

Le peuplier noir : une ressource génétique à l'interface entre habitats naturels d'intérêt communautaire et sylviculture intensive

François Lefèvre

Unité de Recherches forestières méditerranéennes, INRA Avignon
avenue Antonio-Vivaldi, 84000 Avignon
lefevre@avi-forets.avignon.inra.fr

Notion de ressources génétiques dans le cadre de la gestion durable des forêts

Le peuplier est un modèle forestier qui permet d'aborder différentes questions posées à la gestion du territoire comme en témoignent les articles récemment parus dans le *Courrier de l'Environnement de l'INRA*, pour ne citer qu'eux¹ : impact paysager de la populiculture (Le Floch, 1996), gestion des espaces alluviaux (Chevallier, 2000). On verra ici qu'il permet de poser de façon très globale la question de gestion durable des ressources biologiques.

La notion de ressource génétique conserve aujourd'hui une connotation très agricole : espèces, races, populations ou même gènes isolés décrits comme sauvages ou cultivés mais toujours liés à une exploitation par l'homme, que cette exploitation soit actuelle, passée ou simplement potentielle. De telles ressources méritent bien qu'on les gère correctement, c'est-à-dire qu'on les connaisse, qu'on les exploite et qu'on les préserve. La gestion de telles ressources est restée jusqu'à maintenant dans les mains des généticiens, gestionnaires de populations naturelles et artificielles. Dans le même temps, l'écologie se préoccupe de la préservation de nombreuses espèces plus ou moins menacées au sein de leur écosystème natif et pose la question (Génot, 2000) : faut-il gérer les espèces ou les habitats ? Le cas du peuplier noir, ressource d'intérêt économique et pilier d'habitats menacés, montre bien la nécessité de fédérer les approches génétiques et écologiques pour guider ceux qui doivent aménager le territoire.

La peupleraie cultivée : un système de production performant mais fragile

La populiculture est un modèle de foresterie intensive en Europe. Quelques chiffres permettent d'illustrer la place particulière de la peupleraie dans la forêt française (Breton, 2000 ; Inventaire forestier national - www.ifn.fr) : 250 000 ha de peupleraies produisent annuellement 2,5 à 3 millions de tonnes de bois d'œuvre, soit 30% de la production de grumes de feuillus, en seconde position après les chênes (qui couvrent eux plus de 4 millions d'hectares) et avant le hêtre (1,3 millions d'hectares). La France est le premier producteur de bois de peuplier en Europe. Le bois de première qualité est utilisé en déroulage, notamment pour l'industrie du contreplaqué également utilisatrice de bois tropicaux : le développement d'une populiculture intensive est aussi un enjeu pour l'ensemble de la filière bois. La

¹ Il existe bien sûr une abondante littérature faisant le point sur les multiples facettes de ce modèle : on peut notamment se référer à un numéro spécial des *Comptes rendus de l'Académie d'agriculture de France* (1995, 81(3)), ainsi qu'à la monographie « *Biology of Populus and its implication for management and conservation* » (1996), NRC Research Press, Ottawa, Canada.

populiculture est basée sur des plantations monoclonales intensives à courte rotation (15 à 25 ans en France, moins de 10 ans dans la plaine du Pô), seuls systèmes de production ayant prouvé leur intérêt économique (les essais de populiculture hors-vallée ayant jusqu'à présent conduit à des échecs). Ces systèmes de production se basent sur des programmes d'amélioration intensifs exploitant l'hybridation interspécifique (Villar *et al.*, 1995).

Le genre *Populus*, famille des Salicacées, est divisé en 6 sections réparties sur l'hémisphère Nord. Les hybridations spontanées sont fréquentes, ce qui a conduit à de nombreux débats sur le nombre d'espèces : Eckenwalder (1996) en retient 29. En Europe, la populiculture utilise essentiellement trois espèces et leurs hybrides : *Populus nigra* L., espèce eurasiatique, *P. deltoides* et *P. trichocarpa* Torr. & Gray., espèces nord-américaines. Les principaux cultivars sont des hybrides « euraméricains » entre *P. deltoides* et *P. nigra*, ou des hybrides « interaméricains » entre *P. deltoides* et *P. trichocarpa*². *P. nigra* apporte aux hybrides sa rusticité vis-à-vis des conditions édapho-climatiques, sa résistance au chancre bactérien et au virus de la mosaïque, sa moindre sensibilité à *Marssonina brunnea*³ et sa grande aptitude au bouturage.

