitivement notre unité dans la communauté scientifique internationale Peuplier, l'unité étant principalement connue pour les travaux de certains chercheurs en transgénèse (confirmé plus tard, car trois chercheurs de notre unité sont co-auteurs de la publication de Tuskan *et al* de 2006 sur le séquençage du génome du Peuplier).

Six missions (dont trois dans le cadre d'une expertise pour la FAO) en Chine m'ont aussi permis de me « frotter » à la réalité de la populiculture chinoise. En Mongolie intérieure, le peuplier est l'arbre du paysan, et la survie de familles entières dépend de la croissance de ces arbres. J'ai pris également conscience des dégâts causés par les insectes xylophages, grâce à trois missions communes avec mes collègues de l'Unité de Zoologie Forestière de l'INRA d'Orléans.

Du point de vue national, le programme d'amélioration génétique de peupliers s'est coordonné autour d'un GIS Peuplier (à l'initiative pressante du Ministère de l'Agriculture et d'Eric Teissier du Cros), dont j'ai assuré la première présidence de mars 2001 à mars 2003 en regroupant les forces de l'INRA d'Orléans et de Nancy et celles du *Cemagref* de Nogent/Vernisson et de l'AFOCEL (actuellement FCBA).

En novembre 2000 ont débuté les relations scientifiques entre notre unité et le laboratoire LBLGC de l'Université d'Orléans (actuellement USC Arche), grâce aux interactions avec Franck Brignolas. Leurs visions écophysiologiques du Peuplier complétaient idéalement notre vision de cet arbre. Quatre étudiants en thèse se sont succédés sur le modèle peuplier hybride / sécheresse. L'ensemble des dispositifs expérimentaux furent installés en serre ou en pépinière de l'INRA d'Orléans, contexte extrêmement efficace pour bâtir une collaboration solide et efficace. Le volet le plus récent s'est centré sur le modèle Peuplier noir / changement climatique (thèse Sylvain Chamailard), où études *ex et in situ* se côtoient et se complètent mixant génétique, écophysiologie et changement climatique. Une autre étape est intervenue

en juin 2002, où m'a été confié le programme de conservation des ressources génétiques du peuplier noir (possible grâce aux financements modestes mais récurrents du MAP, et la collaboration riche et sans faille avec le CNBF de Guémené Penfao). J'ai donc glissé progressivement du peuplier hybride artificiel à des fins appliqués de création variétale (programme repris par Catherine Bastien) au peuplier noir sauvage à des fins appliqués de conservation de ses ressources génétiques. En parcourant les bassins versants à la recherche de populations sauvages, j'ai pris conscience également que le Peuplier noir est une espèce qui appartient à un habitat tout à fait particulier, la forêt alluviale, régulée par la présence de l'eau et de ses caprices. L'eau mobilise également des sédiments, et des tels sédiments déposés au printemps sont le support de la germination des graines de peuplier noir. Logiquement, les relations scientifiques se sont développées avec l'Université de Tours, et plus précisément avec le laboratoire GEAC (JJ. Macaire, S. Rodrigues) qui possédait les compétences sur la dynamique morphosédimentaire et les liens avec la végétation ligérienne (1^{er} exposé à Tours le 22 janvier 2004). Une thèse avec cette équipe sur ces interactions débutera en octobre 2011. Vous comprenez donc que le fleuve Loire, avec sa forêt alluviale à majorité Peuplier noir et sa dynamique sédimentaire sont mon - tout naturel - terrain d'observation et d'expérimentation. La RNN de St-Mesmin a été mon premier site d'observation et d'expérimentation grâce à Michel Chantereau, son conservateur naturaliste. Le réseau d'excellence Evoltree a reconnu cette spécificité en sélectionnant 53 kms de ripisylve de Loire comme l'ISS Loire 'Intensive Study Site', représentative de forêts européennes. Mes activités scientifiques sont également intégrées (et financées) dans le Plan Loire Grandeur Nature III (Plateforme RDI, coordonnée par l'Etablissement Public Loire), la Zone Atelier Loire (ZAL) du CNRS et le tout récent Observatoire des sédiments (axe sédiments et écosystèmes) de la Loire et ses affluents (OSLA).

