

# Diversité génétique au sein des populations: histoires évolutives, processus écologiques et implications pour la gestion

Olivier Lepais

#### ▶ To cite this version:

Olivier Lepais. Diversité génétique au sein des populations : histoires évolutives, processus écologiques et implications pour la gestion. Génétique des populations [q-bio.PE]. Université de Bordeaux, 2023. tel-04672811

# HAL Id: tel-04672811 https://hal.inrae.fr/tel-04672811v1

Submitted on 19 Aug 2024

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers. L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Diversité génétique au sein des populations : histoires évolutives, processus écologiques et implications pour la gestion.

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

présenté à

l'Université de Bordeaux - Ecole Doctorale Sciences et Environnement par

# Olivier Lepais

UMR 1202 BIOGECO, INRAE - Université de Bordeaux

soutenu entre le 5 avril 2023 devant la commission d'examen composée de :

- Annie Guiller, Professeure, Université de Picardie Jules Verne EDYSAN, rapportrice.
- Lounès Chikhi, Directeur de Recherche, CNRS EDB, rapporteur.
- Sophie Beltran-Bech, Maîtresse de Conférences HDR, Université de Poitiers EBI, rapportrice.
- Sylvie Muratorio, Directrice de Recherche, INRAE ECOBIOP, examinatrice.
- Eric Petit, Directeur de Recherche, INRAE DECOD, examinateur.
- Simon Blanchet, Directeur de Recherche, CNRS SETE, examinateur.
- Patricia Faivre-Rampant, Chargée de Recherche HDR, INRAE EPGV, examinatrice.

# Table des matières

K	esume	3
R	emerciements	5
S	YNTHESE DES TRAVAUX DE RECHERCHE	9
1.	Etude de la diversité génétique intraspécifique	. 11
	La diversité à l'échelle des génomes	. 12
	Approches RADSeq flexibles mais incertaines	. 12
	Les microsatellites : un type de marqueur populaire	
	Caractéristiques appréciées des microsatellites	
	Une source accessible de donnée de polymorphisme en populations naturelles	
	Stratégies de développements de méthodes de génotypage	. 15
	Optimisation pour la qualité	
	Mutations et homoplasie	
	Le génotypage de microsatellite à l'aire du séquençage haut débit	
	Nombreux polymorphismes observés grâce à la donnée de séquence	
	Tirer parti de l'information à des marqueurs ayant des dynamiques de mutation différente	
	Un regain d'intérêt autour des microsatellites	
2.	Reconstruction de l'histoire démographique des populations	
	Étudier les événements passés pour anticiper le futur	
	Structure des populations et recolonisation postglaciaire d'un système insulaire	
	Inférences basées sur des simulations	
	Une approximation pour ajuster les modèles aux données	
	Différentes philosophies de simulation en génétique	
	Scénario de divergence des populations d'aulne glutineux en marge arrière de distribution	
	seeman de divergence des populations d'admine grandeur en marge différence de distribution	
	Histoire de l'introduction des bourdons en Nouvelle Zélande	
	Intégration des microsatellites et des séquences flanquante pour reconstituer l'histoire	. 55
	démographique des chênes blancs algériens.	37
	Réduction de l'homoplasie aux microsatellites pour la sélection de modèles	
	Complémentarité des polymorphismes pour l'estimation des paramètres démographiques	
	Évolution par dérive des populations marginales de Q. faginea	
	Des statistiques au grain du locus pour estimer les taux de mutation	
	Des taux de substitutions élevés autour des microsatellites	
	Effet de la recombinaison?	
3	Processus écologiques et fonctionnement des populations	
٥.	Effets délétères des petites tailles efficaces de populations insulaires	
	Dispersion, taille efficace et survie à l'échelle d'un paysage agricole	
	Comportements reproducteurs: déterminismes génétiques et fonctionnement des	/
	populations	49
	Prise en compte des reproductions cryptiques dans les indicateurs de suivi de la taille des	
	populations	
	Architecture génétique de la maturation précoce chez les saumons mâles	
1	Migration facultative et connectivité entre populations	
┿.		
	L'importance des factours démagraphiques	
	L'importance des facteurs démographiques	
	Part des facteurs démographiques et écologiques dans l'hybridation à court et long terme	
	Hybridation et introduction d'espèces exotiques	. 13

PERSPECTIVES DE RECHERCHES	75
5. Génétique des communautés : Analyse comparée des patrons de diversités pour	
comprendre l'histoire et le fonctionnement des écosystèmes	75
Approches multi-espèces : de la phylogéographie aux méta-(ré)analyses	76
Liens entre composantes de la biodiversité	79
Modèles d'étude encrés dans les problématiques territoriales au plus près des acteurs	79
Les communautés végétales du cordon dunaire littoral atlantique	79
État de conservation et connectivité des populations des macrophytes des bords de l	
étang arrière-littoraux aquitains.	82
Génétique des populations comparée	85
Évolution des communautés : histoire évolutive comparable entre espèces ?	85
Structuration génétique spatiale des communautés : connectivité et perturbation	
État de conservation des populations à l'échelle des communautés.	
Apport de l'analyse conjointe de la diversité génétique et spécifique pour la gestion de	
écosystèmes.	
Diversité génétique et spécifique : processus parallèles et interactions	94
Étude conjointe des diversités génétique et spécifique de communautés à enjeux	
Challenges méthodologiques pour une meilleure intégration multi-échelle	99
Analyse intégrée des composantes de la biodiversité pour une meilleure gestion	100
Bibliographie	
Curriculum vitae	116
Parcours	116
Projets de recherche	117
Activités collectives	118
Direction scientifique de la PGTB	118
Encadrements	119
Productions scientifiques	121
Communications orales à des conférences, colloques et séminaires	130
Communications grand public	
Evaluations et expertises	
Organisation d'événements scientifiques	

#### Résumé

La distribution de la diversité génétique dépend des processus démographiques anciens (histoire évolutive des populations) et récents (processus écologiques contemporains). L'étude de la diversité génétique peut renseigner les pratiques de gestion, comme l'évaluation de l'état des populations, ou l'établissement de stratégies cherchant à s'appuyer sur les processus évolutifs pour améliorer la résilience des populations. Ces objectifs nécessitent cependant de bien comprendre le fonctionnement des populations.

Dans ce rapport, la première partie détaille le développement de méthodes permettant l'acquisition de données de diversité génétique au sein des populations. Les trois parties suivantes illustrent différentes applications de l'étude de la diversité génétique pour : la reconstitution de l'histoire démographique des populations, l'étude des processus écologiques liés au fonctionnement des populations et la compréhension des causes et conséquences de l'hybridation. Chaque partie est illustrée d'exemples chez plusieurs modèles biologiques (arbres, poissons migrateurs, insectes sociaux, plantes et vertébrés variés...), comporte ces propres descriptions d'éléments de contexte théorique ou analytique et met en exergue les conséquences des résultats pour la gestion des populations.

Enfin, le rapport présente des perspectives de recherches faisant appel à des approches comparatives visant à étudier les processus écologiques régissant l'évolution de communautés de plantes. Par une approche de génétique des populations conjointe de plusieurs espèces dans un modèle de population continue (communauté végétale des dunes sableuses littorales) et dans un modèle de populations en îles (communauté de macrophytes des bordures des étangs et lacs arrière-littoraux aquitains), nous chercherons à comprendre si les espèces composant une communauté partagent la même histoire évolutive et dans quelle mesure les traits de dispersions des espèces et les facteurs environnementaux et démographiques influencent la connectivité entre populations à l'échelle de la communauté. D'autre part, nous allons explorer dans ces deux écosystèmes comment l'étude de la relation entre diversité génétique des espèces et diversité spécifique des communautés, deux composantes de la biodiversité soumises aux processus de migration, de dérive et de sélection s'appliquant à différents niveaux (population et communauté), peut nous renseigner de façon complémentaire sur les facteurs biotiques et abiotiques influençant l'évolution de la biodiversité. Une telle intégration multi-échelle est essentielle pour comprendre comment accompagner les processus écologiques et évolutifs sur lesquels serait basée une gestion plus holistique des écosystèmes.

#### **Summary**

The distribution of genetic diversity depends on ancient (populations evolutionary history) and recent (contemporary ecological processes) demographic processes. The study of genetic diversity can inform management practices, such as assessing the status of populations, or establishing strategies seeking to build on evolutionary processes to improve the resilience of populations. However, these objectives require a good understanding of how populations function.

In this report, the first part details the development of methods for acquiring genetic diversity data within populations. The following three parts illustrate different applications of the study of genetic diversity for: the reconstitution of the demographic history of populations, the study of ecological processes related to the functioning of populations and the understanding of the causes and consequences of hybridisation. Each part is illustrated with examples from several biological models (trees, migratory fish, social insects and various plants and vertebrates),

includes its own description of theoretical or analytical background and highlights the consequences of the results for population management.

Finally, the report presents research perspectives using comparative approaches to study the ecological processes governing the evolution of plant communities. Using a joint population genetics approach for several species in a continuous population model (coastal sand dune plant community) and in an island population model (macrophyte community of the Aqutaine coastal ponds and lakes), we will try to understand whether species composing a community share the same evolutionary history and to what extent species dispersal traits and environmental and demographic factors influence connectivity between populations at the community level. In addition, we will explore in these two ecosystems how the study of the relationship between intraspecific genetic diversity and community specific diversity, two components of biodiversity subject to migration, drift and selection processes applying at different levels (population and community), can provide complementary information on the biotic and abiotic factors influencing the evolution of biodiversity. Such multi-scale integration is essential to understand how to maintain ecological and evolutionary processes on which a more holistic management of ecosystems would be based.

#### Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier les membres du jury, Annie Guiller, Lounès Chikhi, Sophie Beltran-Bech, Sylvie Muratorio, Eric Petit, Simon Blanchet et Patricia Faivre-Rampant, qui ont accepté de donner de leur temps pour évaluer cette habilitation à diriger des recherches.

Une carrière académique est le fruit d'étonnements, de cogitations, de bifurcations et avant tout d'interactions humaines.

Ma passion pour la biologie, l'écologie puis la génétique des populations a été émoustillée par plusieurs enseignants du collège à l'université, en particulier M. Masson, Jean Laporte-Cru et finalement Rémy Petit dont les cours de master 2 sur la phylogéographie m'ont définitivement motivé à poursuivre vers la recherche académique.

J'ai eu la chance d'être encadré par Sophie Gerber durant mon stage de master 2 puis ma thèse, dont la bienveillance et le soutien ont été essentiels pour l'aboutissent de ces premières recherches. Merci Sophie. Merci également à Antoine Kremer pour la confiance qu'il m'a accordé et les nombreux conseils prodigués pendant la thèse.

Cécile, au-delà du partage d'une vie familiale fabuleuse, je te témoigne un profond remerciement pour ton *mentoring* qui a grandement contribué à ma maturité scientifique et professionnelle. Merci pour les opportunités de postdoc à l'Université de Stirling, ce fut une grande joie de travailler à tes côtés que ce soit à Stirling ou St-Pée. Merci pour les discussions scientifiques et philosophiques, la relecture de ce document et plus généralement les conseils et encouragements au quotidien, dont certains ont été centraux dans l'émergence d'articles ou de projets. Je mesure au quotidien la valeur de tes conseils et de nos échanges.

Je tiens à remercier les collègues qui ont participé aux différentes recherches auxquelles j'ai été amené à contribuer. Merci à Dave Goulson pour m'avoir impliqué dans ces nombreux projets de recherches qui m'ont permis de prendre conscience de la pertinence de la génétique des populations pour la conservation et de l'incroyable diversité des systèmes biologiques. Merci également à Mario Vallejo-Marin. J'exprime une profonde gratitude à Agnès Bardonnet, Joëlle Chat, Cédric Tentelier et Françoise Daverat pour avoir partagé un temps des intérêts scientifiques et projets de recherche communs. Merci à Aurélie Manicki, Stéphane Glise, Jacques Rives, Frédéric Lange, François Guéraud, Pascale Coste-Heinrich et Jean-Christophe Aymes ainsi que toutes les petites mains pour votre aide sur les différentes expérimentations et manips. Merci pour votre accueil bienveillant et votre passion pour le monde aquatique que vous m'avez transmis. Plus récemment, j'ai été chanceux de rencontrer Marie-Lise Benot, Maya Gonzalez ainsi qu'Aurélien Jamoneau et Vincent Bertrin avec qui les idées ont rapidement commencé à fuser. Un grand merci à vous pour toute cette émulation scientifique et les projets bien motivants que nous avons commencé ensemble. Merci aux contributeurs, en particulier, Catherine Bodénès, Jennifer Dudit, Céline Gire et Gwilherm Jan. Impatient de poursuivre l'aventure!

Un grand merci à Charlotte Urien et Laura Taillebois pour leurs implications en tant que postdoctorante et vos contributions aux projets. Vos contributions ont ouvert de nouvelles perspectives sur les projets et la façon de les mener à bien.

Merci aux étudiants qui ont contribué aux recherches, en particulier Lison Zunino, Aurélien Tauzin, Sarah Gentet, Aimée Bienvenue, Marie Lapègue et Séverine Masson. Votre regard

neuf sur les problématiques scientifiques et vos questionnements ont nourris nos discussions qui ont fait progresser les projets et les idées.

J'apprécie d'autant plus depuis les confinements et le télétravail à quel point les relations humaines au quotidien sont essentielles au fonctionnement de la recherche et plus largement au bien-être humain. Je suis donc reconnaissant aux personnels des différentes équipes qui m'ont accueilli au fils des années. De l'équipe de Génétique de Biogeco, la *School of Biological and Environemental Sciences*, l'unité Ecobiop, aux équipes PGTB, Get puis Ecogere de Biogeco, je remercie tous les personnels qui participent à l'ambiance chaleureuse, bienveillante et professionnelle qui permet d'exercer ces missions efficacement et surmonter collectivement les difficultés.

La possibilité de mobilité géographique au sein d'un institut de recherche comme l'INRAE est une chance mais aussi un challenge. Je remercie chaleureusement Rémy Petit, Cécile Robin et Didier Alard pour les échanges scientifiques stimulants autour du projet scientifique, ainsi que Christophe Plomion et Jean-Michel Gigleux pour l'accompagnement par le département Ecodiv.