Mais la peupleraie subit actuellement de graves problèmes sanitaires en Europe de l'Ouest, imputables aux schémas d'amélioration et aux pratiques d'utilisation des variétés sélectionnées. Les effets de mode sont tels que la populiculture ne repose que sur un très petit nombre de clones (bien inférieur à ce qui est disponible), cultivés en plantations monoclonales. En outre, les clones actuellement disponibles sont parfois fortement apparentés. Cette situation a favorisé l'apparition récurrente de nouvelles races de pathogènes contournant les résistances des cultivars (Ridé, 1995 ; Pinon, 1995). La vitesse de développement de ces nouveaux pathogènes (moins de 5 ans ont suffi à la dernière race de rouille apparue en 1994 pour se répandre à travers l'Europe) est sans commune mesure avec le rythme de renouvellement des cultivars sur le terrain. Cette situation exige que des stratégies d'amélioration à long terme soient mises en œuvre, avec comme objectif prioritaire l'acquisition de résistances durables, les autres objectifs étant la productivité et la qualité du bois (Bisoffi et Gullberg, 1996). Par ailleurs, il est essentiel de diversifier la base génétique effectivement exploitée dans les schémas de sélection. En d'autres termes, l'amélioration génétique devrait mieux exploiter la ressource génétique en *P. nigra*.

La ripisylve : habitat menacé du peuplier noir

Les ripisylves, ou forêts riveraines, sont des écosystèmes régulés par le régime des perturbations hydrauliques et par la dynamique latérale des cours d'eau. Elles renferment une abondante biodiversité liée à la richesse de leurs habitats ; elles jouent également un rôle fondamental dans le fonctionnement écologique des cours d'eau. Les ripisylves sont menacées par l'action anthropique (diminution de leurs surfaces, altération du régime des perturbations) et leurs habitats sont considérés comme prioritaires dans une directive européenne. Dans le Nord-Ouest de l'Europe (Benelux, Royaume-Uni, etc.), les ripisylves ont pratiquement disparu et, sur les grands axes fluviaux comme le Rhin ou le Danube, on ne trouve plus que très rarement d'espace disponible pour la régénération (Lefèvre *et al.*, 1998). En France, on ne trouve presque plus de peuplements au nord de la Loire : l'espèce y est représentée par quelques individus isolés ou par de petits bosquets. Les ripisylves rhénanes renferment une importante population d'arbres adultes, mais sans aucune régénération. Les ripisylves de la Garonne ont disparu ou sont très altérées (passage à la forêt alluviale). La Loire garde de vastes ripisylves, sauf dans sa partie la plus aval, et l'on peut encore y trouver des zones de régénération significatives. Le Rhône présente également de grandes ripisylves, parfois récentes et liées aux travaux d'aménagement de la partie canalisée, mais celles-ci tendent également à passer à des formations à bois dur. Des ripisylves actives sont encore présentes dans les vallées des massifs montagneux.

² *P. nigra* et *P. deltoides* appartiennent à la même section *Aigeiros*. Les croisements entre espèces pures ne sont possibles, que dans un sens (*P. nigra* mâle), mais tous les croisements faisant intervenir au moins un hybride comme parent sont possibles dans les deux sens. Les croisements entre *P. nigra* et *P. trichocarpa*, qui appartient à la section *Tacamahaca*, sont toujours possibles.

³ Champignon agent de la brunissure des feuilles de peuplier.

P. nigra est une espèce pionnière de la ripisylve fonctionnant en métapopulation : la régénération se fait au travers de la colonisation d'espaces ouverts par les perturbations de l'écosystème (fig. 1). Les peuplements vieillissants doivent être à nouveau perturbés pour laisser la place à une nouvelle génération de peuplier noir, ou bien ils sont progressivement remplacés par d'autres essences comme les frênes, les érables, le chêne pédonculé, etc. C'est une espèce dioïque et anémophile. Les graines sont dispersées d'abord par le vent, puis secondairement par l'eau, dans un coton hydrophobe. Les conditions d'une régénération réussie commencent à être connues, notamment la texture grossière des sédiments (graviers ou sables) et l'abaissement progressif du plan d'eau (Barsoum et Hughes, 1998 ; Mahonney et Rood, 1998). Il existe aussi une propagation par voie végétative : transfert de boutures de rameaux par l'eau ou les oiseaux, drageonnage, marcottage. Les graines ont une viabilité très réduite et il n'existe pas de banque de graines dans le sol ; néanmoins un rôle équivalent est joué par les souches maintenues à l'état juvénile par recépage régulier au fil des crues. En 1998, une première enquête réalisée dans les 246 réserves naturelles et réserves naturelles volontaires de France montre que le peuplier noir, au sein de ces espaces protégés, est majoritairement représenté dans des formations peu pionnières qui ne correspondent pas à son optimum (Pont *et al.*, 2000).

