

Rôle des effets de voisinage dans la structure du polymorphisme des rosiers

MARAN Marine, MOOK Isia, PACQUET Sabine, RAMOND Anaïs, ROQUES Rémy, SANAA Yosra

Aix-Marseille Université, Campus Scientifique de Saint-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 20

M1 BEE, Année scolaire 2015-2016

Résumé

Au sein d'une communauté végétale, de multiples interactions inter- et intraspécifiques ont lieu. Le genre *Rosa L.* (Rosaceae) comprend de nombreuses espèces génétiquement proches.

Cette étude consiste en une enquête objective sur les variations interspécifiques de trois espèces du genre *Rosa* (*R. canina*, *R. montana* et *R. pimpinellifolia*) afin de déterminer les effets du voisinage sur la structure du polymorphisme comme indicateur d'une potentielle hybridation. L'étude, réalisée dans la vallée de l'Ubaye, s'est faite à partir de l'analyse de plusieurs variables au moyen de transects dans quatre zones de différentes altitudes.

Les analyses ont clairement montré trois entités dont la dernière se différencie surtout par la structure de ses folioles (corrélation entre longueur et largeur des folioles). La différenciation entre les deux autres groupes est plus complexe car les individus qui les représentent sont très proches morphologiquement. On peut tout de même affirmer que les individus du premier groupe ont des fruits plus ronds et peu poilus par rapport à ceux du deuxième dont les fruits sont plus ovales et poilus.

Les trois groupes différenciés nous laissent supposer une correspondance avec nos trois espèces bien que nous ayons émis de nombreuses hypothèses quant à une possible hybridation entre les espèces *R. canina* et *R. montana*.

Mots clés : Polymorphisme, *Rosaceae*, voisinage, interactions, hybridation.

Introduction

Les interactions interspécifiques sont un des processus fondamentaux étudiés en Écologie des communautés. En tant qu'organismes sessiles, les plantes d'une communauté végétale sont soumises à des contraintes physiques communes, et interagissent entre elles. Les interactions entre plantes dépendent de leur capacité de dispersion et de la distance qui les sépare de leurs plus proches voisins. Chez des espèces végétales proches génétiquement, des hybrides naturels peuvent apparaître. L'hybridation naturelle consiste en un croisement entre deux espèces du même genre et occupant un même milieu. Des hybrides fertiles ou stériles peuvent ainsi être obtenus. S'ils persistent dans le temps, les hybrides fertiles pourront donner naissance à de nouveaux taxons. Cependant, assigner un individu à un taxon spécifique nécessite d'avoir étudié un nombre suffisant de ses traits morphologiques à différents stades de développement pour discerner les taxons en présence, et comprendre les mécanismes associés au polymorphisme.

La variabilité morphologique des traits individuels définit le polymorphisme de l'espèce. Ainsi, deux individus de la même espèce n'auront pas nécessairement les mêmes traits morphologiques. Le genre *Rosa L.* (*Rosaceae*) se compose de nombreuses espèces qui se distinguent par une grande variété de caractères. Le polymorphisme des rosiers résulte d'hybridations complexes qui posent aujourd'hui problème aux taxonomistes dans la détermination précise des espèces (Maia & Vénard, 1976). A cette difficulté s'ajoute la variation potentielle des traits que l'on peut caractériser soit par le brassage génétique, soit par la plasticité phénotypique s'articulant le long de gradients environnementaux.

La vallée de l'Ubayette située dans les Alpes-de-Haute-Provence abrite quelques unes de ces espèces thermophiles. L'objectif de cette étude a été d'identifier les mécanismes de variabilité interspécifique des traits morphologiques selon le nombre d'espèces en présence. Elle vise à regrouper les individus en fonction de la structure de leur polymorphisme et à étudier les combinaisons de ces structures. De plus, les effets du voisinage sur la structure du polymorphisme ont été étudiés comme un indicateur de l'hybridation.

La présence de trois entités - *Rosa canina*, *Rosa montana* et *Rosa pimpinellifolia*, trois espèces connues de la littérature (Tison & De Foucault, 2014) - a été prospectée sur le site d'étude. Leurs rameaux épineux feraient que les herbivores s'en détournent pour le pâturage. De plus, du fait de leur capacité de dispersion ou de pollinisation, on s'attend à ce que les individus les plus proches morphologiquement soient aussi les plus proches géographiquement. Cette étude a été réalisée expérimentalement dans la vallée de l'Ubaye, grâce à la mise en place d'un plan expérimental utilisant la méthode des transects.