Je remercie les membres de la PGTB pour leur dynamisme, fiabilité sans faille et bonne humeur. Ce fut un plaisir d'interagir en tant qu'utilisateur au fils des années, et un vrai bonheur de travailler avec vous au quotidien depuis maintenant plus de 4 ans. Merci à Erwan Guichoux pour le travail précis et efficace malgré les multiples sollicitations propres au rôle de responsable technique. Merci à Laurence Delhaes pour son soutien et sa disponibilité malgré les plannings chargés. J'apprécie grandement de pouvoir compter sur vous deux pour diriger la PGTB. Merci à Adline Delcamp, Emilie Chancerel, Christophe Boury, Benjamin Penaud, Zoé Delporte ainsi qu'à Marie Massot, Benjamin Tissandier et Laure Dubois pour leur dévotion au quotidien dans un environnement de travail demandeur et motivant à la fois.

Enfin, je tiens à remercier mes parents qui m'ont donné l'opportunité de développer ma curiosité et adressés des encouragements constants qui ont été essentiels à pouvoir considérer puis à réaliser une carrière académique.

#### TRAJECTOIRE ACADEMIQUE

Issu d'une formation universitaire générale en biologie et sciences de la terre, suivie d'une spécialisation en biologie moléculaire appliquée aux plantes, la découverte de la génétique des populations à la fin de mon cursus universitaire a déclenché chez moi une envie irrépressible de contribuer aux développements des connaissances par la recherche dans ce domaine, à la fois exigeant au niveau théorique, et diversifié dans ces possibilités d'application à des modèles d'études variés. Les champs disciplinaires empruntés, à la croisée de l'écologie et de la biologie évolutive, permettent d'aborder différents processus biologiques. Une thématique commune parmi les différentes questions scientifiques que j'ai étudiées au cours de ma carrière scientifique (que ce soit chez les arbres et les insectes pendant mes recherches doctorales et postdoctorales, chez les poissons entre 2011 et 2018 au sein de l'UMR ECOBIOP, puis les arbres et les communautés végétales depuis mon retour à l'UMR BIOGECO à partir de 2018) concerne le développement d'outils et de connaissances pour améliorer les pratiques de gestion des populations et de conservation des espèces. L'urgence des enjeux autour de la préservation de la biodiversité dans un contexte de changements globaux, ainsi que mon intérêt croissant de pratiquer une recherche en prise avec les enjeux socio-économiques, me conduit à ancrer de plus en plus mes projets dans le domaine de la biologie de la conservation.

Le développement des technologies de séquençage haut débit depuis le milieu des années 2000 a rendu l'informatique omniprésente au quotidien dans le travail de recherche en génétique. Cette évolution m'a conduit à intégrer mon intérêt pour l'informatique dans ma pratique de recherche, en m'initiant à la biologie computationnelle et à la bio-informatique. J'ai en particulier pu développer ces compétences au cours du projet Marie Curie *Career Integration Grant* visant à étudier l'architecture génétique de la maturation mâle précoce chez le saumon Atlantique (projet GenEarly 2012-2016). En tant que bourse Marie Curie, une partie significative du projet était consacrée au développement de nouvelles compétences ce qui m'a permis d'explorer différents aspects des analyses de génomique chez les poissons migrateurs au sein de l'unité ECOBIOP (profil de recrutement « transmission des comportements »). Mes recherches s'intéressaient à des problématiques écologiques autour d'espèces à forts enjeux de conservation et en tirant parti des infrastructures expérimentales ainsi que des collections d'échantillons uniques présentes à ECOBIOP afin de produire des

recherches originales et en lien étroit avec les problématiques de suivi et de gestion des populations de poissons migrateurs.

Dans le cadre du projet de recherche que je mets en œuvre depuis ma mobilité à l'UMR BIOGECO en février 2018, j'associe mes compétences en biologie moléculaire, bioinformatique et génétique des populations pour développer des méthodes innovantes (1) de caractérisation moléculaire de la biodiversité chez des espèces non modèles, en tirant parti des évolutions dans le domaine des technologies de séquençage haut débit, et (2) d'analyse des données produites visant à relier patron de diversité moléculaire observé et processus par des approches de simulation. Au-delà des aspects méthodologiques, je développe des recherches visant à (3) comprendre les liens entre répartition de la biodiversité et fonctionnement de communautés végétales concernées par des enjeux de gestion et de conservation (projet DuneBioDiv sur les communautés végétales de la dune Atlantique et projet ISO-SGDC sur les communautés végétales de bordure des grands lacs aquitains). Les développements méthodologiques que j'ai réalisés récemment me permettent de mener des études de génétique des populations chez de multiples espèces ouvrant la voie à l'étude comparative de processus affectant des espèces en interaction et partageant les mêmes contraintes environnementales. Cette perspective multi-espèce, qui s'inscrit dans le domaine plus large de la génétique des communautés, vise à mieux comprendre les facteurs biotiques et abiotiques régissant l'évolution de communauté d'espèces. L'objectif de mes recherches est de fournir des connaissances pour faire évoluer les politiques de gestion encore trop basées sur une espèce cible et des états des lieux figés, vers la prise en compte des processus écologiques et évolutifs dans les pratiques visant à préserver la biodiversité.

Enfin depuis janvier 2019, ma fonction de Directeur scientifique de la Plateforme Génome Transcriptome de Bordeaux (PGTB) met à profit mes connaissances générales des applications du séquençage haut débit et du génotypage et mes différentes compétences acquises au fil du temps (laboratoire, bioinformatique, gestion de projets) ou que je développe (animation d'un collectif, gestion des ressources humaines) en encadrant une équipe composée de 6 ingénieurs. Mon objectif est de définir une stratégie scientifique pertinente par rapport à l'évolution rapide des technologies afin de répondre aux besoins actuels et futurs de la communauté académique en proposant des méthodes analytiques de pointe pour l'étude de la biodiversité.

#### SYNTHESE DES TRAVAUX DE RECHERCHE

L'effondrement de la biodiversité est un des challenges les plus complexes que notre espèce a eu à affronter (Díaz et al., 2019). L'espèce humaine dépend de la biodiversité pour sa survie (Ceballos & Ehrlich, 2018) mais son impact sur l'environnement conduit à l'effondrement des populations et des espèces à un rythme sans précédent menant 25 % des espèces décrites au risque d'extinction (Díaz et al., 2019) et mettant la biosphère au bord d'une sixième extinction de masse (Cowie, Bouchet & Fontaine, 2022). La destruction des habitats, l'exploitation des ressources naturelles et la pollution sont les facteurs principaux du déclin des populations et de l'extinction des espèces (Jaureguiberry et al., 2022). Des suivis à grande échelle de certains groupes documentent la diminution de la taille des populations d'insectes ou d'oiseaux sur une courte échéance de quelques dizaines ou centaines d'années (Dirzo et al., 2014; Leather, 2018; Wagner, 2020). Les écosystèmes, même largement façonnés par l'activité humaine depuis des milliers d'années, ont subi de profonds bouleversements au cours du siècle dernier, en lien direct avec le développement économique (Moranta et al., 2022). La réduction des aires de distribution et des habitats conduit à une perte de diversité génétique (Exposito-Alonso et al., 2022) et de capacité d'adaptation (Kardos et al., 2021). Les écosystèmes dégradés, appauvris et morcelés ne sont plus en mesure de faire face aux changements climatiques rapides d'origine anthropique. Ils sont donc encore davantage déstabilisés et à la merci des espèces exotiques envahissantes dont la fréquence augmente du fait de la globalisation des échanges. Les services écosystémiques sur lesquels reposent de nombreuses activités humaines ne sont plus assurés à courte échéance, exposant davantage notre espèce et l'ensemble de la biosphère aux conséquences extrêmes des changements climatiques (Munang et al., 2013).

La protection de la biodiversité est un problème complexe qui se prête mal à une approche réductionniste. La perte de biodiversité des espèces cultivées peut être endiguée sous l'angle de la conservation, mais la préservation des espèces sauvages nécessite de préserver les conditions permettant aux processus évolutifs de s'exprimer face à un avenir incertain (Frankel, 1974). Dans ce cadre, l'étude de la diversité génétique au sein des espèces apporte une contribution importante comme le montre la naissance de la génétique de la conservation dans les années 1980 (Allendorf et al., 2022). En effet, la distribution de la diversité génétique dépend des processus démographiques anciens (histoire évolutive des populations) et récents (processus écologiques contemporains). Son étude peut renseigner de nombreux aspects des

pratiques de gestion, comme évaluer ou suivre l'état des populations (Hoban et al., 2022), déterminer des stratégies cherchant à maximiser la préservation de la diversité génétique (Whitlock et al., 2016; Hoban, Kallow & Trivedi, 2018) ou à s'appuyer sur les processus évolutifs pour améliorer la résilience des populations (Hausdorf, 2021). Ce dernier objectif nécessite de bien comprendre le fonctionnement des populations, ce qui passe par des études multidisciplinaires associant écologie et biologie évolutive.

Dans ce contexte, l'essentiel de mes travaux de recherche porte sur l'étude de la répartition de la diversité génétique au sein des espèces pour comprendre les processus écologiques et évolutifs liés au fonctionnement des populations. J'étudie la diversité génétique de portions ciblées de génomes (marqueurs génétiques) dont la variation moléculaire est considérée comme neutre. Ainsi, cette variabilité change sous l'action principale de deux forces évolutives : (1) les mutations, dont le devenir dépend de (2) la dérive, un processus aléatoire résultant de l'échantillonnage de gamètes à chaque génération dans une population de taille finie, dont la force dépend de la taille de la population. Ainsi, la distribution de cette variabilité neutre au sein des populations dépend des processus démographiques passés, qu'ils soient anciens ou récents.

Mon activité scientifique, en tant que généticien des populations empiriste (Figure 1), se partage donc entre développements techniques (biologie moléculaire) et méthodologiques (analyses statistiques) et leurs utilisations dans le cadre théorique de la génétique des populations pour répondre à des problématiques variées dans les domaines de l'écologie et de la biologie évolutive.

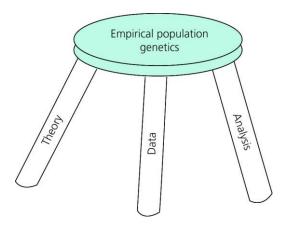


Figure 1 : La génétique des populations empirique s'appuie sur le triptyque théorie, donné et analyse. Source : Allendorf *et al.* (2022).

Dans ce rapport, la première partie détaille le développement de méthodes permettant l'acquisition de données de diversité génétique au sein des populations. Les trois parties suivantes illustrent différentes applications de l'étude de la diversité génétique pour : la reconstitution de l'histoire démographique des populations, l'étude des processus écologiques liés au fonctionnement des populations et la compréhension des causes et conséquences de l'hybridation. Chaque partie est illustrée d'exemples chez plusieurs modèles biologiques (arbres, poissons migrateurs, insectes sociaux, plantes et vertébrés variés...), comporte ces propres descriptions d'éléments de contexte théorique ou analytique et met en exergue les conséquences des résultats pour la gestion des populations (surligné en vert dans le texte).

Enfin, le rapport présente des perspectives de recherches faisant appel à des approches comparatives visant à étudier les processus écologiques régissant l'évolution de communautés de plantes. Par une approche de génétique des populations conjointe de plusieurs espèces dans un modèle de population continue (communauté végétale des dunes sableuses littorales) et dans un modèle de populations en îles (communauté de macrophytes des bordures des étangs et lacs arrière-littoraux aquitains), nous chercherons à comprendre si les espèces composant une communauté partagent la même histoire évolutive et dans quelle mesure les traits de dispersions des espèces et les facteurs environnementaux et démographiques influencent la connectivité entre populations à l'échelle de la communauté. D'autre part, nous allons explorer dans ces deux écosystèmes comment l'étude de la relation entre diversité génétique des espèces et diversité spécifique des communautés, deux composantes de la biodiversité soumises aux processus de migration, de dérive et de sélection s'appliquant à différents niveaux (population et communauté), peut nous renseigner de façon complémentaire sur les facteurs biotiques et abiotiques influençant l'évolution de la biodiversité.

Une telle intégration multi-échelle est essentielle pour comprendre comment accompagner les processus écologiques et évolutifs sur lesquels serait basée une gestion plus holistique des écosystèmes.

## 1. Etude de la diversité génétique intraspécifique

L'étude de la diversité génétique au sein des populations d'espèces non modèles nécessite au préalable de développer des approches expérimentales spécifiques pour acquérir

les données permettant d'observer la variabilité génétique. Les approches existantes sont variées et évoluent rapidement au gré des changements technologiques (Figure 2).

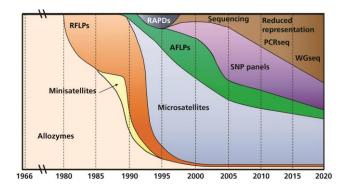


Figure 2: Evolution de l'utilisation des techniques moléculaires pour l'analyse de la diversité génétique. RFLPs: Random Fragment Length Polymophisms, RAPDs: Random Amplified Polymorphic DNA, AFLPs: Amplified Fragment Length Polymorphisms, SNP: Single Polymorphism Nucleotide, PCRseq: Polymerase Chain Reaction product sequencing, WGseq: Whole Genome sequencing. Source: Allendorf *et al.* (2022).

#### La diversité à l'échelle des génomes

La méthode la plus directe consiste à identifier les substitutions nucléotidiques (résultats de mutations ponctuelles ou *Single Nucleotide Polymorphism* SNP) par des approches de séquençage de génomes. Dans l'idéal, cela peut être réalisé directement par le reséquençage de génomes entiers pour les espèces disposant d'un génome de référence. Néanmoins, malgré les évolutions technologiques dans le domaine du séquençage de l'ADN, qui permet de générer un génome de référence à des coûts accessibles, reséquencer plusieurs centaines d'individus nécessaires aux études en populations naturelles reste encore inabordable voir inadapté par rapport aux objectifs scientifiques.