Si je cherche un fil rouge à ce processus, je trouve un certain respect et attrait pour l'espèce végétale étudiée, dont plus récemment le peuplier noir (anciennement arbre du paysan, croissance rapide, aire naturelle vaste le long des cours d'eau, diversité phénotypique très importante et visible...), les études de terrain en dispositifs expérimentaux et en conditions *in situ*, la volonté de comprendre la biologie globale de l'espèce en intégrant plusieurs outils comme la génétique, l'écophysiologie, le SIG, la dynamique morphosédimentaire et plus récemment l'écologie de la ripisylve (inventaire des autres *Salicaceae*, assemblage des communautés insectes/peuplier ...). Ce travail ne peut se faire qu'en groupe, groupe que je tente d'assembler en permanence avec chercheurs, ingénieurs, techniciens et gestionnaires d'espaces naturels passionnés et passionnants (*'Populus sp : an exciting tree for exciting people'*, RF Stettler). Communication (26 communications orales dont 8 en anglais en colloques internationaux, nombreux exposés auprès de professionnels et du grand public ; site Web Peuplier noir ouvert en octobre 2008) et relations internationales (Belgique, Canada, Chili, Chine, Hongrie, Italie, USA ; via EUFORGEN et IUFRO 'Poplars and Willows') autour de cette espèce ont été également omniprésentes pendant ces 28 années. Les peupliers sont rentrés dans ma vie professionnelle en octobre 1983 et me procurent beaucoup de joie.

- Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang T, Curtis-McLane S. 2008. Adaptation, migration or extirpation : climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1 : 95-111
- Amlin NM, Rood SB. 2002. Comparative tolerance of riparian willows and cottonwoods to water-table decline. *Wetlands* 22 :338-346
- Arbez M. 1994. Fondement et organisation des réseaux européens de conservation des ressources génétiques forestières. *Genet Sel Evol* 26 :301s-314s
- Barsoum 2001. In Lefevre *et al.* Euforgen Technical Bulletin : *in situ* conservation of *Populus nigra*. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy
- Barsoum N. 2002. Relative contributions of sexual and asexual regeneration strategies in *Populus nigra* and *Salix alba* during the first years of establishment on a braided gravel bed river. *Evolutionary Ecology* 15 : 255-279.
- Barsoum N, Hughes FMR. 1998. Regeneration response of Black Poplar to changing river levels. *Hydrology in a changing environment*, Vol 1. Edited by H. Wheater and C. Kirby, John Wiley and Sons Ltd (publishers), pp. 399-412
- Barsoum N, Muller E, Skot L. 2004. Variations in levels of clonality among *Populus nigra* L. stands of different ages. *Evolutionary Ecology* 18 : 601-624
- Berg KJ, Samuelson GM, Willms CR, Pearce DW, Rood SB. 2007. Consistent growth of black cottonwood despite temperature variation across elevational ecoregions in the Rock Mountains. *Trees* 21 : 161-169
- Bertoldi W, Drake NA, Gurnell AM. 2011. Interactions between river flows and colonizing vegetation on a braided river : exploring spatial and temporal dynamics in riparian vegetation cover using satellite data.
- Booy G, Hendriks RJJ, Smulders MJM, Groenendaal JMV, Vosman B. 2000. Genetic diversity and the survival of populations. *Plant Biology* 2 :379-395
- Braatne JH, Rood S, Heilman P. 1996. Life history, ecology and conservation of riparian cottonwoods in North America. In : *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada, 539p.
- Braatne JH, Stettler RF, Rood SB. 2002. Conservation and restoration strategies for native riparian poplars in western north america. In : *Genetic diversity in river populations of european Black Poplar*. B C. van Dam and S. Bordacs Eds. Csiszar Nyomda, Budapest, pp 177-187
- Brewer S, Cheddadi R, Beaulieu JL de, Reille M. 2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *For. Ecol. Manage*, 156 : 27-48
- Brown AHD, Hardner CM. 2000. Sampling the gene pools of forest trees for *ex situ* conservation. In : *Forest Conservation Genetics. Principles and Practice*. A. Young, D. Boshier, T. Boyle (Eds) CSIRO and CABI Publishing. Pp. 185-196.