Matériels et méthodes

Site d'étude :

L'étude a été conduite dans la vallée de l'Ubayette, située à l'extrémité Nord-Est du département des Alpes-de-Haute-Provence, en région Provence-Alpes-Côte d'Azur, dans le Sud-Est de la France (Lieu-dit Saint-Ours, Commune de Meyronnes, France, 44°28'N, 6°47'E). Culminant à plus de 3000 m d'altitude, le versant sud de cette vallée est caractérisé par des pentes douces d'alpages et de prairies. Un fort ensoleillement et de faibles précipitations exposent cette vallée à des sécheresses estivales. Ce climat qualifié de sub-méditerranéen et les activités humaines sont à l'origine de l'étagement actuel de la végétation. Depuis le XXème siècle, l'abandon des pratiques agropastorales traditionnelles pour le pâturage aurait contribué à une fermeture du milieu et à sa recolonisation par des espèces pionnières. Ainsi, les landes à genévriers (*Juniperus sp.*) et à épine-vinette (*Berberis vulgaris*) dominent le paysage actuel.

Le site a été structuré en quatre zones d'étude afin d'apporter un niveau d'analyse supplémentaire et d'avoir une meilleure représentation de la population étudiée (Figure 1).



Figure 1 : Vue aérienne du site d'étude.

Modèles d'étude :

Trois espèces de rosiers, ou églantiers de la famille des *Rosaceae* ont été sélectionnées pour cette étude : *Rosa canina*, *Rosa montana* et *Rosa pimpinellifolia*. Ces plantes ligneuses sont typiques des pelouses sèches et des broussailles des étages collinéens et montagnards des Alpes. *Rosa canina*, est une espèce polymorphe que l'on retrouve jusqu'à 1600 m. Quant à *Rosa montana*, et *Rosa pimpinellifolia*, on peut les trouver jusqu'à 2000 m d'altitude. La reproduction sexuée de ces espèces se fait grâce aux insectes pollinisateurs. De plus cette reproduction est saisonnière, ce qui limite le flux de gène (Judd, 2002).

Stratégie d'échantillonnage :

Le protocole d'échantillonnage s'est basé sur la méthode de transects horizontaux. Pour chacune des quatre zones d'étude, 10 transects d'une longueur de 100 m, distants de 15 m, ont été tracés parallèlement au gradient altitudinal. Tous les 10 m, une mesure de deux individus a été effectuée de part et d'autre du transect sur un rayon 5 mètres. Les mesures ont été réalisées sur les deux individus les plus proches du transect, à la seule condition qu'ils présentent au moins un fruit. Trois groupes d'étudiants ont été formés et les mesures ont été répliquées par chaque groupe afin d'évaluer la reproductibilité des données et donc permettre de diminuer le bruit d'échantillonnage.

Prise de données :

La largeur (fla) et la longueur (flo) de 8 folioles par individus ont été mesurées et la pilosité des feuilles a été caractérisée selon les critères : glabre, tomenteux ou glanduleux. Seule une des deux premières folioles de la première rangée a été mesurée. La largeur (frla) et la longueur (frlo) de 10 fruits par individu ont également été mesurées. Le nombre de graines (frg) ainsi que le nombre de poils par fruits ont été comptés sur chaque fruit. La mesure du nombre de poils a été faite sur 1 cm² de surface du fruit. Le pH du sol a été mesuré à l'aide d'un kit d'analyse de sol. Le voisinage a été quantifié grâce à une mesure de la distance entre un individu et son plus proche voisin dans un rayon de 2 à 5 m. Enfin, les points GPS ont été relevés au début et à la fin de chaque transect ainsi qu'au niveau de chaque individu prélevé.

Pédologie :

Dans le but d'appréhender le site d'étude et son contexte, une description du profil de sol (texture, structure, faune, présence ou non de calcaire) a été réalisée sur les quatre zones à partir d'une fosse pédologique creusée. L'observation des différentes couches du sol a permis de décrire les différents horizons de référence et d'apporter une piste de réponse quant à la présence et l'abondance des rosiers. Un test du 'boudin' et test de 'l'anneau' ont été réalisés afin de caractériser la nature du sol. De plus, un test à l'acide sulfurique a permis de caractériser la présence ou non de carbonates de calcium dans le sol.