## Approches RADSeq flexibles mais incertaines

Il est également possible de cibler des portions de génomes, par exemple par des méthodes de type *Restriction site-Associated DNA sequencing* RADseq (Baird et al., 2008; Hohenlohe et al., 2010) qui ont un grand succès depuis la fin des années 2000 et dont de nombreuses variantes ont été proposées. Le principe consiste à digérer l'ADN par une ou plusieurs enzymes de restrictions puis de séquencer une à quelques centaines de nucléotides des fragments générés. L'analyse est ensuite menée en alignant l'ensemble des séquences afin d'identifier les locus orthologues (positions du génome séquencées chez l'ensemble des individus). Ces méthodes sont flexibles puisque le choix des enzymes de restriction permet de cibler un nombre variable de sites en fonction de la densité de marqueurs voulue ou bien des caractéristiques des génomes, ce qui en fait une force et explique en partie leur succès.

L'application de ces méthodes d'analyse génomique récentes pose cependant de nombreuses questions méthodologiques. Par exemple, lors des réflexions portant sur le choix de la stratégie expérimentale à appliquer pour le saumon Atlantique (Lepais et al., 2017), le manque de méthode permettant de prédire le nombre de locus ciblés par différentes approches RADseq m'a conduit à développer un nouvel outil de prédiction par simulation afin de planifier les expériences RADseq. Ainsi, j'ai développé le package R SimRAD en collaboration avec Jason Weir (Université de Toronto) qui avait déjà développé une fonction de restriction enzymatique virtuelle sous R pour ses propres besoins (Lepais & Weir, 2014). Ainsi, si le nombre de marqueurs ciblés peut être prédit à partir d'un génome de référence, le nombre de marqueurs polymorphes et produisant des génotypes répétables est plus difficile à anticiper, même si des méthodes prenant en compte la diversité des génomes ont été développées plus récemment (Herrera, Reyes-Herrera & Shank, 2015; Rivera-Colón, Rochette & Catchen, 2021). De ce fait, le contenu en information du jeu de données génotypiques qui sera développé est incertain, alors que ces analyses restent coûteuses et relativement complexes à mettre en œuvre au laboratoire et nécessitent d'engager de gros moyens bio-informatiques pour la conversion des séquences en génotypes. Les approches de types RADseq sont néanmoins des méthodes efficaces pour identifier des marqueurs SNP qui peuvent ensuite être génotypés de façon ciblée avec une grande efficacité et flexibilité (de quelques dizaines de SNP génotypés par PCR quantitative, séquençage d'amplicons ou spectrométrie de masse, aux centaines de milliers de SNP génotypés par les puces à ADN).

#### Les microsatellites : un type de marqueur populaire

Malgré le fort développement des approches de génomique et de l'utilisation des marqueurs SNP lié à la démocratisation du séquençage haut débit ces dernières années (Figure 2), les marqueurs microsatellites restent encore des marqueurs de choix pour les études en écologie et biologie évolutive chez de nombreuses espèces non modèles (Figure 3) du fait de leur accessibilité d'analyse, leur caractère multi-allélique et leur haut niveau de polymorphisme. Leur utilisation s'est largement popularisée depuis la fin des années 1990, l'utilisation des séquenceurs haut débit facilitant leur développement depuis le milieu des années 2000 (Guichoux et al., 2011; Lepais & Bacles, 2011a).

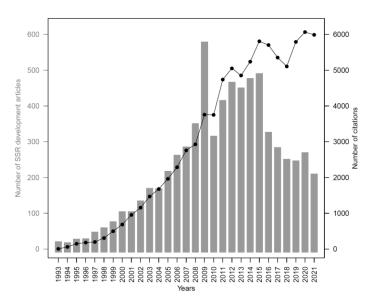


Figure 3 : Nombre d'articles présentant un développement de microsatellites (barres grises) et leur nombre de citations annuelles (courbe noire) par an de 1993 à 2021. Source : Lepais non publié, à partir des données de Thomson Reuter Web of Science.

### Caractéristiques appréciées des microsatellites

En effet, alors que les approches de génomique des populations deviennent de plus en plus accessibles, il ne faut pas perdre de vue que de nombreuses questions en écologie et biologie évolutive peuvent être étudiées avec des approches de génétique des populations et un nombre limité de marqueurs génétiques très polymorphes (Selkoe & Toonen, 2006; Qin & Gaggiotti, 2022). Les microsatellites sont des répétitions de motifs oligonucléotidiques (composés d'un à six nucléotides) qui présentent des taux de mutation élevés du fait d'une grande instabilité lors de la réplication (in vivo ou in vitro) liée à leur nature répétitive (Figure 4). Le taux de mutation des microsatellites est de l'ordre de 10<sup>-6</sup> à 10<sup>-2</sup> (généralement ente 10<sup>-4</sup> et 10<sup>-3</sup>) mutations par locus par génération et génome haploïde, soit plusieurs ordres de grandeur supérieurs au taux de substitution généralement estimé autour de 10<sup>-9</sup> à 10<sup>-8</sup> mutations par position par génération et génome haploïde. Les microsatellites présentent de ce fait un polymorphisme élevé au sein des populations, plusieurs allèles étant généralement identifiables par un nombre variable de motifs répétés. Alors que les SNP sont di-alléliques (très rarement tri-alléliques), les microsatellites sont multi-alléliques et offrent donc davantage d'information sur la variabilité génétique pour un nombre de marqueurs donné. Ainsi, la puissance relative d'un microsatellite par rapport à un SNP est de l'ordre de 2 à 20 en fonction des applications (Guichoux et al., 2011). Il faut cependant noter que plusieurs SNP très proches physiquement peuvent être analysés sous forme de microhaplotype constituant alors

un locus multi-allélique de puissance comparable à un marqueur microsatellite (Jones et al., 2009; Baetscher et al., 2017), mais cette approche est encore très peu appliquée.

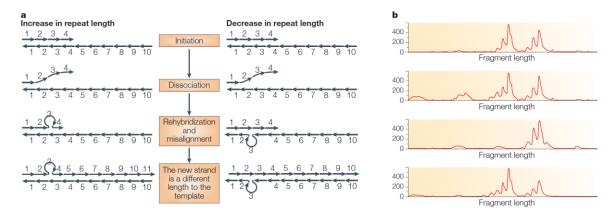


Figure 4 : Erreur de réplication au niveau d'un microsatellite générant un ajout ou une soustraction d'un motif répété (a). Selon les modèles de mutations considérés, une mutation peut consister en une modification d'un ou de plusieurs motifs, respectivement dans le modèle strict de *Stepwise Mutation Model* ou dans le modèle plus complet de *Generalized Stepwise Mutation*. Alors qu'il existe un équilibre entre ajout ou retrait de motifs *in vivo* (Verbiest et al., 2022), il existe un fort biais vers la diminution du nombre de répétitions *in vitro* (lors des réactions cycliques en chaîne de l'ADN polymérase, PCR), conduisant en un profil typique dit de *stutters* (bégaiement) lors des électrophorèses (b) consistant à l'observation de multiples fragments dérivés des allèles mais possédant un ou plusieurs motifs en moins. Source : Ellegren (2004).

#### Une source accessible de donnée de polymorphisme en populations naturelles

Quoi qu'il en soit, étant très polymorphes et fiables, les microsatellites constituent les marqueurs de choix pour analyser la diversité génétique d'espèces non-modèles pour lesquelles il n'existe aucune ressource génomique. Alors que le développement de SNP polymorphe nécessite de séquencer des échantillons provenant de plusieurs populations afin de révéler le polymorphisme au sein des génomes, le développement de marqueurs microsatellites polymorphes est bien plus facile puisqu'il nécessite de séquencer aléatoirement et à faible profondeur un seul génome permettant d'identifier des milliers de microsatellites (Lepais & Bacles, 2011a). Malgré les avancées technologiques récentes, les microsatellites restent donc pleinement pertinents car ils rendent le développement d'outils permettant d'étudier la diversité génétique d'espèce non-modèle rapide et peu coûteux.

#### Stratégies de développements de méthodes de génotypage

Au-delà du développement des marqueurs microsatellites qui fait normalement l'objet d'une simple note de développement de marqueurs, j'ai toujours eu à cœur d'aller au-delà en mettant à disposition de la communauté scientifique des protocoles de génotypage

opérationnels et simples (Figure 5) permettant d'analyser le polymorphisme des marqueurs développés de façon rapide et peu coûteuse (Lepais & Bacles, 2011a,b; Laurent et al., 2020; Lepais et al., 2020). Au-delà du développement de marqueurs, plusieurs de nos publications (Guichoux et al., 2011; Lepais & Bacles, 2011a; Lepais et al., 2020) s'attachent à détailler des stratégies de développements optimisées applicables à n'importe quelle espèce (Figure 6, Figure 7).

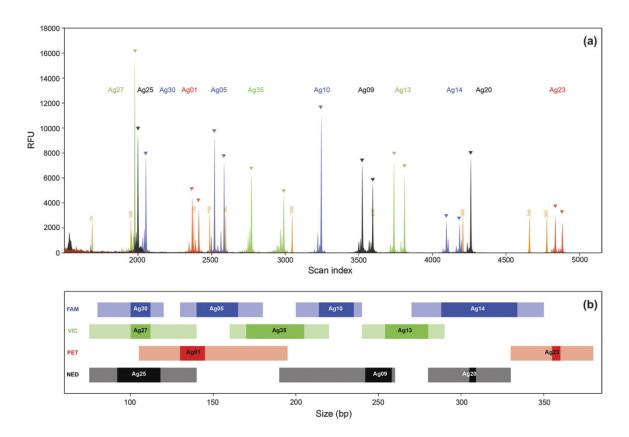


Figure 5 : Exemple d'un panel de génotypage de 12 microsatellites développés chez l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa*). (a) d'électrophorégramme de génotypage d'un individu, la taille des allèles (identifiés pas des triangles) étant terminé par comparaison des temps de migration d'un marqueur de taille (profils orange) contenant des fragments de taille connue ; (b) tailles des allèles aux différents marqueurs microsatellites possibles (couleurs claires) et observées parmi 36 individus (couleurs foncées) et fluorochromes utilisés pour marquer les amorces. Source : Lepais and Bacles (2011b).

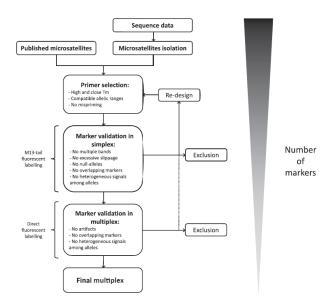


Figure 6 : Stratégie de développement de microsatellites visant à développer des marqueurs de qualité. Source : Guichoux *et al.* (2011).

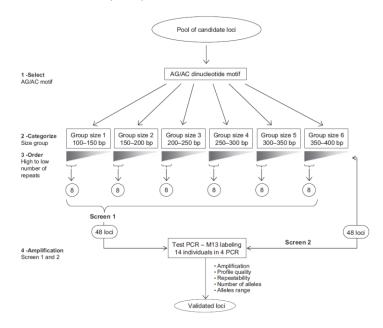


Figure 7 : Stratégie de développement de PCR multiplex visant à augmenter le nombre de marqueurs multiplexés pour réduire le coût et le temps d'analyse. Source : Lepais and Bacles (2011a).

## Optimisation pour la qualité

Au-delà d'optimiser les ressources pour développer des jeux de marqueurs fiables, au cours de ces études nous avons insisté sur l'amélioration de la qualité de données. Par exemple, l'amplification conjointe de multiples marqueurs permet de mieux détecter les allèles nulles (un marqueur non amplifié indiquant un homozygote allèle nul). Également, l'augmentation du nombre de marqueurs étudiés grâce aux protocoles optimisé rend les données génotypiques

plus résolutives. Enfin, la répétition à l'aveugle d'un certain nombre d'échantillons permet d'estimer la reproductibilité et le taux d'erreur de génotypage, pratique qui a l'air d'aller de soi, mais qui est loin d'être généralisé.

#### Mutations et homoplasie

Chaque pas mutationnel, d'après le Generalized Stepwise Model (GSM) modèle le plus approprié pour les microsatellites, consiste en un ajout ou un retrait d'un ou de plusieurs motifs répétés (Slatkin, 1995). Ainsi, une mutation peut mener à un état allélique déjà existant. Deux allèles non distinguables par leur séquence peuvent avoir une descendance différente, c'est ce que l'on nomme homoplasie (Grimaldi & Crouau-Roy, 1997; Estoup, Jarne & Cornuet, 2002). À cela, se rajoute une part d'homoplasie de nature technique liée à la limite de résolution de la méthode de génotypage employée. Par exemple, avec le génotypage par électrophorèse basé sur la taille des allèles, deux allèles ayant des tailles identiques mais des séquences différentes seront sujet à un manque de détection et donc de l'homoplasie technique (dit ici homoplasie de taille). L'homoplasie n'est généralement pas un problème pour de nombreuses applications en génétique des populations, mais il peut devenir problématique dans certains cas : taux de mutation et taille efficaces élevés, contrainte forte sur la taille des allèles (Estoup, Jarne & Cornuet, 2002). D'autre part, le taux d'homoplasie augmentant avec le temps de divergence entre populations, la différentiation sera sousestimée, ce qui pose des problèmes pour étudier les complexes d'espèces ou les espèces proches. Quoi qu'il en soit, améliorer les méthodes de caractérisation de ces marqueurs visant à diminuer l'effet de l'homoplasie est un enjeu majeur pour mieux caractériser les processus évolutifs.

#### Le génotypage de microsatellite à l'aire du séquençage haut débit

Excepté pour leur développement, le génotypage de microsatellites n'a pas tiré parti de l'évolution des séquenceurs d'ADN haut débit. En effet, le principe de génotypage de microsatellites s'appuie sur la détermination de la taille relative des fragments (allèles) contenant un nombre variable de motifs répétés par électrophorèse (Figure 5) et dépend encore exclusivement de séquenceurs capillaires dont le nombre diminue fortement au fil des années par manque de maintien de ces équipements vieillissants. Cette situation m'a motivé à développer une méthode de génotypage de microsatellite par séquençage (SSRseq; Darby *et al.* 2016; De Barba *et al.* 2016; Vartia *et al.* 2016) basée sur le séquençage d'amplicons (Meek & Larson, 2019), suffisamment générique pour pouvoir être appliquée à un maximum de

modèles biologiques, en tirant partie de nos expériences précédentes dans le domaine (Guichoux et al., 2011; Lepais & Bacles, 2011a,b; Vallejo-Marín et al., 2011). Cette méthode résulte de plusieurs années de développements techniques en collaboration avec la Plateforme Génome Transcriptome de Bordeaux (PGTB) et comprend l'ensemble de la chaîne de traitements et d'analyses de la paillasse à l'analyse (Lepais et al., 2020), incluant une chaîne d'analyse bioinformatique documentée (Lepais, 2019). Maintenant bien maîtrisée, cette méthode permet de développer des protocoles de génotypage par séquençage de 20 à 30 marqueurs microsatellites rapidement et sans ressource génomique préalable. Appliquée avec succès sur une trentaine d'espèces (Lepais, Chancerel & Guichoux, 2022), cette chaîne d'analyse est maintenant proposée comme prestation de recherche par la plateforme PGTB. La méthode développée est accessible à la communauté, soit par le biais de la reproductibilité liée aux publications d'articles et des scripts d'analyses documentés, ou bien par le biais de collaboration avec la PGTB qui met à disposition ses compétences pour fournir un développement clé en main.