- Cagelli L, Lefèvre F. 1995. The conservation of *Populus nigra* and gene flow with cultivated poplars in Europe. *Forest Genetics* 2 : 135-144
- Cornier T. 2002. La végétation alluviale de la Loire entre le Charolais et l'Anjou : essai de modélisation de l'hydrosystème. Thèse de doctorat, Université de Tours, 227 p + annexes
- Cottrell JE, Krystufek V, Tabbener HE *et al.* 2005. Postglacial migration of *Populus nigra* L. : lessons learnt from chloroplast DNA. *Forest Ecol Manage* 206 : 71-90
- Demesure B, Comps B, Petit R. 1996. Phylogeography of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe inferred by restriction studies of PCR amplified chloroplast DNA fragments. *Evolution* 50, 2515-2520.
- Dillen SY, Rood SB, Ceulemans R. 2010. Growth and physiology. In : S. Jansson *et al.* (eds.), *Genetics and Genomics of Populus*, Plant genetics and Genomics : crops and models 8, Springer Science+Business Media, LLC 2010
- Dunlap JM, Stettler RF. 1996. Genetic variation in productivity of *Populus trichocarpa* and its hybrids. 9. Phenology and *Melampsora* rust incidence of native black cottonwood clones from four river valleys in Washington. *For Ecol Manage* 87 : 233-256
- Eckenwalder 1996. Systematics and evolution of *Populus*. In: *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. R.F. Stettler, H.D. Bradshaw, P.E. Heilman, T.M. Hinckley (Eds), NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada, pp. 7-30.
- FAO, IFL, IPGRI. 2004. Forest genetic resources conservation and management. Vol. 3. In *Plantations and genebanks (ex situ)*. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy
- Fagot P, gadiolet P, Magen M, Bravatd JP. 1989. Une étude dendrochronologique dans le lit majeur de l'Ain : la forêt alluviale comme descripteur d'une métamorphose fluviale. *Revue de Géographie de Lyon*, 64 : 213 – 223.

- Farmer RE. 1996. The genecology of *Populus*. In: Biology of *Populus* and its implications for management and conservation. R.F. Stettler, H.D. Bradshaw, P.E. Heilman, T.M. Hinckley (Eds), NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada, pp. 33-55
- Francis RA. 2007. Size and position matters : riparian plant establishment from fluvially deposited trees. *Earth Surf. Process. Landforms*, 32 : 1239-1243
- Gonzalez E, Comin FA, Muller E. 2010. Seed dispersal, germination and early seedling establishment of *Populus alba* L. under simulated water table declines in different substrates. *Trees*, 24 :151-163
- Guilloy-Froget H. 2002. Evaluation des conditions favorables à l'établissement de *Populus nigra* et *Salix alba* en milieu riverain. Thèse de Docteur en Ecologie des milieux riverains. Université Paul Sabatier, Toulouse, 141pp.
- Guilloy-Froget H, Muller E, Barsoum N, Hughes FMR 2002. Dispersal, germination and survival of *Populus nigra* (*Salicaceae*) in changing hydrological conditions. *Wetlands* 22 :478-488
- Gurnell A. 2007. Wood in world rivers. *Earth Surf. Process. Landforms*, 32 : 1129-1130
- Hall D, Luquez V, Victoria GM et al. 2007. Adaptive population differentiation in phenology across a latitudinal gradient in Aspen (*Populus tremula* L.) : a comparison of neutral markers, candidate genes and phenotypic traits. *Evolution* 61 : 2849-2860
- Hallé F, Oldeman RA, Tomlinson PB. 1978. *Tropical Trees and Forest. An architectural Analysis.* Springer, Berlin
- Hughes FMR, Rood SB. 2003. Allocation of river flows for restoration of floodplain forest ecosystems : a review of approaches and their applicability in Europe. *Environmental Management* 32 : 12-33.