Lecture du paysage :

Une lecture du paysage a été réalisée afin d'observer et décrire les quatre zones d'étude d'où ont été prélevés les échantillons. Chaque zone a été prospectée et des croquis ont été réalisés afin de mettre en évidence les principaux éléments qui ressortent du paysage.

Analyse des données :

Les résultats ont été répertoriés dans un tableur Excel commun à l'ensemble des trois groupes de travail. Les données ont ensuite été analysées grâce au logiciel R.

Résultats

Pédologie :

Lors de l'étude du sol, de grandes similarités entre les quatre zones ont pu être observées. En effet, sur toutes les zones, des horizons Aca (matières minérales et organiques et carbonate de calcium), Sca (altération de la roche-mère calcaire) ou Cca (roche mère calcaire) ont pu être relevés. Des phénomènes de brunification sont également observables sur les quatre zones. La brunification correspond à l'altération des minéraux primaires de la roche mère dans un milieu faiblement acide. Les trois premières zones d'étude présentent donc des calcosols (sols calcaires) tandis que la dernière zone présente un rendosol (sol peu épais formé sur une roche-mère calcaire).

Lecture du paysage :

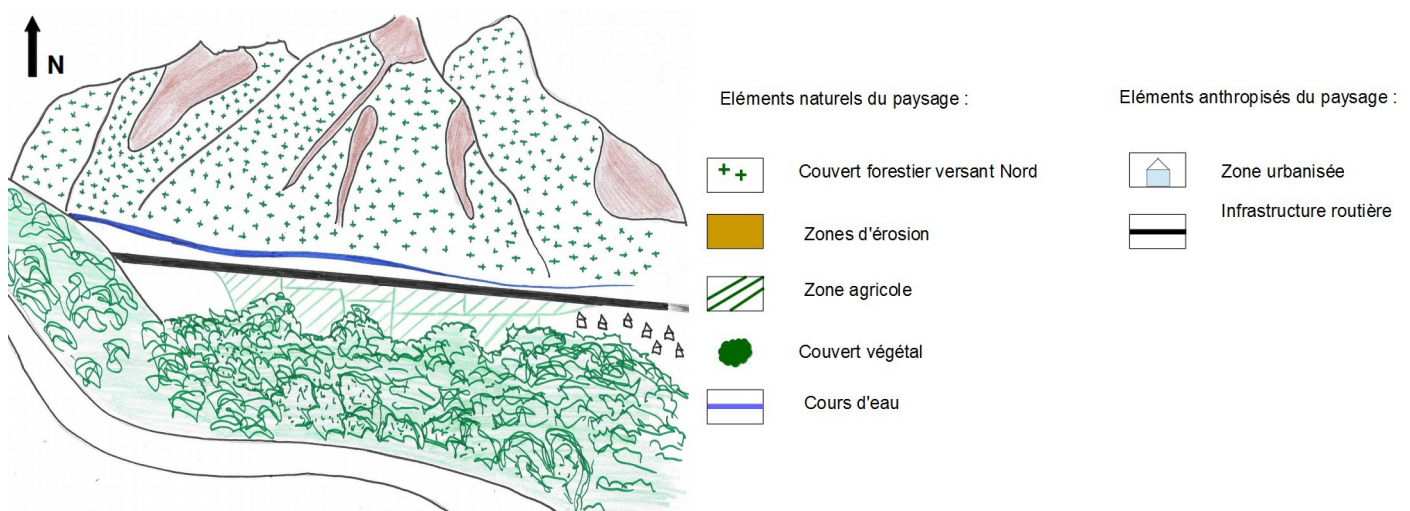


Figure 2 : Croquis panoramique de la zone 3.

Analyse de données :

Une première analyse en composantes principales a été réalisée sur la moyenne des données (Figure 3). Le pH et les données de distance ne semblent pas avoir une grande influence, ces paramètres n'ont donc été pris en compte dans cette analyse.