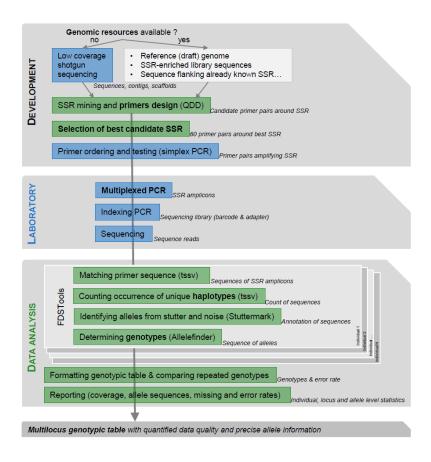


Figure 8 : Stratégie de développement de marqueurs microsatellites et de protocoles de génotypage par séquençage. Source : Lepais *et al.* (2020).

#### Nombreux polymorphismes observés grâce à la donnée de séquence

Le séquençage de microsatellites présente de nombreux avantage. En permettant d'accéder directement à la séquence des allèles, le nombre précis de motifs répétés est directement observé, réduisant les incertitudes liées aux méthodes classiques de génotypage basées sur la taille des allèles (Figure 9). Le polymorphisme présent dans la séquence flanquante (SNP et insertion-délétion) est également identifié (Figure 10) et combiné au motif répété pour former un microhaplotype (Laurent et al., 2020; Lepais et al., 2020) résultant en un plus grand nombre d'allèles observés et donc davantage de contenu en information.

Locus	Allele sequence	Allele size
AfAa023	<b>ACAGACAG</b> AG <b>A</b> GACAGACAGATT	120
AfAa023	<b>ACAGACAGACAGACAG</b> AGAGAGACAGATT	128
AfAa023	ACAGACAGACAGACAGACAGACAGAGACAGATT	132
AfAa023	ACAGACAGACAGACAGACAGACAGACAGATT	132
Locus	Allele sequence	Allele size
AfAa025	CACAATAATCATAATAATAATAAGAAGAAGAAAACCCAGTCT	136
AfAa025	CAC <b>AATAATCATAATAATAATAATAAGAAG</b> AAAACCCAGTCT	136
AfAa025	CAC <b>AATAATCATAATAATAATAATAAG</b> AAAACCCAGTCT	136
AfAa025	CAC <b>AATAATAATAATAATAATAAGAAG</b> AAAACCCAGTCT	136
AfAa025	CAC <b>AATAATAATAATAATAATAATAAG</b> AAAACCCAGTCT	136

Figure 9 : Exemple de séquences d'allèles à deux microsatellites chez *Alosa sp.* illustrant le gain apporté par l'information de séquence par rapport à la détermination traditionnelle des allèles par leur taille. Seule une portion des séquences est montrée ici, les zones flanquantes séquencées faisant généralement entre 40 et 90 pb de part et d'autre du microsatellite. Source : Lepais et Taillebois, non publié.

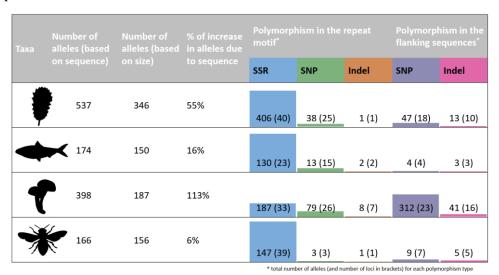


Figure 10: Polymorphismes révélés par le SSRseq lors des développements réalisés chez les chênes *Quercus canariensis* et *Q. faginea*, les aloses *Alosa alosa* et *A. fallax*, l'armillaire *Armillaria ostoae* et l'abeille (*Melipona variegatipes*). Source: Lepais, Chancerel, Boury, Salin, Manicki, Taillebois, Dutech, Aissi, Bacles, Daverat, Launey et Guichoux, poster non publié.

# Tirer parti de l'information à des marqueurs ayant des dynamiques de mutation différentes

Enfin, si les avantages de l'étude conjointe des microsatellites et de leurs séquences flanquantes (Figure 11) ont été mis en avant par un nombre restreint d'études au milieu des années 2000 (Hey et al., 2004; Ramakrishnan & Mountain, 2004; Payseur & Cutter, 2006; Barthe et al., 2012), ce type d'approche ne s'est pas étendu en dehors de quelques espèces modèles car les données nécessaires étaient jusqu'à présent difficiles à générer. Ceci n'est maintenant plus le cas, puisque la donnée de séquence autour de microsatellites chez de nombreux individus en population naturelle est maintenant facilement accessible, ce qui appel à de nouveaux développements analytiques et statistiques visant à tirer parti de l'information conjointe de plusieurs types de marqueurs liés physiquement (Figure 12, Figure 13).

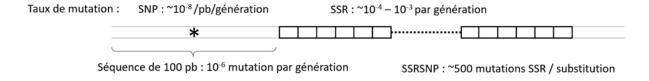


Figure 11 : Structure et taux de mutation d'un marqueur SSRSNP combinant un microsatellite et un ou des SNP dans la séquence flanquante. Source : Lepais non publié.

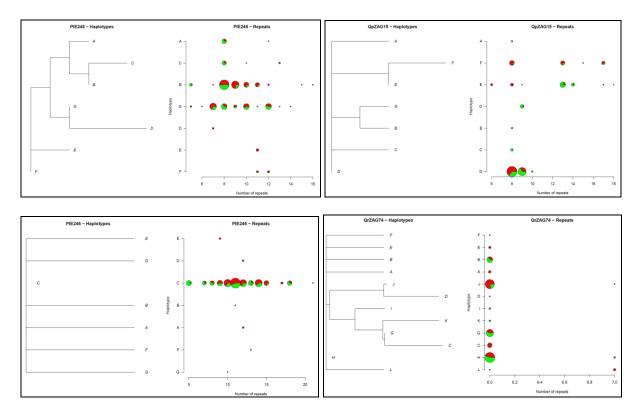


Figure 12 : Distance phylogénétique entre micro-haplotypes autour de quatre marqueurs microsatellites chez les chênes *Quercus canariensis* et *Q. faginea*. Chaque microhaplotype (allèle) est

représenté par un camembert dont la proportion de vert et de rouge représente les fréquences alléliques chez les deux espèces de chênes et le diamètre proportionnel à la fréquence au sein des populations. L'abscisse indique l'haplotype flanquant correspondant (codée en lettre), dont les distances génétiques en nombre de mutations sont représentées sous forme d'arbre (graphiques de gauche). Le polymorphisme de SNP dans la zone flanquante des microsatellites permet de révéler une part de l'homoplasie liée au taux de mutation élevé des microsatellites et dont le mécanisme peut conduire à ajouter ou enlever un ou plusieurs motifs répétés conduisant à des allèles ayant un même état (nombre de répétitions identique) mais une descendance différente (haplotype flanquant différent). Ainsi pour le marqueur PIE248, 4 micro-haplotypes possèdent 8 répétitions du motif microsatellites mais ceux-ci différent d'une à 5 substitutions dans leurs séquences flanquantes (haplotypes flanquants A, B, C et G). Les deux espèces étudiées partagent la plupart des allèles dont les fréquences ne font que varier légèrement entre espèces : l'homoplasie de taille ne suffit pas à expliquer le partage des allèles microsatellite entre espèces. La proportion relative du niveau de polymorphisme du microsatellite et de sa zone flanquante varie fortement entre marqueurs : par exemple, le marqueur PIE246 présente très peu de variations dans la zone flanquante, alors que le marqueur QrZAG74 montre essentiellement du polymorphisme dans la zone flanquante, à tel point que ce marqueur aurait été catégorisé comme monomorphe dans le cas d'un génotypage basé sur la taille des allèles. Source : Lepais, Aissi, Véla et Beghami, non publié.

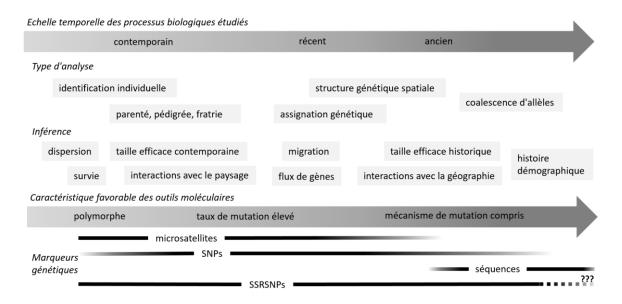


Figure 13 : Echelle temporelle des différences processus biologiques couverts par les études de génétique des populations empiriques, types d'analyses et d'inférences correspondantes en relation avec les caractéristiques des principaux marqueurs génétiques couramment utilisés. SNP : Single Nucleotide Polymorphisms ; SSRSNP : microsatellite et SNP physiquement liés sur une séquence. Source : Lepais non publiée.

#### Un regain d'intérêt autour des microsatellites

Bien que généralement considéré comme neutre, de nombreuses découvertes ces deux dernières décennies ont mis en évidence une diversité de rôles fonctionnels imputable à la variation à certains microsatellites (Kashi, King & Soller, 1997; Press et al., 2018). Il a été montré que ces variations peuvent avoir des conséquences évolutives (Xie et al., 2019),

ravivant l'intérêt pour ce type de polymorphisme singulier (Haasl & Payseur, 2013; Press, Carlson & Queitsch, 2014).

D'autre part, le séquençage de longs fragments à haute qualité se généralisant (PACBIO Hifi et Oxford Nanopore Technologies Q20+), il est probable que le séquençage de longs marqueurs (quelques kb) amplifiés par des PCR (*long-rang* PCR multiplexées) devient plus accessible pour des études en populations (Liou et al., 2020; Whitford et al., 2022). L'information de séquence phasée obtenue est riche d'information sur les mutations, la recombinaison et l'histoire démographique, d'autant plus lorsque différents polymorphismes sont pris en compte (voir paragraphe 2). Que ce soit pour l'inférence d'histoire démographique ou bien la compréhension de la diversité haplotypique de gènes liés à des traits d'intérêt, ces approches ciblées accessibles et déployables sur un grand échantillon pourraient se révéler puissantes.

La taille des variations qu'il est possible d'étudier évolue grandement avec l'accès à des séquences plus longues. Les découvertes récentes montrant l'importance des variations structurales dans la variation phénotypique en sont des exemples spectaculaires (Wellenreuther et al., 2019). Il en va de même pour les microsatellites dont il a été jusqu'à présent très difficile de caractériser les variants de grande taille possédant de très nombreuses répétitions du motif oligo-nucléotidique. Or la mise en évidence de nombreuses maladies neurodégénératives rares liées à des expansions aberrantes (ajout de plusieurs dizaines ou centaines de motifs) montre les effets délétères de telles variations et la nécessité d'arriver à les caractériser (Pearson, Edamura & Cleary, 2005; Mirkin, 2007). Ainsi, dans le cadre d'un projet Apithem NEURONGS33 (coordination Cyril Goizet, CHU Bordeaux) nous évaluons la capacité de ciblage par CRISPR-Cas9 d'une dizaine de gènes liés à des maladies neurodégénératives (chacun mesurant de 10 à 20 kb) afin de séquencer les longs fragments ainsi capturés sur séquenceur Oxford Nanopore Technologies MinION. Nous avons validé la capacité à séquencer ces gènes et à identifier les allèles possédant des expansions anormales. Le fait de séquencer l'ADN natif (non amplifié) permet également de lire les sites méthylés et donc identifier les états de méthylation des gènes qui peuvent également être un marqueur caractéristique de certaines maladies (Aref-Eshghi et al., 2020). Cependant la sensibilité des expériences et leurs coûts ne permettent pas encore d'appliquer une telle approche en populations (coût élevé à l'échantillon), même si des développements sont en cours pour optimiser ce type d'approches.