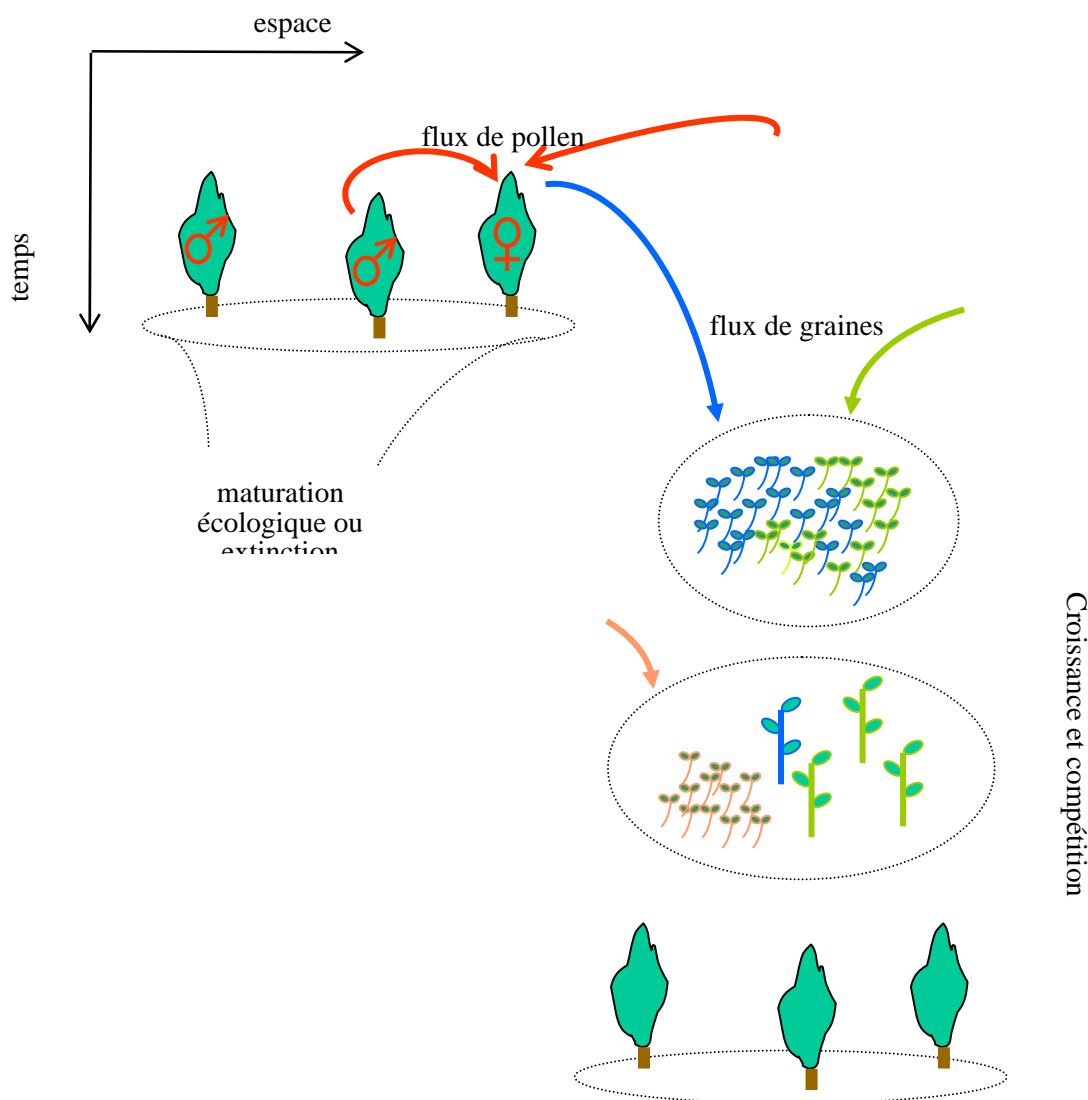


Figure 1. Le cycle extinction-colonisation des populations de peuplier noir dans la ripisylve