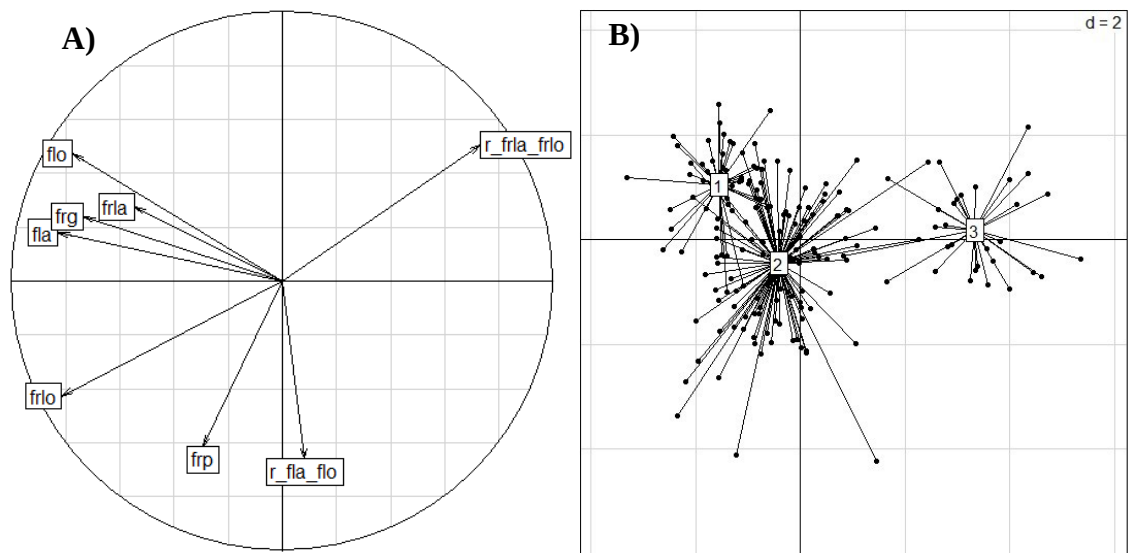


Figure 3 : Axes principaux de variation au sein des traits des individus présents dans les quatre zones : A) cercle des corrélations des traits des individus et B) projection des individus par groupe dans le plan factoriel défini par les axes 1 et 2 d'une première analyse en composantes principales.

Le premier axe représente 43% de l'inertie et le deuxième axe 21%, on a donc 64% de l'inertie qui est expliquée par ces axes. Les facteurs relatifs à la longueur (flo) et à la largeur (fla) des folioles semblent corrélés. La suite de l'analyse s'appuiera donc uniquement sur la longueur des folioles.

La projection des individus par groupe dans le plan factoriel défini par les axes 1 et 2 de cette première analyse en composantes principales (Figure 3B) discrimine trois groupes d'individus qui ne se répartissent pas de manière aléatoire entre les zones. Le groupe 3, composé d'individus à petites folioles, se distingue des groupes 1 et 2 (Pearson's Chi-squared test, $X^2 = 28.11$, $df = 6$, $p\text{-value} = 8.957e-0.5$). Ce groupe semble être fortement associé à la variable longueur des feuilles.

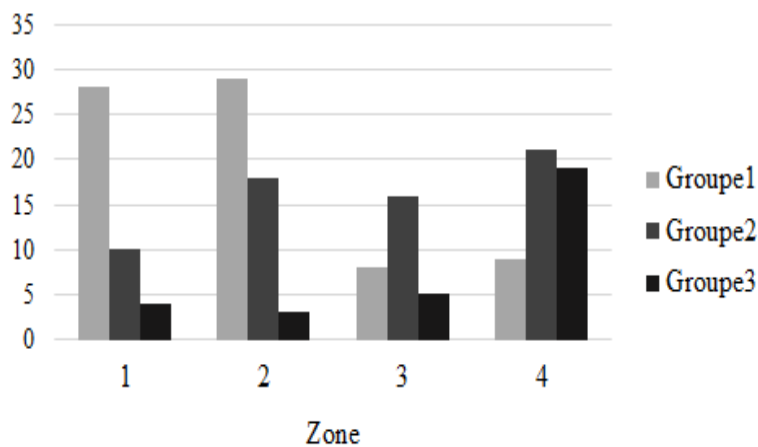


Figure 4 : Répartition des individus en fonction des quatre zones.