Quoi qu'il en soit, c'est bien la capacité récente à interroger de nombreux microsatellites à travers le génome en réanalysant des séquençages tout génome au-delà des SNP grâce à de nouvelles méthodes bio-informatique spécifiques (Mousavi et al., 2019) ou bien en développant des approches ciblées de type Molecular Inversion Probe ou MIP (Carlson et al., 2015; Press et al., 2018) qui a permis récemment de prendre conscience du potentiel fonctionnel de certains microsatellites (Fotsing et al., 2019; Verbiest et al., 2022). La technique de ciblage de microsatellites par MIP (MIPSTR) permet d'interroger un plus grand nombre de marqueurs que par les techniques PCR à des coûts accessibles. Nous testons donc l'application de cette approche pour des espèces non modèles afin de pouvoir générer des jeux de données génotypiques plus puissants. Un intérêt majeur du MIPSTR est l'inclusion d'indice moléculaire unique (UMI, Unique Molecular Index, on parle alors de single molecule MIP ou smMIP (Hiatt et al. 2013)) qui marque de façon spécifique le brin d'ADN original dont on pourra plus tard identifier les copies amplifiées lors des PCR. Cette méthode permet un séquençage à l'échelle de chaque brin d'ADN capturé et a initialement été développée pour générer des consensus très haute qualité nécessaire à identifier les variants rares, en particulier les mutations somatiques dans le cadre de cancers circulants (Hiatt et al., 2013; Carlson et al., 2015). Appliqué à des marqueurs mutant rapidement tels que les microsatellites, les MIPSTR sont un outil puissant pour identifier les mutations conduisant à l'instabilité génomique dans le cadre de certains cancers ou plus généralement pour étudier l'évolution des différentes lignées cellulaires intra-organisme (Tao et al., 2017). Les microsatellites étant particulièrement instables lors des applications PCR, être capable de filtrer ce bruit expérimental permet de révéler le polymorphisme intra-organisme. Au-delà des aspects fonctionnels de ces niveaux de variation moléculaire pour lesquels les conséquences écologiques ou évolutives pour les espèces non modèles sont loin d'être comprises, les UMI rendent possible l'analyse des mélanges. En effet, chaque molécule d'ADN ciblée est marquée spécifiquement, ce qui signifie qu'il est possible de génotyper chaque molécule présente dans le mélange, et donc d'accéder à une méthode de génotypage quantitative. Cette propriété ouvre de nouvelles perspectives d'étude, par exemple l'estimation des fréquences alléliques à partir d'un mélange d'ADN ou une meilleure caractérisation du dosage alléliques pour les espèces polyploïdes. Cela pourrait considérablement aider à l'estimation du niveau de ploïdie et au génotypage des espèces polyploïdes pour lesquelles l'amplification par PCR classique montre ces limites (projets DuneBioDiv et ISO-SGDC). La capacité du MIPSTR à identifier les variants rares ouvre également la voie à l'étude plus fin des mécanismes de mutations (par exemple par séquençage de mélanges de grains de pollen) ou à une meilleure compréhension des implications évolutives des mutations somatiques (Tao et al., 2017). Les développements méthodologiques récents ou en cours autour de l'étude des microsatellites devront permettre de mieux comprendre les implications évolutives de ces zones génomiques instables et leur implication dans la variabilité phénotypique (Press, Carlson & Queitsch, 2014; Gymrek et al., 2015; Fotsing et al., 2019; Press et al., 2019; Verbiest et al., 2022) et l'adaptation rapide aux changements environnementaux (King, Soller & Kashi, 1997; King & Kashi, 2007; Xie et al., 2019).

#### 2. Reconstruction de l'histoire démographique des populations

La transmission mendélienne des allèles au fil des générations et les événements démographiques subis par une espèce ont conduit à forger la structure génétique des populations que nous observons aujourd'hui. Ainsi, étudier la distribution de la diversité génétique dans les populations actuelles permet de mieux comprendre les événements démographiques passés (Taberlet et al., 1998; Petit et al., 2002).

## Étudier les événements passés pour anticiper le futur

Un sujet qui me tient à cœur est l'étude des populations en marge d'aire de distribution des espèces car ces populations présentent des particularités de structure génétique qui renseignent, par exemple, sur (1) les processus liés à la recolonisation postglaciaire en marges septentrionales (par exemple, chez les bourdons (Goulson et al., 2011)) ou (2) la longue évolution en place de façon isolée des populations relictuelles des marges méridionales (aulne glutineux (Lepais et al., 2013a), chênes (Lepais et al., 2022)). Les dynamiques démographiques de populations ayant eu des réponses différentes aux changements environnementaux (expansion et migration ou résilience et adaptation sur place) peuvent nous renseigner sur les dynamiques actuelles et futures dans le cadre des changements environnementaux globaux. Parmi les événements démographiques, l'introduction d'une espèce sur un nouveau territoire est également un modèle d'étude pour comprendre les processus d'expansion démographique en fonction des modalités d'introduction (par exemple, du nombre d'individus introduits et succès de l'introduction de plusieurs espèces de bourdons en Nouvelle Zélande (Lye, Lepais & Goulson, 2011), ou de l'effet des introductions multiples à partir de plusieurs origines en Grande Bretagne sur le caractère invasif de Mimulus guttatus (Vallejo-Marín et al., 2021)). Alors que le nombre d'introductions (intentionnelle ou non) ne cesse d'augmenter, la compréhension a posteriori des processus ayant eu lieu au cours des introductions d'espèces qui se sont révélées devenir envahissantes pourra nous apporter de nouvelles connaissances pour mieux anticiper ou pour minimiser le caractère envahissant des espèces introduites.

#### Structure des populations et recolonisation postglaciaire d'un système insulaire

Les systèmes insulaires sont de bon modèles d'étude de l'effet de l'isolement géographique sur l'évolution des populations. Cette configuration de populations est bien définie d'un point de vue théorique, du modèle en île avec un taux de migration constant et symétrique entre populations à l'équilibre mutation-dérive et présentant une taille efficace fixe (Wright 1931), au modèle stepping-stone (Kimura & Weiss 1964), aux modèles plus récents et flexibles prenant en compte des taux de migrations, récents ou à plus long terme, variables et asymétriques entre populations ayant subi des variations récentes de taille de population (Wilson & Rannala, 2003; Beerli, 2006). Les systèmes insulaires telles que les îles Hébrides le long de la côte ouest écossaise sont devenues un modèle pour comparer la structure des populations de plusieurs espèces de bourdons pour estimer leur capacité de dispersion ou comprendre leur écologie (Darvill et al., 2006, 2010). J'ai ainsi contribué à un certain nombre d'études en tant que postdoctorant recruté au sein de l'équipe de Dave Goulson à l'Université de Stirling.

Les populations de bourdons des îles Hébrides du bourdon des jardins Bombus hortorum (derniers représentants des bourdons à longue langue à large distribution européenne) montrent une structure génétique forte, organisée géographiquement (Figure 14A) selon un patron d'isolement par la distance significatif (Figure 14B). Cependant la proportion de variabilité génétique expliquée par la seule distance géographique entre sites est faible (8 %), suggérant que d'autres facteurs que la dispersion limitée par la distance entre site explique la structure génétique de ces populations. Un modèle d'isolement par résistance dans lequel la dispersion au-dessus de l'océan est plus coûteuse que la dispersion terrestre s'ajuste bien mieux aux données (37 % de la variation génétique expliquée) confirmant que la configuration géographique actuelle du système insulaire a un impact sur l'isolement des populations (Figure 14C). Cependant, la géographie locale était bien différente lorsque l'espèce a migré à l'issue du dernier maximum glaciaire il y a entre environ 8 000 ans. En effet, le niveau des océans était alors au moins 80 m plus bas qu'actuellement et ce qui est aujourd'hui un chapelet d'îles formait alors de plus grandes masses terrestres (Figure 14A) qui ont été recolonisé par B. hortorum, qui se sont ensuite progressivement fragmentées en îles avec la remontée du niveau marin. Les traces de ce processus de colonisation suivie d'une fragmentation progressive se retrouvent dans la structure génétique actuelle : l'isolement par la résistance explique encore mieux la structure génétique spatiale lorsque la bathymétrie est intégrée dans le calcul de la résistance à la dispersion au-dessus de l'océan (48 % de variation génétique expliquée, Figure 14D). Les zones les plus profondes constituaient déjà une barrière difficilement franchissable lors de la recolonisation, alors que les zones moins profondes sont restées connectées plus longtemps permettant une recolonisation et des échanges facilités sur le long terme.

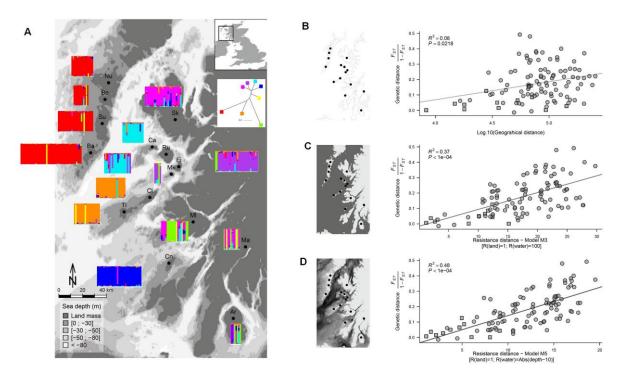


Figure 14 : Localisation des sites échantillonnés (A) montrant les barplots résultants d'une analyse de Structure identifiant 8 groupes génétiques représentés par des couleurs différentes ainsi que l'arbre de distance génétique entre groupes ; (B) isolement par la distance, (C) et isolement par la résistance à la migration au-dessus de l'océan, (D) pondérée par la bathymétrie suggérant que la paléogéographie lors et depuis la recolonisation de l'espèce à l'issue de la dernière glaciation a laissé des traces dans la structure génétique actuelle des populations. Source : adapté de Goulson *et al.* (2011).

Dans ce système, la bathymétrie est un bon proxy de l'histoire de divergence ce qui met en évidence l'importance de prendre en compte l'évolution de la géographie et des paysages pour interpréter correctement les patrons de structure génétique observés actuellement. La recolonisation du milieu n'est cependant pas le seul facteur expliquant cette structuration. Par exemple, des dispersions actuelles entre populations, par exemple lors de vols de groupes de bourdons qui sont parfois observés en mer loin des côtes (Fijen, 2021), pourraient également expliquer au moins en partie ce patron de structuration. Nous avons donc estimé les taux de migration à long terme grâce à une méthode basée sur le coalescent (Migrate-n (Beerli, 2006))

et les taux de migration récents grâce à une méthode basée sur le déséquilibre de liaison (BayesAss (Wilson & Rannala, 2003)).

Ces résultats montrent que seuls les populations les plus proches géographiquement échangent des migrants alors que les populations sur les îles plus éloignées ont divergé sans flux de gènes depuis que l'océan a atteint son niveau actuel il y a environ 5 000 ans. Il est possible que ces populations se soient adaptées aux conditions variées que l'on trouve sur ces différentes îles. Alors que ces îles hébergent des espèces et des habitats rares dont des plantes à fleurs à corolles profondes spécifiquement pollinisées par *B. hortorum*, la conservation de ces populations insulaires nécessite une attention particulière pour le maintien des fonctions écosystémiques (Goulson et al., 2011).

#### Inférences basées sur des simulations

On le voit à partir de l'exemple ci-dessus, les approches corrélatives et les interprétations de patrons de diversité génétique peuvent apporter des informations générales sur l'histoire évolutive des populations. Il n'en reste pas moins que différents scénarios démographiques pourraient produire des patrons de diversité similaires. Des analyses complémentaires permettent d'estimer des paramètres de modèles populationnels spécifiques pour lesquels des résolutions numériques pour des modèles spécifiques ont pu être développées (Migrate-n (Beerli, 2006), BayesAss (Wilson & Rannala, 2003), IMa (Hey, 2010)). Dans le cas de modèle plus complexe, pour lesquels une résolution numérique n'est pas possible, les approches d'inférence par simulations apportent une solution (Overcast et al., 2022). Avec le développement de nombreux outils de simulation flexibles (coalescent, modèles individucentrés, ...), un traitement statistique s'avère nécessaire pour évaluer l'adéquation des données observées à celle qui peuvent être générées par des modèles évolutifs plus flexibles. Le développement de l'approximate Bayesian computation (ABC) permet de tester des hypothèses et d'inférer des paramètres par comparaison entre données observées et données simulées dans un cadre statistique robuste (Beaumont, Zhang & Balding, 2002).

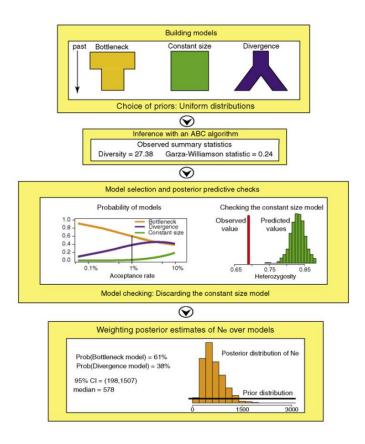


Figure 15 : Les principales étapes de l'ABC : (1) la construction de modèles et la simulation de données, (2) la comparaison des données simulées et observées pour (3) choisir le modèle le plus vraisemblable, et (4) estimer les paramètres démographiques du modèle le plus vraisemblable. Source : Csilléry *et al.* (2010).

Dans le cadre de l'étude de l'histoire démographique des populations, ces méthodes représentent une grande avancée car elles permettent d'estimer l'incertitude, et donc d'appréhender la vraisemblance d'une hypothèse face à la stochasticité des systèmes, et par exemple prédire si un certain type de patron de diversité peut résulter de différentes trajectoires évolutives. En permettant de générer des données génétiques à partir de simulations démographiques issues de différents scénarios alternatifs à tester, la comparaison des données simulées et observées permet ainsi de déterminer si les données observées correspondent ou non aux modalités d'un des modèles alternatifs, de déterminer le modèle le plus vraisemblable et d'estimer les paramètres démographiques du modèle correspondant (Figure 15). L'approche statistique permet de quantifier l'incertitude à plusieurs niveaux : information contenue dans les données génotypiques, similarité des scénarios comparés, définition a priori de l'espace des valeurs possibles pour les paramètres, .... D'autre part, la construction des modèles et la définition des paramètres et de leur distribution a priori permettent d'intégrer des informations connues telles que des événements historiques (Lye, Lepais & Goulson, 2011). Ces informations supplémentaires sont souvent décisives car elles

rendent les modèles plus réalistes et les inférences moins incertaines en réduisant l'espace, immense, des possibles (Figure 16).

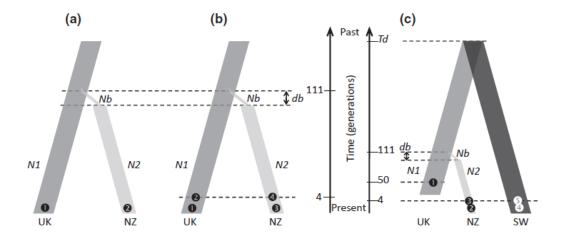


Figure 16: Exemple de modélisation démographique avec DIYABC montrant la flexibilité des modèles et l'intégration de connaissances via la définition du modèle et des distributions *a priori* des paramètres. Les scénarios représentent l'introduction de (a) *Bombus terrestris*, (b) *B. hortorum* et (c) *B. subterraneus* depuis la Grande-Bretagne vers la Nouvelle-Zélande. Les échantillons de Grande-Bretagne (UK, de taille efficace N1), Nouvelle-Zélande (NZ, de taille efficace N2) et Suède (SW de taille efficace N3) analysés pour la diversité génétique sont représentés par des disques noirs numérotés. La modélisation prévoit une introduction il y a 111 générations, avec entre 1 et 100 reines introduites (Nb) par espèces (puisqu'un maximum de 236 reines d'au moins 6 espèces avaient été introduites selon les rapports historiques). L'introduction représente un goulot d'étranglement dont la durée (db) peut varier entre 1 et 5 générations. La présence d'échantillons issus de muséum pour *B. subterraneus* éteinte de Grande-Bretagne ou le ré-échantillonnage temporel de certaines populations peut être explicitement pris en compte (b et c). À l'inverse, peu de connaissance existe sur le processus de divergence entre les populations britanniques et suédoises de *B. subterraneus*, le temps de divergence est donc paramétré avec une distribution a priori large pour refléter le manque de connaissance. Source : Lye et al. (2011).