- Hultine KR, Bush SE, West AG, Ehleringer JR. 2007. Population structure, physiology and ecohydrological impacts of dioecious riparian tree species of western North America. *Oecologia*, 154 :85-93
- Imbert E, Lefevre F. 2003. Dispersal and gene flow of *Populus nigra* (*Salicaceae*) along a dynamic river system. *Journal of Ecology* 91 :447-456
- Ingvarsson PK. 2010. Nucleotide polymorphisms, linkage disequilibrium and complex trait dissection in *Populus*. In : S. Jansson *et al.* (eds), *Genetics and Genomics of Populus*, Plant Genetics and Genomics : Crops and Models 8, Springer Science+Business Media, LLC 2010. pp 91-112
- IPCC 2007. *Climate Change. The physical science basis : working group I contribution to the fourth assessment report of the IPCC*, Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Johnson WC. 2000. Tree recruitment and survival in rivers : influence of hydrological processes. *Hydrological Process.* 14 : 3051-3074
- Karrenberg S, Edwards PJ, Kollmann J. 2002. The life history of *Salicaceae* living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology* 47 :733-748
- Karrenberg S., Suter A. 2003. Phenotypic trade-offs in the sexual reproduction of *Salicaceae* from flood plains. *Am J Bot.* 90 :749-754
- Kondolf GM, Piégay H, Landon N. 2007. Changes in the riparian zone of the lower Eygues River, France, since 1830. *Landscape Ecol.* 22 :367-384
- Koskela J, Buck A, Teissier du Cros E. 2007. Climate change and forest genetic diversity : Implications for sustainable forest management in Europe. *Biodiversity International*, Rome, Italy. 111 pp.
- Lefèvre F, Legionnet A, De Vries S, Turok J. 1998. Strategies for the conservation of a pioneer tree species, *Populus nigra* in Europe. *Genet. Sel. Evol.* 30 : s181-s196
- Lefèvre F, Achard P., Azais D. *et al.* 2002a. Distribution of *Populus nigra* genetic diversity within France and its consequences for *ex situ* conservation strategies. In : Genetic diversity in river populations of European Black Poplar. B C. van Dam and S. Bordacs Eds. *Csiszar Nyomda*, Budapest, pp 85-93
- Lefèvre F, Barsoum N, Heinze B, Kajba D, Rotach P, Vries SMG de, Turok J. 2001. EUFORGEN technical bulletin. *In situ* conservation of *Populus nigra*. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.
- Lefèvre F, Kajba D. 2001. Indicators for monitoring genetic diversity. In : EUFORGEN technical bulletin. *In situ* conservation of *Populus nigra*. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy. Pp. 36-46
- Lefèvre F, Bordacs S, Cottrell J, *et al.* 2002b. Recommendations for riparian ecosystem management based on the general frame defined in EUFORGEN and results from EUROPOP. In : Genetic diversity in river populations of European Black Poplar. B C. van Dam and S. Bordacs Eds. pp 157-163

- Legionnet A, Muranty H, Lefèvre F. 1999. Genetic variation of the riparian pioneer tree species *Populus nigra* L. II. Variation in susceptibility to the foliar rust *Melampsora larici-populina*. *Heredity* 82 : 318-327
- Letts MG, Phelan CA, Johnson DRE, Rood SB. 2008. Seasonal photosynthetic gas exchange and leaf reflectance characteristics of male and female cottonwoods in a riparian woodland. *Tree Physiol* 28 :1037-1048.
- McBride JR, Strahan J.1984. Establishment and survival of woody riparian species on gravel bars of an intermittent streams. *Amer Midland Nat.* 112 :235-245
- Malavoi JR, Adam P. 2007. Les interventions humaines et leurs impacts hydromorphologiques sur les cours d'eau. *Ingénieries.* 50 : 35-48
- Mahoney JM, Rood SB. 1998. Streamflow requirements for cottonwood seedling recruitment – an integrative model. *Wetlands,* 18 :634-645
- Mardare, I. 2004. Diversité génétique et variabilité de la résistance partielle aux rouilles chez le peuplier noir. DEA, option Génétique, adaptations et productions végétales. Rennes I, ENSA de Rennes, 22 pp. + annexes.
- Meehl GA, Tebaldi C. 2004. More intense, more frequent and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science* 305 :994-997
- Melchior GH, Seitz FW. 1968. Interspezifische kreuzungssterilitat innerhalb der pappelsektion Aigeiros. *Silvae Genetica* 17 :88-93
- Meirmans PG, Lamothe M., Perinet P., N. Isabel. 2007. Species-specific single nucleotide polymorphism markers for detecting hybridization and introgression in poplar. *Can. J. Bot.* 85 :1082-1091.