Les trois groupes d'individus ne sont pas répartis de manière aléatoire entre les zones (Figure 4). Les individus du groupe 1 semblent être répartis essentiellement dans les zones 1 et 2. Le groupe 2 est lui réparti entre les quatre zones. Quant au groupe 3, il se distingue des groupes 1 et 2 en étant présent majoritairement dans la zone 4 (Pearson's Chi-squared test, $X^2 = 28.11$, $df = 6$, $p\text{-value} = 8.957 \times 10^{-5}$).

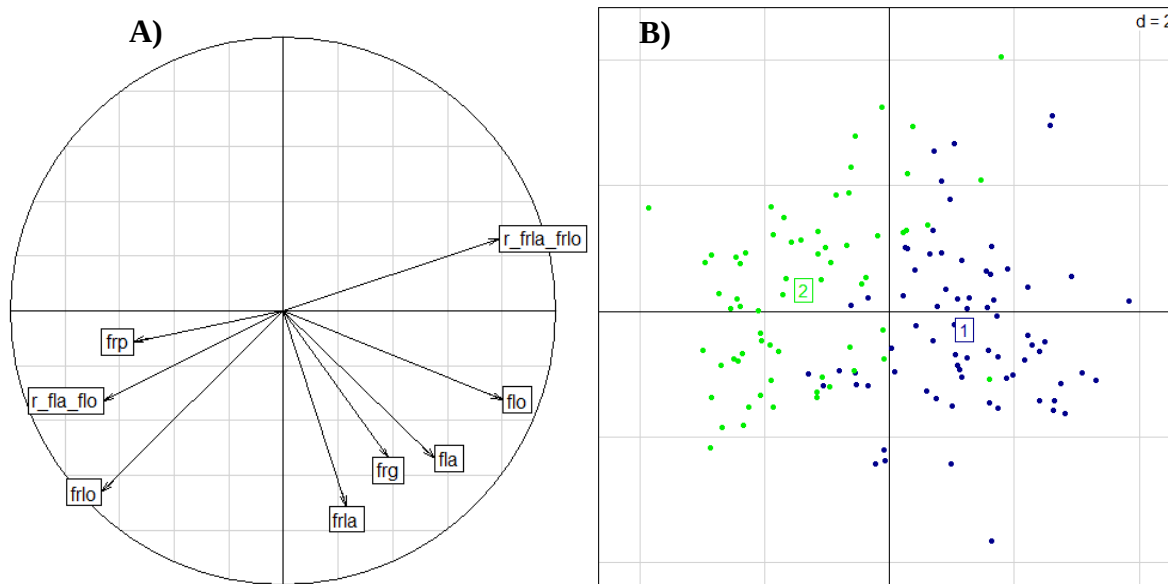


Figure 5 : A) cercle des corrélations des traits des individus et B) projection des individus par groupe en deux groupes d'après la méthode de la classification ascendante hiérarchique (CAH).

Une deuxième ACP a été réalisée sans les individus du groupe 3 (Figure 5). L'axe 1 représente 36% de l'inertie et l'axe 2 quant à lui représente 23% de l'inertie. Ces deux axes expliquent donc 59% de l'inertie totale. Une deuxième ACP a été réalisée sans les individus du groupe 3. Le rapport de la largeur du fruit sur la longueur du fruit (r_{frla_frlo}) semble être la variable qui participe le plus à l'axe 1 (Figure 5A).

La projection des individus par groupe de cette seconde analyse en composantes principales (Figure 5B) discrimine deux groupes d'individus. Bien qu'ils semblent correspondre à deux entités distinctes, les groupes 1 et 2 ont des individus très proches graphiquement donc morphologiquement. Les données sont dispersées autour de l'axe 1, la variation du rapport largeur/longueur des fruits semble donc être un facteur de différenciation.