#### Une approximation pour ajuster les modèles aux données

Dans le cadre Bayésien, la distribution *a posteriori* d'un paramètre d'intérêt dépend de la distribution *a priori* de ce paramètre et de l'information apportées par les données (Figure 17). L'objectif de l'ABC dans sa forme la plus simple est d'estimer la distribution postérieure en conservant le top ~1 % des simulations qui donnent un jeu de données proche des données observées. Une relation entre la valeur du paramètre et les statistiques résumés est établie (Figure 17), de telle sorte que les statistiques résumées observées peuvent être réinjectées dans le modèle pour estimer la distribution postérieure du paramètre (Figure 17). À partir de cette méthode d'ABC par rejet (on ne conserve que les 1 % des simulations les plus proches), différents raffinements statistiques ont été proposés pour tirer davantage d'information des simulations, tels que la méthode de régression linéaire (Beaumont, Zhang & Balding, 2002) ou de régression logistique multinomial (Cornuet et al., 2008) qui pondèrent le poids de

chaque simulation dans l'inférence en fonction de sa proximité avec les données observées. D'autre part, la façon de résumer les données brutes simulées et observées est clé pour optimiser l'information mobilisable pour l'inférence. C'est ici que réside l'approximation de l'ABC: les inférences ne se basent pas sur les fréquences alléliques comme dans les approches Bayesiennes classiques, mais sur des statistiques calculées pour résumer (« approximer ») ces fréquences alléliques. Il est également important d'inclure des statistiques connues pour être sensibles aux évènements démographiques étudiés, bien que rien dans l'analyse ne permette de comprendre le poids de tel ou tel statistique résumé dans l'inférence des paramètres. Les approches basées sur les régressions étant sensibles aux corrélations entre statistiques résumés, des projections sur des axes d'analyse multivariés ont été proposées.

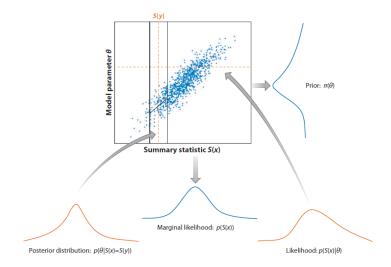


Figure 17 : Illustration du principe de l'ABC par rejet et régression linéaire. La distribution a priori du paramètre du modèle reflète les valeurs prises par ce paramètre lors de l'ensemble des simulations. La distribution de la vraisemblance marginale est la distribution des valeurs d'une statistique résumée lors des simulations. L'objectif de l'ABC est d'estimer la distribution a posteriori des valeurs des paramètres du modèle autour des valeurs de statistiques résumés similaires aux données observées (S(x)). La distribution est approximée en conservant les valeurs de paramètre pour les simulations les plus proches des données observée (entre les lignes verticales) ou ajusté par régression linéaire locale (ligne oblique). Source : Beaumont (2010).

L'avènement des méthodes de choix des modèles et d'estimation de leurs paramètres par forêt d'arbres décisionnels (random forest, respectivement Raynal et al. 2016 et Pudlo et al. 2016) a été déterminant pour améliorer l'applicabilité de l'ABC. D'une part, plutôt que de s'intéresser aux simulations les plus poches des observations, toutes les simulations sont conservées dans l'analyse car de l'information est également extraite des simulations divergeant fortement des données observées. D'autre part, le random forest est insensible à la corrélation entre statistiques résumées ainsi qu'à une surabondance de statistiques résumées

redondantes ou non informatives. Cette propriété permet d'intégrer de nombreux statistiques résumés maximisant a priori les chances de capturer de l'information mobilisable. Enfin, il est également possible d'estimer la contribution de chaque statistique résumée dans l'inférence de chaque paramètre. Cette particularité est un outil puissant pour comprendre quelles sont les facettes de la diversité qui informe sur un processus particulier (Lepais et al., 2022), nous y reviendrons.

Globalement, l'ABC est une approche générique puisqu'elle est applicable dès d'un processus peut être simulé et que les résultats de ces simulations peuvent être synthétisées sous forme de variables (statistiques résumées) comparables aux variables observées dans les populations naturelles. Bien que développé principalement dans le domaine de la génétique des populations, l'ABC est un outil tout aussi pertinent pour de nombreux problèmes en écologie et biologie évolutive (Beaumont, 2010; Tentelier et al., 2021).

#### Différentes philosophies de simulation en génétique

Les simulateurs se sont multipliés ces dernières décennies. On distingue deux grands types de méthodes. Les méthodes basées sur la théorie du coalescent (Kingman, 1982) permettent de simuler des généalogies d'allèles transmises du présent vers le passé en prenant en compte l'information moléculaire contenue dans la séquence d'ADN, là où la plupart des méthodes d'analyse classique en génétique des populations ne prennent en compte que l'état allélique (deux allèles sont identiques ou différents quel que soit le degré de différence). La généalogie des allèles échantillonnés dans une population est retracée en remontant dans le temps jusqu'à leur plus récent ancêtre commun (Figure 18A). Le temps de coalescence au plus récent ancêtre commun (Time to Most Recent Commun Ancestor) dépend de la taille efficace de la population et la forme de la généalogie renseigne sur l'histoire démographique de la population (Figure 18B). Ainsi, la méthode du coalescent permet d'estimer les paramètres des processus évolutifs tels que le taux de flux de gènes, la taille efficace ou le taux de croissance de la population. Les méthodes de simulation basées sur le coalescent permettent une modélisation flexible par rapport aux événements démographiques et mutationnels, mais au prix de nombreuses simplifications quant à la biologie des espèces (par exemple, générations discrètes, non chevauchantes et non structurées en âges).

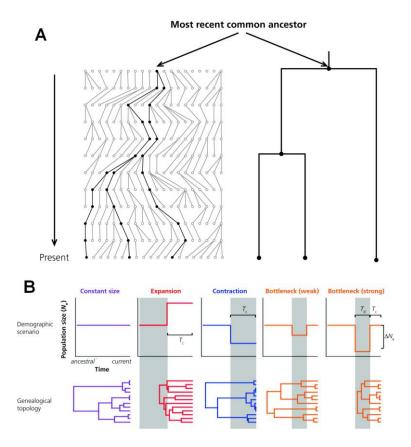


Figure 18: Illustration de l'approche du coalescent. A: une des multiples généalogies possibles retraçant l'ascendance de trois allèles échantillonnés dans une population jusqu'à leur plus récent ancêtre commun datant de 11 générations. À droite, la sous-généalogie correspondant aux allèles échantillonnés peut être représentée sous forme d'arbre de coalescence illustrant la relation entre les allèles. La taille des branches est proportionnelle au temps de coalescence au plus récent ancêtre commun. B: effet de différents événements démographiques sur la forme de la généalogie, les zones grisées soulignant l'augmentation du taux de coalescence lorsque la taille efficace est faible. Source : modifié de Allendorf *et al.* (2022).

Les méthodes individus-centrées visent à simuler des processus populationnels du présent vers le futur, intégrant des systèmes de reproduction réalistes et une prise en compte de la composante spatiale plus poussée (distance de dispersion, utilisation d'habitat...). Si ces méthodes permettent des simulations écologiquement plus réalistes, elles restent trop lourdes informatiquement parlant pour étudier des événements historiques ou des populations de grande taille car, contrairement aux simulations par coalescent qui ne retrace seulement que la généalogie des échantillons, elles nécessitent de simuler tous les individus de la population. Cependant, des améliorations méthodologiques récentes visant à optimiser la compacité de l'information simulée permettent d'envisager une plus grande applicabilité des méthodes individus-centrées à l'avenir (Kelleher et al., 2018; Haller & Messer, 2019). S'agissant d'un domaine méthodologique évoluant rapidement, il est important de se référer à des articles de synthèse qui font régulièrement le point sur les différentes approches de simulation

disponibles dans le domaine de la génétique et leurs intérêts et limites respectifs (Excoffier & Heckel, 2006; Bertorelle, Benazzo & Mona, 2010; Hoban, 2014; Yannic et al., 2020; Overcast et al., 2022).

## Scénario de divergence des populations d'aulne glutineux en marge arrière de distribution

Les populations en marge arrière présentent un intérêt écologique et évolutif important pour la conservation dans un contexte de changements globaux. L'étude des populations en marge arrière a gagné en intérêt ces dernières décennies (Hampe & Petit, 2005). Ces populations montrent souvent une longue histoire d'évolution en place qui se traduit par une diversité génétique locale qui peut être faible dans le cas de petites populations, mais une grande diversité régionale. Dans le cas de l'aulne glutineux Alnus glutinosa, l'analyse de la diversité génétique à 12 microsatellites chez 19 populations nord-africaines, à laquelle j'ai contribué en tant que Postdoctoral Research Fellow au sein de l'équipe de Cécile Bacles à l'Université de Stirling, a mis en évidence une histoire évolutive inattendue chez cette espèce clé de voûte des ripisylves. En effet, les 4 populations du Maroc comprenaient des individus tétraploïdes, contrastant avec la diploïdie qui caractérisait l'espèce jusqu'à présent. La structure génétique des populations est également étonnante puisque les populations africaines montrent une différentiation génétique très marquée. En fait, la population écossaise est à mi-distance génétique entre les populations marocaines d'un côté et algériennes et tunisiennes de l'autre. L'approche ABC implémentée dans DIYABC a été mise en œuvre pour estimer le modèle de divergence le plus vraisemblable et ces paramètres (Figure 19). Cette analyse suggère que les populations marocaines sont des reliques qui ont persisté en place et subit plusieurs cycles d'événements climatiques passés, alors que les populations algériennes et tunisiennes ont une origine plus récente.

Cette étude met ainsi en avant la multiplicité des histoires évolutives qui peuvent être rencontrées en populations marginales et la grande valeur évolutive et conservatoire de ces populations.

#### Model choice:

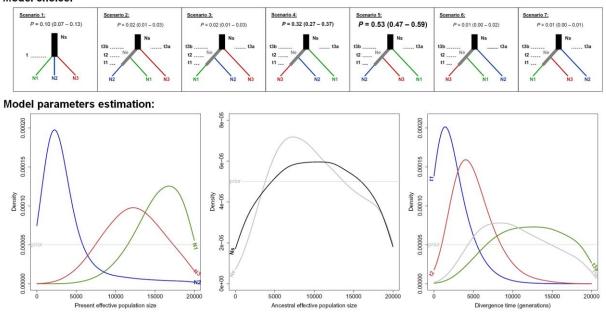


Figure 19 : Histoire démographique des populations d'aulnes glutineux nord-africaine en marge arrière inférée par ABC : choix du scénario de divergence le plus vraisemblable entre populations algériennes (N1), tunisiennes (N2) et écossaise (N3) et estimation de la distribution a posteriori des paramètres démographiques le plus vraisemblable (scénario 5). Source : modifié de Lepais *et al.* (2013a).

#### Histoire de l'introduction des bourdons en Nouvelle Zélande

Certaines espèces dont la taille des populations diminue dans leur aire d'origine peuvent, par le biais d'introductions d'origine anthropique, s'étendre au-delà de leur aire de distribution naturelle. Ainsi, l'intérêt de ces populations exotiques dans le cadre de restauration ou réintroduction d'espèces se pose : le niveau de diversité exotique est-il suffisant pour espérer l'utiliser comme source pour des actions de restauration (soutien de population ou réintroduction)? La divergence n'a-t-elle pas été trop grande avec la diversité génétique naturelle existante dans l'aire de répartition originelle? C'est exactement les questions qui se sont posées dans le cas du bourdon *Bombus subteraneus* observé pour la dernière fois en Grande-Bretagne en 1988 et déclaré éteint en Grande-Bretagne en 2000. En Europe, l'espèce persiste en Scandinavie ainsi que dans le massif alpin. Elle a été introduite en Nouvelle-Zélande entre la fin du 18° et début du 20° siècle (Figure 16) conjointement avec d'autres espèces de bourdons dont seules 3 ont réussi à s'installer. La modélisation du scénario d'introduction pour l'espèce a permis d'estimer qu'un très petit nombre de reines fondatrices (2 (IC95 % : 1-5) individus efficaces introduits) sont à l'origine de l'établissement de l'espèce en Nouvelle Zélande, ce qui explique la très faible diversité observée pour l'espèce dans l'aire

introduite. Nous avons confirmé la robustesse des résultats aux choix des paramètres de distributions *a priori* des taux de mutations (Figure 20). Bien que les tailles efficaces soient largement affectées par le paramétrage des taux de mutations, l'estimation des paramètres liés à l'introduction est insensible aux taux de mutations (Figure 20). *B. subterraneus* est l'espèce introduite qui a subi le plus fort effet de fondation (Lye, Lepais & Goulson, 2011).

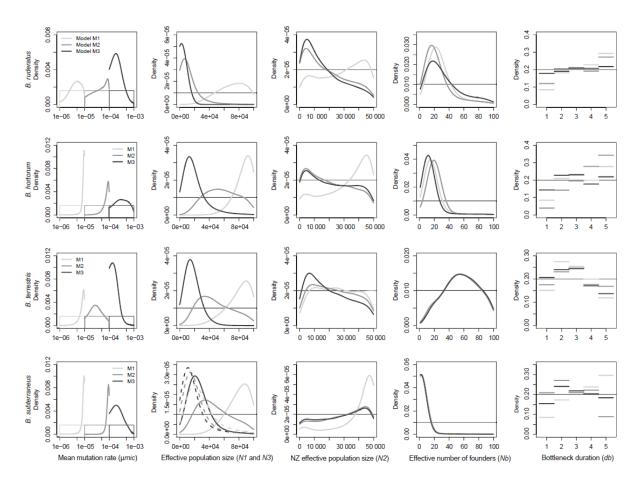


Figure 20 : Distributions postérieures des paramètres des modèles d'introduction de quatre espèces de bourdon en Nouvelle Zélande et effet de la définition des taux de mutation aux microsatellites (M1 : faible, M2 : moyen, et M3 : élevé). Les lignes horizontales représentent les distributions *a priori* des paramètres, les lignes épaisses représentent les distributions postérieures. Source : Lye *et al.* (2011).