- Meirmans PG, Lamothe M, GrosLouis MC, Khase D, Peinet P, Bousquet J, Isabel N. 2010. Complex patterns of hybridization between exotic and native north american poplar species. *Am. J. Bot.* 97 :1688-1697
- Michel JM, 2009. Les zones humides : un enjeu national. Bilan de 15 ans de politiques publiques. Evolution 1990-2000 des zones humides d'importance majeure en termes de superficie et d'état de conservation. Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement durable et de la Mer. Pp. 71-79.
- Moatar F, Ducharne A, Thiery D, Bustillo V, Sauquet E, Vidal JP. 2010. La Loire à l'épreuve du changement climatique. *GeoSciences* 12 :78-87
- Moggridge HL, Gurnell AM. 2009. Controls on the sexual and asexual regeneration of *Salicaceae* along a highly dynamic, braided river system. *Aquat. Sci.* 71 :305-317
- Muller E, Guillois-Froget H, Barsoum N, Brocheton L. 2002. *Populus nigra* L. en vallée de Garonne : legs du passé et contraintes du présent. *C. R. Biologies,* 325 : 1129-1141.
- Naiman RJ, Décamps H. 1997. The Ecology of interfaces : riparian zones. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28 : 621-658
- Naiman RJ, Décamps H, McClain ME. 2005. *Riparia : ecology, conservation and management of streamside communities.* Elsevier, Amsterdam, The Netherlands
- Nicotra AB, Atkin OK, *et al.* 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science,* 15 : 684-692
- Pearce DW, Millard S., Bray DF, Rood SB. 2005. Stomatal characteristics in riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiol.* 26 :211-218
- Petit RJ, Brewer S, Bordacs *et al.* 2002. Identification of refugia and postglacial colonization routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecol Manage* 156 :49-74
- Piegay H, Pautou G, Ruffinoni C. 2003. Les forêts riveraines des cours d'eau, écologie, fonctions et gestion. IDF, Paris, France.
- Pospiskova M., Salkova I. 2006. Populations structure and parentage analysis of black poplar along the Morava river. *Can. J. For. Res.* 36 : 1067-1076
- Rathmacher G, Niggeman M, Kohnen M, Zigenhagen B, Bialozyt R. 2010. Short distance gene flow in *Populus nigra* L. accounts for small-scale spatial genetic structures : implications for *in situ* conservation measures. *Conser Genet* 11 : 1327-1338.
- Rood SB, Braatne JH, Hughes FMR. 2003. Ecophysiology of riparian cottonwoods : stream flow dependency, water realations and restoration. *Tree Physiol.* 23 : 1113-1124
- Rood SB, Berg KJ, Pearce DW. 2007. Localized temperature adaptation of cottonwoods frm elevational ecoregions in the Rock Mountains. *Trees* 21 :171-180
- Rood SB, Nielsen JL, Shenton L, Gill K, Letts MG. 2010. Effects of flooding on leaf development, transpiration, and photosynthesis in narrowleaf cottonwood, a willow-like poplar. *Photosynth. Res.* 104 :31-39

- Rotach P. 2001. General considerations and basic strategies. In : Lefèvre *et al.* 2001. EUFORGEN technical bulletin. *In situ* conservation of *Populus nigra*. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.
- Rohde A., Storme V., Jorge V. *et al.* 2011. Bud set in poplar – genetic dissection of a complex trait in natural and hybrid populations. *New Phytol.* 189 :106-121
- Savolainen O, Pyhajarvi T, Knurr T. 2007. Gene flow and local adaptation in Trees. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38 :595-619
- Savolainen O, Bokma F, Knurr T *et al.* 2007. Adaptation of forest trees to climate change. In : Koskela J, Buck A, Teissier du Cros E. 2007. Climate change and forest genetic diversity : Implications for sustainable forest management in Europe. Bioersivity International, Rome, Italy. pp.19-30
- Seiwa K, Tozawa M., Ueno N., Kimura M., Yamasaki M., Maruyama K. 2008. Roles of cottony hairs in directed seed dispersal in riparian willows. *Plant Ecol* 198:27-35
- Slavov GT, Leonardi S, Burczyk J. *et al.* 2009. Extensive gene flow in two ecologically contrasting populations of *Populus trichocarpa*. *Mol Ecol* 18 :357-373
- Slavov GT, Leonardi S, Adams WT, Strauss SH, DiFazio SP. 2010. Population substructure in continuous and fragmented satnds of *Populus trichocarpa*. *Heredity* 105 : 348-357.