Peupleraie sauvage et peupleraie cultivée : deux compartiments en interaction

Le « risque de pollution génétique » des ressources sauvages par les variétés cultivées est souvent mis en avant ; néanmoins les transferts de gènes du compartiment cultivé vers le compartiment sauvage ne sont pas nécessairement négatifs *a priori*. Dans le cas du peuplier noir, il faut distinguer l'introgression d'origine interspécifique, au travers des hybrides cultivés, d'une introgression d'origine intraspécifique à travers le cultivar mâle universellement répandu *P. nigra* 'italica'. Différents travaux, basés sur des marqueurs génétiques (protéines, ADN), ont montré que l'introgression de gènes de *P. deltoides* est possible et qu'elle est détectable au niveau des jeunes semis, mais on la retrouve très rarement au niveau des arbres adultes (Legionnet, 1996 ; Benetka *et al.*, 1999 ; Heinze, 1998 ; H. Tabbener et Cottrell, comm. pers., 2001). Les mécanismes permettant de limiter ce processus restent à ce jour inexplicables. Les cultivars hybrides mâles sont généralement plus précoces que les *P. nigra* femelles sauvages, ce qui limite une des voies d'introgression, mais pas toutes. Des travaux en cours montrent que l'introgression de gènes de *P. trichocarpa*, en liaison avec le développement récent des hybrides de type *P. deltoides* x *P. trichocarpa*, est également possible mais elle reste à quantifier (van der Broeck, comm. pers., 2001). La pollution génétique par le peuplier d'Italie est quant à elle plus difficilement détectable en l'absence de marqueurs spécifiques. On pourrait craindre un effet majeur lié au peuplier d'Italie : cultivar mâle producteur d'un abondant pollen, souvent utilisé en brise-vent, en ornement ou comme point de repère dans le paysage (localisation des sources). Sa « sur-contribution » au pool pollinique global pourrait conduire à une réduction de l'effectif efficace dans les peuplements naturels. Des recherches sont en cours et les premières observations faites au Royaume-Uni ou en Belgique montrent un décalage phénologique entre ce cultivar mâle et la ressource locale de *P. nigra* tel qu'il empêche toute possibilité de croisement : cela reste à confirmer pour des latitudes plus méridionales comme la France, l'Espagne, le Portugal et l'Italie.

Un autre niveau d'interaction entre peupleraie sauvage et cultivée a également été mis en évidence : celui des populations parasites associées, en particulier celui des rouilles foliaires à *Melampsora larici-populina*. Les pathologistes ont montré que les peupleraies cultivées hébergent des populations de rouilles abondantes et originales, avec des races physiologiques, nouvellement apparues sur les peupliers sélectionnés et combinant de nombreuses virulences, tandis que les ripisylves à *P. nigra* renferment des populations moins abondantes constituées de races beaucoup moins complexes (Pinon et Frey, 1997). Cette situation résulte directement du processus de domestication : contrairement au peuplier noir autochtone qui a coévolué avec ce pathogène en développant une résistance partielle, les hybrides interspécifiques développent des mécanismes de résistance totale type race-spécifique (Lefèvre *et al.*, 1994) qui, combinés à la pratique des plantations monoclonales peu diversifiées, ont favorisé l'évolution rapide des populations raciales. Cela ne résulte probablement pas d'un choix délibéré des sélectionneurs mais plutôt d'un effet induit par l'hybridation interspécifique qui rend inopérant les mécanismes de résistance partielle dans certains cas. Les relations entre compartiments sauvage et cultivé de l'hôte et du parasite sont schématisées sur la figure 2. Ce qui est remarquable ici c'est la forte différenciation entre populations raciales sur les deux compartiments, même lorsque ceux-ci sont proches (et les spores de rouilles se dispersent très bien) : il semble donc que la peupleraie sauvage, par la diversité génétique qu'elle renferme y compris pour des composantes de la résistance (Legionnet *et al.*, 1999) puisse jouer un rôle tampon efficace face aux populations raciales « cultivées » émergentes... Cependant des interactions quantitatives race-spécifiques entre *P. nigra* et les rouilles des peupliers cultivés ont été mises en évidence (Louveau, 1997) : ces races ont donc la capacité d'induire des sélections différentielles dans les populations de peupliers sauvages. Il est alors possible que, dans certaines régions de populiculture intensive, la ressource en *P. nigra* soit déjà trop restreinte pour jouer son rôle tampon efficacement et que la coévolution soit irrémédiablement perturbée.