Un premier essaie de réintroduction depuis la Nouvelle Zélande a été entrepris sans succès en 2009. Vu les difficultés techniques de l'opération et le fait que la population néozélandaise a une diversité génétique très réduite il a été décidé que les populations suédoises présentant des niveaux de diversité génétique élevés et des conditions climatiques similaires aux conditions britanniques, pourraient représenter une meilleure source d'approvisionnement pour une réintroduction en Grande-Bretagne. Cependant, après plus de 10 ans d'efforts pour restaurer d'habitats favorables dans la réserve nationale du Dungeness dans le Kent et d'introduction

depuis la Suède, le projet n'a pas réussi à réintroduire *B. subterraneus*, mais il a permis le retour de plusieurs espèces de bourdon rares (Bumblebee Conservation Trust, 2019).

# Intégration des microsatellites et des séquences flanquante pour reconstituer l'histoire démographique des chênes blancs algériens.

Alors les paramètres démographiques sont généralement les paramètres d'intérêt d'un modèle, les paramètres mutationnels sont essentiels pour produire des simulations réalistes et extraire de l'information mobilisable des données observées. Nous avons testé si l'intégration de plusieurs types de polymorphismes ayant des taux et des mécanismes de mutation différents (microhaplotype comprenant **SNP** microsatellites) amène des informations complémentaires pour comprendre les dynamiques de mutation et aider aux inférences démographiques (voir section I). Outre les simulations rendues possibles grâce à la flexibilité d'un simulateur de coalescent tel que fastsimcoal2 (Excoffier et al., 2021), il est également nécessaire de réfléchir aux statistiques résumées pertinentes qui intègrent l'information conjointe de plusieurs types de marqueurs. Ainsi, dans le cas de l'étude de l'histoire démographique des chênes *Quercus canariensis* et *O. faginea* en Algérie réalisée dans le cadre de la visite du doctorant Abdeldjalil Aissi de l'Université de Batna, nous avons séquencé 36 marqueurs microsatellites chez 318 individus échantillonnés dans 11 forêts (Lepais et al., 2022) pour étudier en détail la variabilité des différents polymorphismes présents dans et autour des microsatellites. Outre 294 statistiques de diversité classiquement estimées par Arlequin (Excoffier & Lischer, 2010) sur le jeu de données tenant compte des micro-haplotypes (98 statistiques), du nombre de répétitions aux microsatellites (135 statistiques) et des substitutions dans les séquences flanquantes (61 statistiques), nous avons également dérivé 136 statistiques de diversité à l'échelles de chaque locus et 88 statistiques synthétisant la corrélation entre la variation à différents types de polymorphismes liés. Ces derniers sont d'un intérêt tout particulier puisque la corrélation entre diversité génétique à des marqueurs liés, synthétisée par exemple par le nombre moyen d'allèles microsatellites par haplotype flanquant ou la corrélation entre diversités estimées au microsatellite et dans la séquence flanquante, est un signal sensible pour estimer certains événements démographiques dans des contextes de changements démographiques (Payseur & Cutter, 2006). Comme nous l'avons vu précédemment, l'utilisation de forêt d'arbres décisionnels (random forest) pour la résolution de l'ABC permet maintenant d'explorer le poids des différentes statistiques résumées dans les inférences, et donc dans notre cas, des types de polymorphismes. Nous avons identifié que chaque type de mutation est capable de renseigner de façon complémentaire sur les événements démographiques plus ou moins anciens, et en particulier, améliorant la résolution des évènements anciens normalement limitée à cause de l'homoplasie des microsatellites (Figure 13).

#### Réduction de l'homoplasie aux microsatellites pour la sélection de modèles

Tout d'abord, la prise en compte des seuls microsatellites tend à sélectionner un modèle démographique incluant des flux de gènes interspécifiques récents, alors que le jeu de donnée prenant en compte l'ensemble des polymorphismes penche pour un modèle avec flux de gènes anciens et divergence sans flux de gènes interspécifiques récent. Ainsi, les séquences flanquantes, du fait de leur taux de mutation plus lente, réduisent l'effet de l'homoplasie en améliorant la détection des allèles microsatellites identiques par état mais pas par descendance. L'information sur la descendance est stockée à plus long terme dans la séquence flanquante. L'effet de l'homoplasie conduisant à sous-estimer la divergence ou surestimer les flux de gènes est ainsi diminué. Ce gain qualitatif est de première importance puisqu'il conduit à considérer un modèle démographique plus réaliste. En ce qui concerne le choix des modèles, 18.5 % des statistiques résumés (98/530) sont informatives et représentent 44 % du signal total (Variable Importance des statistiques contribuant / Variable Importance de l'ensemble des statistiques, Figure 21a).

## Complémentarité des polymorphismes pour l'estimation des paramètres démographiques

En ce qui concerne les paramètres démographiques, les microsatellites et les micro-haplotypes sont en général les polymorphismes les plus informatifs (Figure 21b-j, respectivement en rouge et vert), sauf pour les estimations de tailles efficaces anciennes pour lesquels les substitutions dans les séquences flanquantes sont plus informatives (Figure 21c, en mauve). Parmi les 518 statistiques résumés, seuls 36 se sont montrés non informatifs pour estimer les paramètres démographiques ou mutationnels, la plupart correspondant à des estimations de diversité nucléotidique des séquences flanquantes ou de corrélation entre diversités aux marqueurs liés.

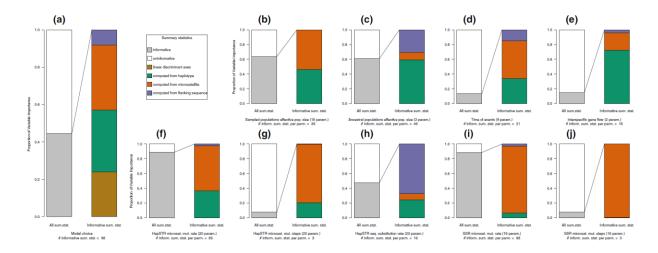


Figure 21 : Contribution des différents types de polymorphismes estimée par le paramètre Variable Importance de l'analyse par forêts d'arbres décisionnels (ordonnées) pour le choix des modèles (a), et l'estimation des paramètres démographiques : tailles efficaces récentes (b), et ancestrales (c), temps des évènements de divergence (d), taux de flux de gènes interspécifiques (e), et paramètres mutationnels (f-j). Source : Lepais *et al.* (2022b).

## Évolution par dérive des populations marginales de Q. faginea.

Alors que l'on aurait pu s'attendre à une délimitation des deux espèces étudiées en deux groupes génétiques clairs, il s'est avéré que les populations isolées de *Q. canariensis* et *Q. faginea* forment des groupes génétiques distincts et présentant des niveaux de divergence graduelle (plutôt qu'abrupte comme attendu dans le cas de la présence de deux espèces). Cette structure particulière n'est pas liée à des flux de gènes interspécifiques récents, mais plutôt à une divergence sans flux de gènes dont le niveau de dérive génétique plus élevée dans les petites populations a conduit à des groupes génétiques divergents.

Alors qu'il est difficile de réconcilier la structure génétique observée chez *Q. faginea* avec les sous-espèces morphologiques décrites chez cette espèce par manque d'échantillons de référence, il est clair que trois populations de *Q. faginea* particulièrement isolées ont également subi une diminution de la taille efficace récente (diminution par 10 au cours des 150 dernières générations) augmentant l'effet de la dérive. Bien que ces populations soient plus immédiatement sujettes à des risques démographiques ou environnementaux (incendies, utilisation de terres...) plutôt que génétiques, la perte de ces populations conduirait à une perte de diversité génétique originale pour l'espèce dont le caractère adaptatif et la valeur conservatoire restent à évaluer : ces populations ont-elles accumulé des mutations délétères ? Comment ont-elles répondu aux pressions de sélection locales et cela a-t-il conduit à des adaptations spécifiques aux conditions climatiques extrêmes ? Cette étude illustre encore une

fois la complexité des histoires démographiques qui caractérisent les populations en marge arrière et leur fragilité face aux changements globaux.

### Des statistiques au grain du locus pour estimer les taux de mutation

Quoi qu'il en soit, il ressort de cette analyse que la prise en compte de différents polymorphismes sous forme de microhaplotype est une façon simple mais puissante pour intégrer l'information portée par ce type de marqueurs. Des statistiques plus précises s'intéressant à chaque type de variabilité peuvent amener un léger gain, mais c'est surtout en dérivant des statistiques à l'échelle de chaque locus qu'il est possible de mobiliser de l'information à un grain suffisant pour estimer les taux de mutation de chaque polymorphisme (Figure 13; Payseur and Cutter 2006; Chapuis et al. 2020). Par exemple, les taux de mutation des microsatellites estimés sont d'environ  $6.3 \times 10^{-4}$  [ $6.3 \times 10^{-5}$  –  $5.0 \times 10^{-3}$ ] mutations par génération par génome haploïde pour les trois premiers marqueurs de la Figure 12 (PIE248, QpZAG15 et PIE246) et de  $2.0\times10^{-5}$  [ $1.0\times10^{-5}-1.0\times10^{-4.0}$ ] mutations par génération par génome haploïde pour le marqueur QrZAG74 (Lepais et al., 2022). L'estimation du taux de substitution dans les zones flanquantes (respectivement de taille 74, 65, 55 et 54 paires de bases) varie peu entre ces marqueurs :  $4.0 \times 10^{-7}$  [ $4.0 \times 10^{-8} - 1.0 \times 10^{-6}$ ] substitutions par site par génération et génome haploïde. Ainsi, si 10, 20 et 30 mutations au microsatellite sont attendues pour chaque substitution observée dans la zone flanquante des locus QpZAG15, PIE248 et PIE246 respectivement, ce ratio tombe à 0.7 pour le locus QrZAG74. Les taux de substitution estimés semblent élevés, en comparaison aux 10<sup>-8</sup> substitutions par site par génération et génome haploïde généralement reporté (Wolfe, Sharp & Li, 1989; Nachman & Crowell, 2000).

#### Des taux de substitutions élevés autour des microsatellites

Les causes de ce résultat ne sont pas claires et pourraient avoir des origines techniques, méthodologiques et biologiques. D'un point de vue technique, on pourrait penser que la séquence à proximité immédiate d'une zone répétée soit de moins bonne qualité, ou que son polymorphisme soit plus difficile à étudier en raison de biais bio-informatiques. Cela est peu probable car la méthode utilisée, le séquençage d'amplicons, permet de caractériser les haplotypes à très grande profondeur (la séquence exacte – sans erreur – des allèles est observée plusieurs dizaines de fois), les séquences erronées étant spécifiquement identifiées par leur faible nombre d'observations et exclues de l'analyse. D'autre part, l'analyse bioinformatique utilisée ne fait pas appel à l'alignement de séquences sur une référence, étape

qui est connue pour générer des variants artefactuels à proximité immédiates des zones répétées. Seules les séquences des amorces sont utilisées comme référence pour le tri des séquences : l'analyse bioinformatique utilisée fait donc très peu d'hypothèses quant à la séquence attendue des amplicons. D'un point de vue méthodologique, certaines parties du scénario démographique simulé, comme la distribution a priori de certains paramètres démographiques telle que les tailles efficaces ancestrales, pourraient ne pas être définies de façon optimale et se traduisant par une compensation ayant pour effet de surestimer le taux de substitution. Cependant, cela reste peu probable (bien que pas totalement impossible) car nous nous sommes assurés que la définition des distributions a priori nous permettait d'obtenir des valeurs de statistiques simulés comparables aux statistiques observées. Enfin, d'un point de vue biologique, il est possible que les taux de substitution soient plus élevés autour des microsatellites, ces zones étant particulièrement instables (Verbiest et al., 2022). Cependant, même s'il a pu être montré que les taux de substitution pouvaient être plus élevés très localement en proximité immédiate des microsatellites, il ne semble pas que le taux de substitution autour des microsatellites soit particulièrement plus élevé que les régions introniques (Brohede & Ellegren, 1999). La dynamique de mutations autour des microsatellites semble toutefois très variable en fonction du type de motif et des espèces étudiés de sorte qu'il est difficile de trouver une explication claire aux forts taux de substitution observés (Santibáñez-Koref, Gangeswaran & Hancock, 2001; Ellegren, 2004; Varela & Amos, 2010).

#### Effet de la recombinaison?

Le modèle mutationnel simulé ne prend pas en compte la recombinaison et fait l'hypothèse que les zones flanquantes de part et d'autre du microsatellite se transmettent sans recombinaison. Or les microsatellites ont parfois été associés à des zones de point chaud de recombinaison (Bhargava & Fuentes, 2010). Des recombinaisons au sein de ces locus pourraient causer une augmentation de l'estimation des taux de substitution, car un événement de recombinaison, par exemple entre les séquences flanquantes de part et d'autre d'un microsatellite, générerait un nouvel haplotype distant de plusieurs substitutions en un seul événement. Identifier ces événements de recombinaison intralocus, voire les prendre en compte explicitement dans les simulations, nécessite des séquences flanquantes plus longues, puisque la courte longueur des séquences flanquantes actuellement accessible limite la résolution d'observation des haplotypes de part et d'autre des microsatellites (Figure 12). L'amélioration de la qualité du séquençage de longs fragments (Whitford et al., 2022) devra

être mise à profit pour acquérir des séquences plus longues autour des microsatellites, ce qui permettra de fournir davantage d'information pour prendre en compte l'effet éventuel de la recombinaison. Une approche exploratoire par simulation devra étudier la faisabilité et les limites de cette approche avant, éventuellement, de l'appliquer en populations naturelles afin de vérifier un éventuel effet de la recombinaison intralocus et si ce processus amène des informations mobilisables. Le potentiel est là : par exemple, la prise en compte de la variation du déséquilibre de liaison entre marqueurs ayant des taux de recombinaison variés permet d'inférer l'histoire démographique contemporaine ou récente (< 200 générations) avec une bonne précision mais nécessite des centaines de milliers de marqueurs bi-allèliques (Santiago et al., 2020). Il serait intéressant de tester dans quelle mesure l'étude de la recombinaison entre marqueurs mutant rapidement permet d'améliorer les inférences sur les processus histoires récents.