- Slavov GT, Zhelev P. 2010. Salient Biological Features, Systematics and Genetic Variation of *Populus*. In : S. Jansson et al (eds), Genetics and Genomics of *Populus*, Plant Genetics and Genomics : Crops and Models 8, Springer Science+Business Media, LLC 2010. pp 15-38
- Smulders MJM, Cottrell JE, Lefèvre F, *et al.* 2008. Structure of the genetic diversity in black Poplar (*Populus nigra* L.) populations across European rivers systems : consequences for conservation and restoration. *Forest Ecology and Management.* 255 : 1388-1399
- Sork VL, Smouse PE. 2006. Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landscape Ecology* 21 : 821-836
- Stella JC, Battles JJ. 2010. How do woody seedlings survive seasonal drought ? *Oecologia* 164 :579-590
- Stella JC, Battles JJ, Mc Bride JR, Orr BK. 2010. Riparian seedling mortality from simulated water table recession, and the design of sustainable flow regimes on regulated rivers. *Restoration Ecology,* 18 :284-294
- Stettler RF, Zsuffa L, WU R. 1996. The role of hybridization in the genetic manipulation of *Populus*. In: Biology of *Populus* and its implications for management and conservation. R.F. Stettler, H.D. Bradshaw, P.E. Heilman, T.M. Hinckley (Eds), NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada, pp. 87-108.
- Storme V, Vanden Broeck A, Ivens B *et al.* 2004. *Ex situ* conservation of Black poplar in Europe : genetic diversity in nine gene bank collections and their value for nature development. *Theor. Appl. Genet.* 108 :969-981
- Talbot P, Thompson SL, Schroeder W, Isabel N. 2011. An efficient single nucleotide polymorphism assay to diagnose the genomic identity of poplar species and hybrids on the Canadian prairies. *Can. J. For. Res.* 41 : 1102-1111
- Thompson SL, Lamothe M., Meirmans PG, Perinet P, Isabel N. 2010. Repeated unidirectional introgression towards *Populus balsamifera* in contact zones of exotic and native poplars. *Mol Ecol* 19 :132-145
- Tuskan G, DiFazio S, Bolhmann *et al.* 2006. The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray ex Brayshaw). *Science*, 313 (5793) : 1596-1604
- UNEP. 2000. European forest and protected areas : gap analysis. Cambridge UK, 27p.
- Van Dam B, Bordacs S. 2002. Genetic diversity in river populations of European Black Poplar. B C. van Dam and S. Bordacs Eds. Csiszar Nyomda Ltd, Budapest, Hongrie, pp. 231
- Vanden Broeck , Cox K, Quataert P, Van Bockstaele E, Van Slycken J. 2003. Flowering phenology of *Populus nigra* L., *P. nigra* cv. Italica and *P. x canadensis* Moench. and the potential for natural hybridization in Belgium. *Silvae Genetica* 52, 5-6, 280-283
- Van Splunder I. 1998 Floodplain forest recovery : softwood forest development in relation to hydrology, riverbank morphology and management. Thèse de Docteur de l'Université Catholique Nijmegen (Pays-Bas), 110pp.
- Vreugdenhil SJ., Kramer K, Pelsma T. 2006. Effects of flooding duration, frequency and depth on the presence of saplings of six woody species in north-west Europe. *For Ecol Manage* 236 : 47-55
- Whitham TG, Martinsen GD, Floate KD *et al.* 1999. Plant hybrid zones affect biodiversity : tools for a genetic-based understanding of community structure. *Ecology* 80 :416-428
- Wu R, Hinckley TM. 2001. Phenotypic plasticity of sylleptic branching : genetic design of tree architecture. *Critical Review in Plant Sciences* 20 :467-485
- Zsuffa L. 1974. The genetics of *Populus nigra* L. *Annales Forestales* 6/2, 29-49