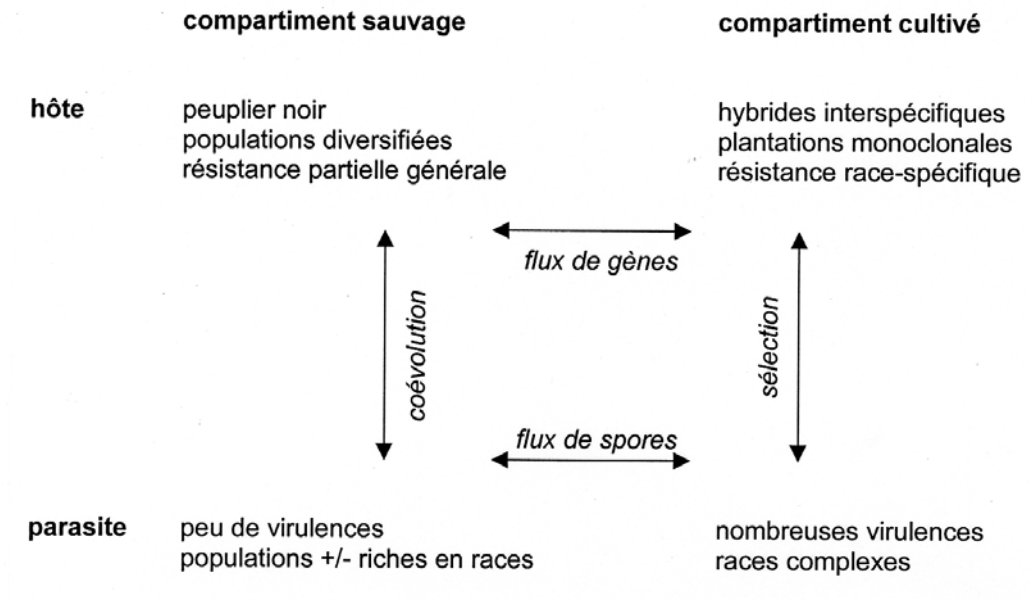


Figure 2. Les différents niveaux d'interaction entre les compartiments sauvage et cultivé du couple peuplier/rouilles

Les stratégies de conservation des ressources génétiques du peuplier noir

Le peuplier noir voit donc son habitat menacé ; il joue d'autre part un rôle privilégié dans les programmes d'amélioration des peupliers cultivés. Pour ces deux raisons, menace écologique et importance économique, *P. nigra* a été identifié comme espèce prioritaire au niveau national par la Commission nationale de conservation des ressources génétiques forestières (Teissier du Cros, 1999) et, au niveau européen, par le programme EUFORGEN. Depuis sa création en 1993, ce programme coordonné par l'IPGRI⁴ a mis en place 5 réseaux pilotes dont l'un sur *P. nigra* auquel 23 pays ont participé plus ou moins régulièrement : Allemagne, Autriche, Belgique, Bulgarie, Croatie, Espagne, France, Hongrie, Italie, Malte, Moldavie, Pays-Bas, Pologne, Portugal, République tchèque, Royaume-Uni, Russie, Suisse, Slovaquie, Slovénie, Turquie, Ukraine, Yougoslavie (Arbez et Lefèvre, 1997 ; IPGRI - www.ipgri.cgiar.org). Le principal objectif est de coordonner les actions liées à la conservation dans les différents pays ; le programme EUFORGEN offre ainsi l'opportunité d'avoir une action de conservation coordonnée à l'échelle de l'aire des espèces et non plus limitée aux frontières administratives.

Deux stratégies complémentaires de conservation des ressources génétiques du peuplier noir sont mises en place. La conservation *ex situ*, statique, se fait sous la forme de collections de clones en parcs à pieds-mères et populeturns d'arbres adultes. L'ensemble des données de passeport⁵ des collections européennes est mis sur une base de donnée commune (2 789 échantillons à ce jour provenant de 19 collections nationales). Pour harmoniser l'évaluation de ces collections, des listes de descripteurs ont été établies, mais aussi du matériel de référence commun a été multiplié et diffusé à tous les participants. Une petite collection témoin de 39 génotypes de *P. nigra* couvrant une grande amplitude géographique (38° à 53° de latitude Nord, 0° à 26° de longitude Est, 0 à 1 500 m d'altitude) a été constituée et distribuée : une très grande diversité y est observée, pour de nombreux caractères.