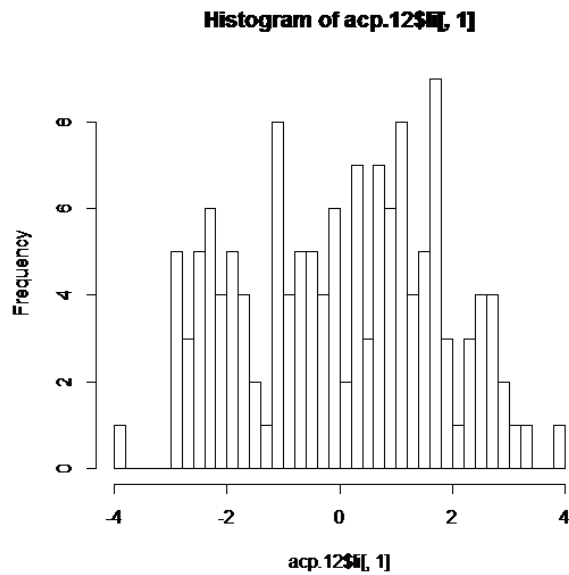


Figure 6 : Histogramme de répartition des données de la seconde Acp.

On peut constater, d'après la figure 6, que nos données sont séparées en deux groupes distincts. De plus le deuxième groupe semble moins homogène et constitué d'autres groupes d'individus.

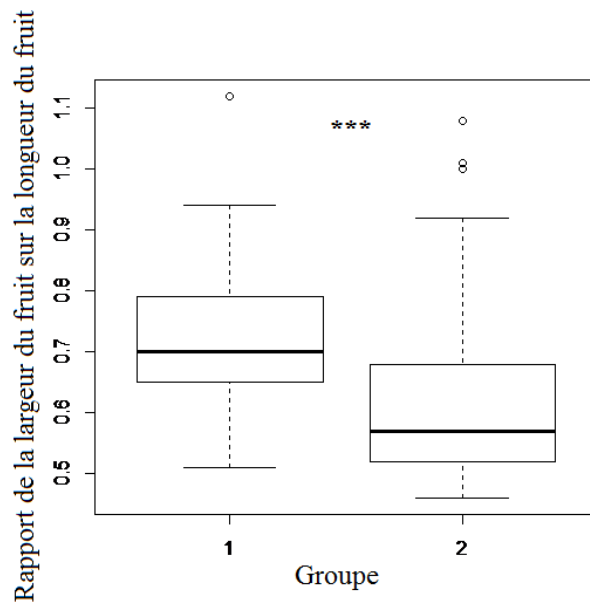


Figure 7 : Boxplot du rapport de la largeur du fruit sur la longueur du fruit en fonction des deux groupes obtenu grâce à la méthode de la classification ascendante hiérarchique

On remarque que les fruits appartenant au groupe 1 ont des fruits plus ronds. En effet, la longueur de ces fruits semblent être plus faible (Figure 7). Les individus du groupe 2 ont quant à eux des fruits plus allongés et de forme plus ovale. La forme de ces fruits entre ces deux fruits est significativement différente (Test anova, $p\text{-value}=3.14e-06$).

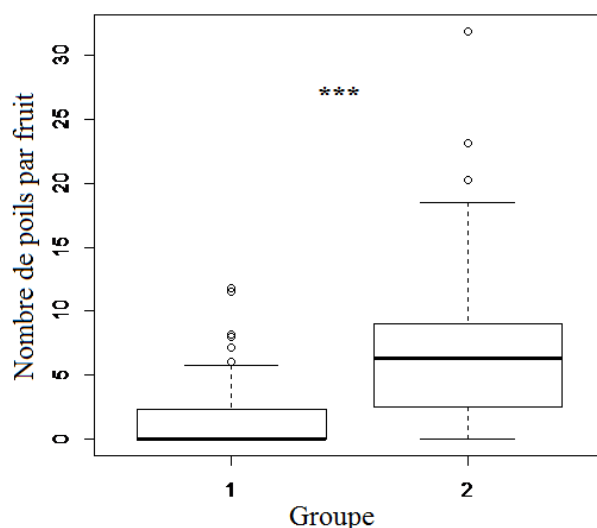


Figure 8 : Boxplot du nombre de poils par fruit en fonction des groupes obtenus grâce à la CAH.

Les fruits des individus du groupe 2 ont significativement plus de poils que les fruits du groupe 1 (Figure 8) (Test anova, p-value=1.01e-09).

Discussion

La lecture du paysage a permis de mettre en évidence que les quatre zones d'étude sont situées sur le versant Sud de la vallée. Ce versant est bien plus clairsemé que le versant Nord et son environnement thermophile a favorisé dans le temps les activités agricoles telles que le pastoralisme. Les activités humaines ont eu pour conséquences une déforestation et une ouverture du milieu, ce qui a contribué à la colonisation de l'espace par les rosiers.

Après analyse statistique des données récoltées sur le terrain, un groupe semble se distinguer des autres par la présence de folioles de petite taille. Celui-ci pourrait essentiellement être constitué d'individus appartenant à l'espèce *Rosa pimpinellifolia* (Rameau et al, 1993). De plus, ce groupe est majoritairement présent dans la zone 4, zone la plus haute en altitude, correspondant à la limite d'habitat de *Rosa canina*.

Il a été montré par la suite que deux groupes d'individus se distinguent, et que certains individus semblent avoir des caractères intermédiaires entre ces espèces. Les individus de l'espèce *Rosa pimpinellifolia* étant déjà identifiés, ces hybrides seraient donc issus d'un croisement entre les espèces *Rosa canina* et *Rosa montana* (Rameau et al, 1993). En effet ces deux espèces sont historiquement présentes sur notre site et les caractères mis en évidence par les tests statistiques correspondent.

On peut supposer que les individus proches morphologiquement sont des hybrides issus du brassage génétique entre deux individus des groupes. L'hybridation est un phénomène récurrent chez les plantes et joue un rôle évolutif important. En effet, jusqu'à 70% des Angiospermes seraient issus d'espèces allopolyploïdes créées par l'hybridation (Masterson, 1994). Ces deux espèces appartiennent à la section *Caninae* qui comprend quelques particularités qui pourraient expliquer cette hybridation. En effet, l'existence d'apomixie a été mise en évidence sur les espèces de cette section (Wissemann et al, 1997). L'apomixie correspond à une multiplication asexuée sans méiose ni fécondation. Suite à cette apomixie, les espèces *Rosa canina* et *Rosa montana* auraient donc pu donner lieu à des clones dits « micro-espèces », expliquant le polymorphisme entre des individus d'une même espèce.

L'hétérogénéité entre les individus mâles et femelles de l'espèce *Rosa canina* est la cause de nombreuses différences entre les hybrides. En effet, si certains peuvent être fertiles, d'autres se révéleront totalement stériles (Gustafsson, 1944). Partant de ce constat, la différence observée entre les individus laisse supposer que nous ne sommes pas en présence d'une espèce hybride mais plutôt de différents individus tous n'étant pas fertiles. La source du polymorphisme serait donc dû à la plasticité phénotypique des individus.

Les individus appartenant au groupe 1 possèdent moins de poils et ont des fruits plus ronds. L'espèce *Rosa canina* possède peu, voire pas de poil, on peut donc supposer que ce groupe est constitué en majorité d'individus appartenant à cette espèce. On peut aussi supposer que le polymorphisme constaté est dû à un brassage génétique. Ce brassage serait facilité en zone 2 où les deux groupes sont très présents.

Les individus du groupe 2 possèdent des fruits plus ovales et plus poilus ce qui laisse à penser que ce sont des individus appartenant à l'espèce *Rosa montana*. Ce groupe semble être moins homogène et lui même constitué d'autres groupes d'individus. Ce résultat laisse supposer qu'il existe une plus grande différence polymorphique entre les individus de l'espèce *Rosa montana*. La plasticité phénotypique de cette espèce semble donc être plus grande et on peut supposer qu'elle est augmentée par l'altitude.