⁴ International Plant Genetic Resources Institute.

⁵ Ensemble des informations permettant d'identifier le matériel en collection : code d'identification de l'échantillon, origine géographique, filiation. C'est une sorte de carte d'identité.

La conservation *in situ* des ressources génétiques d'une espèce donnée consiste souvent à gérer des réseaux de populations au sein de leur environnement naturel. C'est ce qui est fait, par exemple, chez le hêtre et le sapin pectiné en France (Teissier, 1999) ou l'épicéa à l'échelle européenne (Koski *et al.*, 1997). Dans le cas du peuplier noir, dont les populations ne sont que transitoires, la conservation *in situ* doit passer par la gestion globale de l'écosystème : c'est aussi un modèle biologique original pour la recherche sur la méthodologie de la conservation (Lefèvre *et al.*, 2001).

Suite à l'enquête réalisée dans les réserves naturelles de France, 12 réserves naturelles sont prêtes à inclure *P. nigra* spécifiquement dans leur cahier d'objectif (Pont *et al.*, 2000). C'est le premier réseau de ce type mis en place en Europe. Les gestionnaires de ces réserves ont constitué un groupe de réflexion chargé d'étudier les modalités de prise en compte de l'objectif spécifique de conservation du peuplier dans une gestion multi-objectif. La démarche suivie consiste à définir les objectifs de la conservation des ressources génétiques du peuplier et à fournir des indicateurs de suivi de cette ressource (Namkoong *et al.*, 1996). D'autre part, on cherche à identifier l'impact des pratiques de gestion (gestion de l'eau, de la forêt...) sur la ressource. Par exemple, la pratique d'extraction de matériaux, graviers ou sables, dans le lit principal des rivières a un impact bien connu sur l'écologie globale des ripisylves mais aussi, vraisemblablement, sur la génétique des peupliers : l'extraction réduit la charge de la rivière et la rend plus incisive, le lit se creuse, la divagation latérale est alors réduite et les berges ne sont plus soumises aux perturbations des crues, ce qui conduit à une maturation écologique, à la perte des habitats pionniers et donc à réduction de l'espace disponible pour la régénération du peuplier ; cette pratique peut donc contribuer à la fragmentation des populations de peuplier noir. Cette démarche novatrice est encore expérimentale : il faudra évaluer et valider les critères et indicateurs de suivi. D'autres pays européens envisagent des programmes plus ambitieux encore de restauration de ripisylves (Lefèvre *et al.*, 1998).

Le rôle central de la conservation des ressources génétiques

Les peupliers représentent un des rares modèles forestiers de complexe sauvage/cultivé proche de situations désormais classiques en agriculture : les deux pools génétiques sont différenciés, ils peuvent échanger des gènes et ils interagissent également au niveau de leurs populations pathogènes respectives. Les ressources génétiques en *P. nigra* sont donc « influencées » par l'évolution de la peupleraie cultivée à laquelle elles contribuent.

D'un autre point de vue, les populations de *P. nigra* dépendent étroitement de la dynamique écologique de la ripisylve : quand cette dynamique est altérée, les conditions de régénération et de maturation des cohortes ne sont plus remplies et la qualité génétique même de la ressource est menacée. Inversement, lorsque la dynamique écologique est favorable, la présence des différentes cohortes de peuplier noir représente une mosaïque d'habitats variés, contribuant ainsi à la biodiversité qui caractérise les écosystèmes riverains.

Finalement, les ressources génétiques en peuplier noir occupent une position centrale et leur gestion se situe à l'interface de l'amélioration génétique (au sens large) et de la gestion des habitats (fig. 3) (Lefèvre *et al.*, 2001). Le peuplier devient ainsi une essence modèle pour la conservation des ressources génétiques et des habitats, associant pour la première fois réseau de conservation des ressources génétiques et protection des sites (Lefèvre, 2000) en plus d'être un modèle économique de sylviculture intensive.

La domestication du peuplier peut être qualifiée de « moderne ». Tout d'abord, elle est récente. La ressource sauvage reste malgré tout importante et peut être rapidement intégrée dans les programmes d'amélioration dans le cadre d'une exploitation raisonnée. Du fait de la propagation clonale des variétés, la domestication est brusque et les transferts de matériel se font aujourd'hui rapidement à grande échelle : ainsi, le clone « euraméricain » 'I-214', sélectionné en Italie dans les années 1930, est aujourd'hui l'un des clones les plus cultivés en Europe, également cultivé en Asie et en Amérique du

Sud⁶. On peut aussi envisager à court terme l'apparition de peupliers transgéniques, que ce soit pour la production de biomolécules ou pour des projets de « phytoremédiation »⁷, etc. L'enjeu de la gestion des ressources génétiques des peupliers sera de concilier la rapidité des processus de domestication avec la vitesse des processus d'évolution du compartiment sauvage.

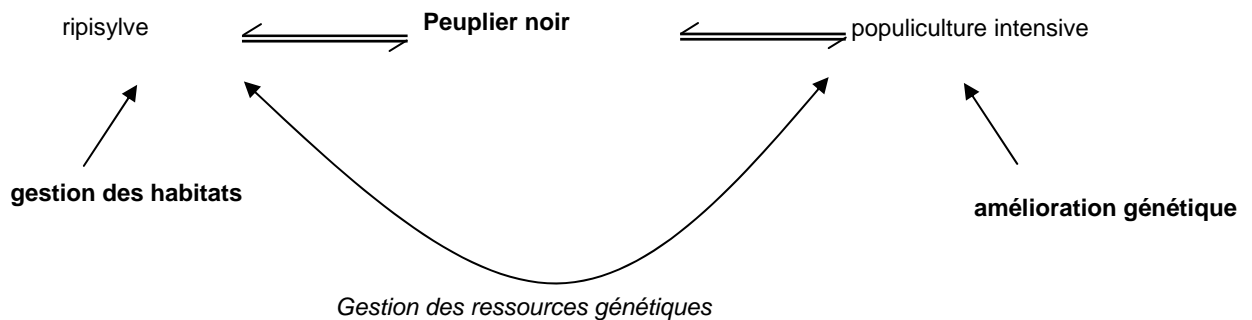


Figure 3. La gestion des ressources génétiques du peuplier noir doit concilier deux visions trop souvent opposées de notre environnement

Cet exemple illustre bien la place de la gestion des ressources génétiques chez les arbres forestiers. Pour des espèces d'intérêt économique majeur, comme les peupliers, les programmes d'amélioration génétique à long terme intègrent l'objectif de conservation au niveau de la gestion des populations d'amélioration (c'est aussi le cas pour le peuplier, non traité ici). Pour certaines ressources menacées, des programmes spécifiques de conservation des ressources génétiques sont engagés. Enfin, pour les espèces ne bénéficiant pas de programmes spécifiques, ce sont les pratiques courantes de gestion des espaces et d'aménagement du territoire qui doivent assurer le maintien et la disponibilité des ressources génétiques ■

Références bibliographiques

- ARBEZ M., LEFÈVRE F., 1997. Towards a European forest genetic resource programme : objectives and general conception - A case study concerning the black poplar (*Populus nigra* L.). *Bocconea*, 7, 389-398.
- BARSOU M., HUGHES F.M.R., 1998. Regeneration response of black poplar to changing river levels. In H. WHEATER & C. KIRBY : *Hydrology in a Changing Environment*, 1, 397-412.
- BENETKA V., MOTTL J., VACKOVA K., POSPISOVA M., DUBSKY M., 1999. Estimation of the introgression level in *Populus nigra* L. populations by means of isozyme gene markers. *Silvae Genetica*, 48, 218-223.
- BISOFFI S., GULLBERG U., 1996. Poplar breeding and selection strategies. In R.F. STETTLER, H.D. JR BRADSHAW, P.E. HEILMAN, T.M. HINCKLEY : *Biology of Populus and its implication for management and conservation*. NRC Research Press, Ottawa, Canada, 139-158.

⁶ Pour S. Bisoffi, c'est probablement le génotype végétal ayant la plus grande biomasse sur la planète !

⁷ Restauration écologique par les végétaux.