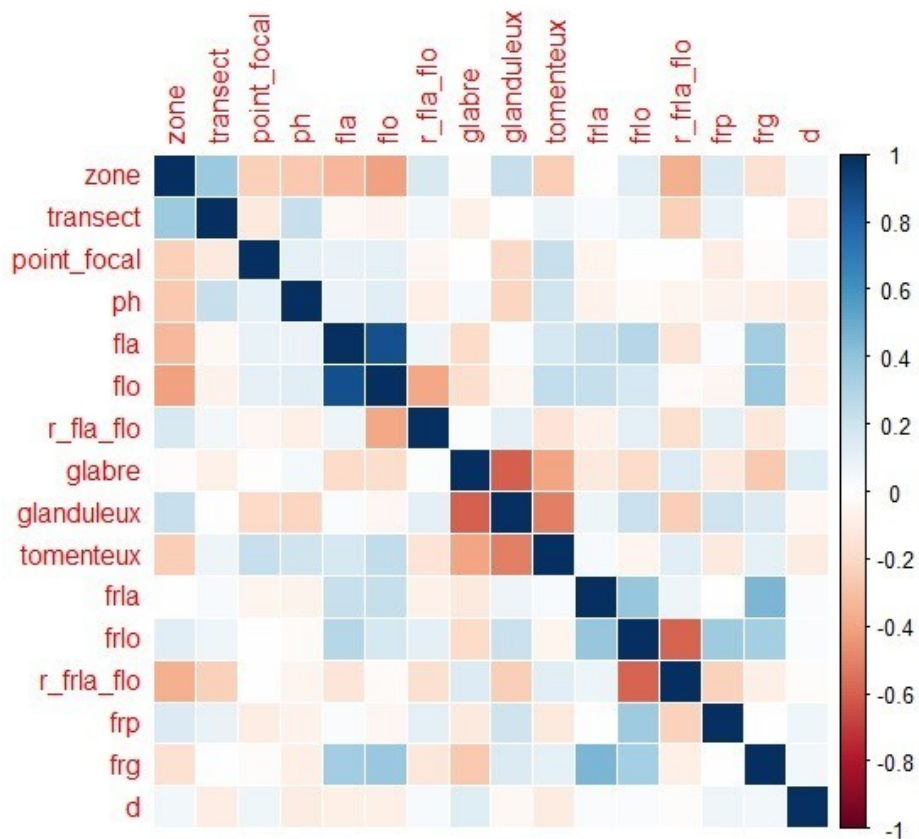
Les données récoltées ne permettraient pas d'établir un lien direct entre le polymorphisme des rosiers et les espèces présentes à leur voisinage. Les résultats sont insuffisants pour admettre une influence des plus proches voisins sur la pilosité des feuilles. Toutefois, la corrélation observée entre la longueur et la largeur des folioles permet d'exclure un de ces paramètres pour de futures recherches. Aucune information exploitable n'est apportée par les données relatives aux graines.

La mesure du pH n'est pas assez précise et ne permet pas de conclure quant à son influence sur les individus observés. De plus, les données concernant le voisinage sont imprécises et il semblerait judicieux d'améliorer ces connaissances. Par exemple, il serait probablement plus précis de dénombrer les individus voisins et non pas seulement la distance du voisin le plus proche. Il semble également judicieux de prendre en compte la présence de genévriers dans le voisinage. On peut émettre l'hypothèse que la présence de genévriers soit une variable explicative quant au développement et l'augmentation de chances de reproduction chez les rosiers étudiés. En effet, les genévriers pourraient protéger les rosiers de la pression de pâturage favorisant la croissance des jeunes pousses.

Bibliographie

- Gustafsson A. 1944, The constitution of the *Rosa canina* complex, *Hereditas*, 30:405-428.
- Judd W. S, Campbell S. C, Kellogg E. A, Stevens P, 2002, *Botanique systématique: Une perspective phylogénétique*, Boeck Supérieur, Paris.
- Maia N, Venard P, 1976, Cytotaxonomie du genre *Rosa* et origine des espèces cultivées, *Travaux sur le rosier de serre*, INRA Editions, Paris, pp 7-20.
- Masterson, J. 1994. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science*, 264:421-424.
- Rameau J.C, Mansion D, Dumé G, 1993, *Flore forestière française, guide écologique illustré*, Institut pour le développement forestier, tome 2 : montagnes, 677-697.
- Tison J.-M., De Foucault B. (coords), 2014, *FLORA GALLICA - FLORE DE FRANCE* , Ed. Biotopie (Mèze), 1196p.
- Wissemann V, Hellwig F.H, 1997, Reproduction and hybridation in the Genus *Rosa*, Section *Caninae* (Ser.), *Botanica Acta.*, 110:251-256.

Annexe



Annexe 1 : Corrélogramme réalisé sur les variables mesurées.

L'annexe 1 permet d'analyser le lien entre les variables et notamment de savoir si deux variables sont corrélées. En effet, deux variables corrélées n'ont pas besoin d'être présentes dans une analyse statistique, une seule est nécessaire.

Ce corrélogramme confirme donc une corrélation entre la longueur et la largeur des folioles. Cette information nous a permis de ne retenir que la longueur des folioles pour la suite de notre analyse statistique. Néanmoins, aucune autre information pertinente n'a été mise en avant.