- BRETON V., 2000. *Évolution de la populiculture - période 1996-1999*. Rapport national de la France. Commission Internationale du Peuplier (FAO) XIX^e session, Portland, Oregon, sept. 2000.
- CHEVALLIER H., 2000. Populiculture et gestion des espaces alluviaux. *Le Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 40, 57-62.
- ECKENWALDER J.E., 1996. Systematics and evolution of *Populus*. In R.F. STETTLER, H.D. JR BRADSHAW, P.E. HEILMAN, T.M. HINCKLEY : *Biology of Populus and its implication for management and conservation*. NRC Research Press, Ottawa, Canada, 7-32.
- GÉNOT J.C., 2000. Conservation de la nature : gérer les espèces ou les habitats ? Le cas du parc naturel régional des Vosges du Nord, réserve de la biosphère. *Le Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 39, 5-18.
- HEINZE B., 1998. Introgression in the poplars (*Populus* sp.) due to hybrid poplar cultivation. In N WERKER, G.B.A VAN REENEN : *Proc. VIIth International Symposium « Plant Evolution in Man-made Habitats »*, 10-15 August 1998, Universiteit van Amsterdam, Nederlande, *IOPB Newsletter Special Issue*, 83-84.
- KOSKI V., SKROPPA T., PAULE L., WOLF H., TUROK J., 1997. *Technical guidelines for genetic conservation of Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.)*. IPGRI, Rome Italie, 51 p.
- LE FLOCH S., 1996. Impacts paysagers de la populiculture. *Le Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 29, 39-46.
- LEFÈVRE F., 2000. Conservation *in situ* des ressources génétiques forestières : réseaux de conservation et espaces protégés. *Cahiers Agricultures*, 9, 211-222.
- LEFÈVRE F., KAJBA D., HEINZE B., ROTACH P., DE VRIES S.M.G., TUROK J., 2001. Black poplar : a model for gene resource conservation in forest ecosystems. *Forestry Chronicle* (sous presse).
- LEFÈVRE F., LEGIONNET A., DE VRIES S., TUROK J., 1998. Strategies for the conservation of a pioneer tree species, *Populus nigra* L., in Europe. *Genet. Sel. Evol.*, 30 (Suppl.1), 181-196.
- LEFÈVRE F., PICHOT C., PINON J., 1994. Intra- and interspecific inheritance of some components of the resistance to leaf rust (*Melampsora larici-populina* Kleb) in poplars. *Theor. Appl. Genet.*, 88, 501-507.
- LEGIONNET A., 1996. *Diversité et fonctionnement génétique des populations naturelles de Populus nigra L., espèce pionnière des ripisylves européennes*. Thèse Université de Montpellier II, 115 p.
- 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.
- LOUVEAU I., 1997. *Diversité génétique et variabilité des composantes de la résistance aux rouilles dans les peuplements de peupliers*. Mémoire ingénieur des techniques agricoles, ENESAD Dijon, 49 p.
- MAHONEY J.M., ROOD S.B., 1998. Streamflow requirements for cottonwood seedling recruitment - an integrative model. *Wetlands*, 18, 634-645.
- NAMKOONG G., BOYLE T., GREGORIUS G.R., JOLY H., SAVOLAINEN O., RATNAM W., YOUNG A., 1996. Testing criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management : Genetic criteria and indicators. Bogor, *CIFOR 1996*, Working Paper n°10.
- PINON J., 1995. Variabilité des rouilles du peuplier et évolution de leurs populations. Conséquences sur les stratégies de lutte. *Cr. Acad. Agric. Fr.*, 81, 99-109.
- PINON J., FREY P., 1997. Structure of *Melampsora larici-populina* populations on wild and cultivated poplar. *Eur. J. Plant Pathol.*, 103, 159-173.
- PONT B., PISSAVIN S., LEFÈVRE F., 2000. Stratégie de conservation des ressources génétiques de *Populus nigra*, inventaire dans les réserves naturelles. In Proc. 6^e Forum des Gestionnaires : *La gestion des arbres dans les espaces naturels, biodiversité et fonctionnalité*, 24 mars 2000, Paris, 11-18.
- RIDÉ M., 1995. Évolution des maladies et programmes européens d'amélioration du peuplier. *Cr. Acad. Agric. Fr.*, 81, 91-99.
- TEISSIER DU CROS E. (coord.), 1999. *Conserver les ressources génétiques forestières en France*. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Bureau des ressources génétiques forestières, INRA-DIC, Paris, 60 p.
- VILLAR M., LEFÈVRE F., AUGUSTIN S., BONDUÉLLE P., DELPANQUE A., DUVAL H., FAIVRE-RAMPANT P., GOUÉ M.C., LEGIONNET A., MÉNARD M., NESME X., PILATE G., PINON J., VALADON A., TEISSIER DU CROS E., 1995. Perspectives d'amélioration des peupliers en France. *Cr. Acad. Agric. Fr.*, 81(3), 137-152.