### 3. Processus écologiques et fonctionnement des populations

Dans le contexte actuel d'érosion de la biodiversité, il devient de plus en plus pressant de comprendre les processus écologiques qui se déroulent au sein des populations afin d'améliorer les connaissances sur la biologie des espèces et le fonctionnement des écosystèmes et ainsi adapter les pratiques de gestion des populations exploitées et de conservation des espèces à enjeux. Transmis aléatoirement lors de la reproduction, les allèles de marqueurs moléculaires neutres sont de bons traceurs permettant de disséquer les processus contemporains impliqués dans les systèmes de reproduction, le comportement des individus, la configuration des habitats et les fluctuations démographiques. J'ai ainsi développé des recherches chez deux groupes d'espèces à enjeux de gestion et de conservation (insectes pollinisateurs : bourdons en tant que postdoctorant recruté dans l'équipe de Dave Goulson de l'Université de Sirling, et poissons migrateurs : saumon, truite et aloses en tant que chercheur à Ecobiop) visant à mieux comprendre le fonctionnement des populations et l'impact plus moins direct des activités anthropiques dans des contextes de populations exploitées ou gérées.

#### Effets délétères des petites tailles efficaces de populations insulaires

Les bourdons paléarctiques du genre Bombus sont des Hyménoptères sociaux à cycle haplodiploïde (Figure 22). Les colonies sont fondées par une reine fécondée par un seul mâle haploïde. Les descendants sont tous pleins-frères et partagent tous l'haplotype du père (coefficient de consanguinité de 0.75). La majorité des descendants sont des ouvrières, des femelles diploïdes qui ne se reproduisent généralement pas. Seuls quelques individus reproducteurs, reines diploïdes et mâles haploïdes issus d'œufs non fécondés, sont produits par chaque colonie.

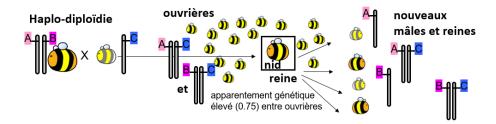


Figure 22 : Représentation schématique du système de reproduction haplo-diploïde des bourdons du genre Bombus. Source : Lepais, Darvill et Goulson, non publié.

Ainsi, le nombre de bourdons (généralement ouvrières) comptés sur un site donné ne reflète pas la taille efficace de la population, puisqu'à un nombre d'ouvrières donné peut aussi bien correspondre un nid que plusieurs nids (Figure 23). Ces espèces sont potentiellement sujettes aux effets délétères des petites tailles de populations. Pour ces espèces en déclin, comprendre les facteurs qui régissent la répartition de la diversité génétique au sein des populations est indispensable à leur conservation. À quelle distance se dispersent les individus reproducteurs? Dans quel sens se passent les migrations et quelle est la temporalité de leurs effets? Ces problèmes, qui sont clés pour comprendre les capacités des espèces à s'adapter à la fragmentation de l'habitat, peuvent être plus faciles à résoudre en s'intéressant à un système insulaire surtout lorsque l'on peut comparer plusieurs espèces présentant des traits de vies différents.

Comptage des ouvrières butinant

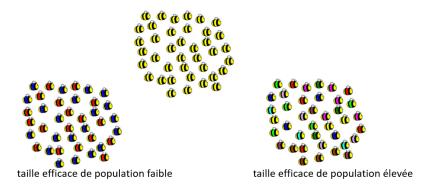


Figure 23 : Le nombre de bourdons observés (en général des ouvrières) ne permet pas d'évaluer la santé de la population puisqu'un même nombre d'ouvrières peut correspondre à une situation de taille

efficace faible (peu de colonies, en bas à gauche) ou élevée (en bas à droite). Un proxy plus pertinent de la taille efficace est donc le nombre de colonies mais celles-ci sont difficilement observables et quantifiables sur le terrain. Source : Lepais, Darvill et Goulson, non publié.

J'ai étudié un cas extrême des effets délétères liés à une faible diversité génétique dans le cas des populations insulaires écossaises des bourdons Bombus muscorum and Bombus jonellus. Chez ces espèces haplo-diploïdes, les individus diploïdes hétérozygotes au locus de détermination du sexe deviennent femelles (reines ou ouvrières), alors que les individus issus d'œufs non fécondés (haploïdes) ou les individus diploïdes mais homozygote au locus de détermination du sexe deviennent mâles (Figure 22). Dans les populations de petites tailles où le locus de détermination du sexe présente peu de diversité (faible nombre d'allèles), les chances de produire un individu mâle diploïde homozygote pour le locus de détermination du sexe augmentent (Figure 24). Ces mâles diploïdes sont majoritairement non viables, mais une faible proportion est tout de même capable de produire des gamètes (diploïdes) et une descendance triploïde non viable. Les colonies impactées produisent autant de mâles diploïdes que d'ouvrières ce qui a un impact négatif sur la viabilité de la colonie. Ainsi, à l'échelle de la population, une faible diversité au locus de détermination du sexe conduit à une réduction du nombre de femelles produites (ouvrières et reines) au bénéfice de mâles diploïdes, qui euxmêmes contribuent à une impasse reproductive, leur descendance triploïde n'étant pas viable (faible efficacité des ouvrières, reines stériles, Figure 24). D'autre part, la baisse de production de reines par rapport aux mâles haploïdes entraîne une modification du sex-ratio et réduit la taille efficace (Zayed, 2004).

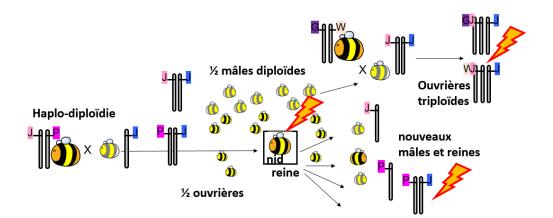


Figure 24 : Effets délétères de la faible diversité au locus de détermination du sexe : diminution par deux de la production d'ouvrières et de reines, impasse reproductive des mâles diploïdes viables et fertiles. Source : Lepais, Darvill et Goulson, non publié.

Grâce à du génotypage de microsatellites, nous avons identifié les individus triploïdes et estimé que le pourcentage d'individus triploïdes présent au sein des populations des îles Hébrides des deux espèces. Nous avons observé jusqu'à 8 % d'individus triploïdes, correspondant à une estimation allant jusqu'à 20 % des ouvrières en population. Chez les deux espèces, la fréquence des triploïdes était corrélée à la taille des populations (Darvill et al., 2012), en particulier pour les îles présentant moins de 15 km² d'habitat favorable (Figure 25) qui sont plus susceptibles d'être sujette à cet effet direct de la consanguinité.

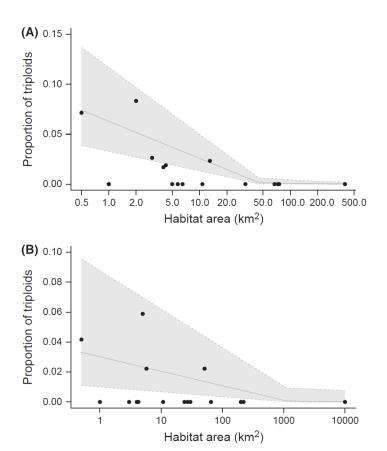


Figure 25 : Proportion d'ouvrières triploïdes observées au sein des populations insulaires en fonction de la surface d'habitat disponible chez (A) *Bombus muscuorum* et (B) *B. jonellus*. Source : Darvill *et al.* (2012a).

B. jonellus présente moins de triploïdes que B. muscorum, probablement en raison de la meilleure capacité de dispersion de B. jonellus favorisant le maintien de la diversité génétique par immigration (Darvill et al., 2010). En effet, la plus forte structuration génétique (Figure 26) et isolement par la distance observée chez B. muscorum (Darvill et al., 2010), espèce présentant une plus grande abondance d'ouvrières que B. jonellus, suggère une plus grande capacité de dispersion pour B. jonellus ce qui pourrait expliquer le meilleur état de santé de cette espèce sur le continent et plus généralement de la plus grande capacité de colonisation

observée pour les espèces du sous-genre *Pyrobombus* dont elle fait partie. *B. muscorum* a un habitat plus spécialisé en bord de côte et il est donc possible d'une dispersion à trop longue distance soit désavantageuse du fait du risque plus élevé de se disperser dans un milieu non favorable. Les bourdons sont fréquemment observés plusieurs kilomètres au large de l'océan, mais le sous-genre *Thoracobombus* dont elle fait partie n'est jamais observé en mer, ce qui pourrait confirmer ces plus faibles capacités de dispersion. Ces caractéristiques expliquent probablement la plus grande vulnérabilité du sous-genre *Thoracobombus* dont 4 des 5 espèces présentes en Grande-Bretagne sont menacées, contre aucun des 4 espèces du sous-genre *Pyrobombus*.

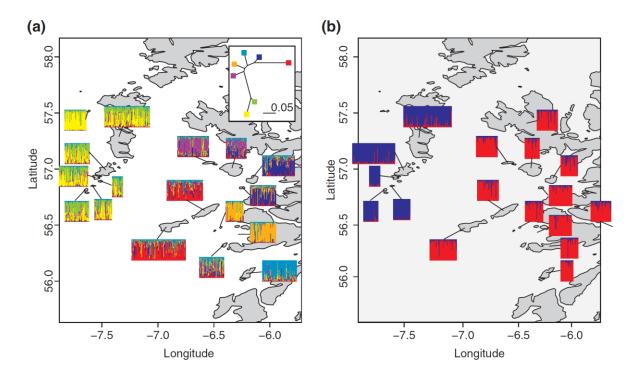


Figure 26 : Comparaison de répartition géographique de (a) sept groupes génétiques identifiés chez *B. muscorum* et (b) deux groupes génétiques identifiés chez *B. jonellus* par Structure au sein des îles Hébrides. Source : Darvill *et al.* (2010).

Pour ces populations de petite taille, les nids produisant des ouvrières triploïdes vont se développer très lentement voire périr, simplement à cause du faible nombre d'allèles présents au locus de détermination du sexe au sein de la population.

Sans influx de nouveau allèles au locus de détermination du sexe, ce qui est le cas pour ces populations insulaires isolées du continent et isolées entre elles (Darvill et al., 2010; Goulson et al., 2011), des processus d'extinction rapides (vortex d'extinction) pourraient avoir lieu (Zayed & Packer, 2005) si des mesures visant à augmenter les surfaces d'habitats favorables

et leur qualité, ou bien à introduire des individus possédant de nouveaux allèles de détermination du sexe, ne sont pas mises en œuvre.

### Dispersion, taille efficace et survie à l'échelle d'un paysage agricole

Au-delà du contexte insulaire, ces résultats sont à prendre en compte pour l'aménagement du paysage afin de garantir des surfaces suffisantes d'habitats favorables pour ces espèces qui vivent dans les paysages agricoles. Dans le contexte de population continue dont l'habitat est structuré par l'utilisation des terres par les humains, nous avons cherché à déterminer s'il existait un lien entre variables d'utilisation des terres et le nombre de colonies et leur survie. Nous avons également voulu tester l'hypothèse que la présence de culture florifère, en comparaison à des cultures céréalières, pourrait amener un avantage nutritionnel favorisant la croissance des colonies et leur survie. Les deux espèces étudiées (*B. pascuorum* et *B. lapidarius*) ont été échantillonnées au printemps et à l'automne aux 14 mêmes sites (50 individus par espèce, par saison et par site), génotypés à 8 marqueurs microsatellites et le nombre de colonie a été estimé pour chaque site/saison/espèce échantillonné (Figure 27). Les recaptures d'ouvrières appartenant à une même colonie entre saisons ont été utilisées pour estimer un taux de survie des colonies.

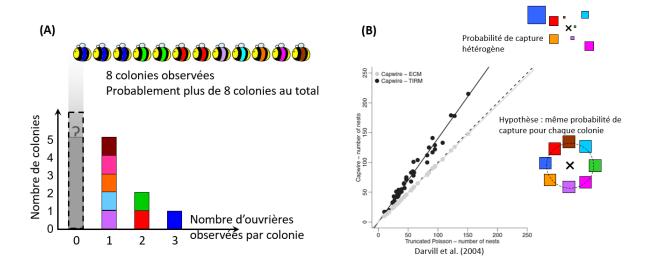


Figure 27: Capture recapture basée sur l'ADN à l'échelle de la colonie. (A) À l'issue d'une reconstitution de fratrie réalisée à partir de données génotypiques, la distribution du nombre d'ouvrières observées par colonie permet d'estimer le nombre de colonies présentes sur un site donné mais non échantillonné (classe 0 en gris). (B) Une méthode simple consiste à interpoler une distribution de Poisson tronquée (Darvill, Knight & Goulson, 2004), ce qui nécessite de faire l'hypothèse d'équiprobabilité d'échantillonnage des colonies (estimation en abscisse). En fait, ce

problème s'apparente à un problème de capture-marque-recapture, ce qui permet d'accéder à des méthodes prenant en compte une probabilité de capture hétérogène entre colonies telle qu'implémentées dans le package CAPWIRE (Miller, Joyce & Waits, 2005; Pennell et al., 2013). Alors que le modèle ECM (Even Capture Probability) donne comme attendu les mêmes résultats que la méthode de Poisson tronquée (points gris) apportant une sorte de validation, le modèle TIRM (Two Innate Rate Model) est systématiquement celui qui s'ajuste le mieux aux données (résultats non montrés) et produit des estimations 40 % plus élevées que la méthode classiquement utilisée. Source : modifié de Goulson *et al.* (2010).

Nous avons constaté des taux de survie différents entre espèce, 45 % pour *B. lapidarius* et 91 % pour *B. pascuorum*, probablement lié à une différence de phénologie, *B. lapidarius* étant une espèce plus précoce, ou à l'augmentation de la distance de dispersion pour *B. pascuorum* qui pourrait conduire à surestimer la survie pour cette espèce. La nature des cultures n'a aucun effet visible sur les variables démographiques. Par contre, la présence de jardins dans un rayon de 750-1 000 m pour *B. lapidarius* et 500-750 m pour *B. pascuorum* a un effet sur la survie des colonies de *B. lapidarius* et sur le nombre de colonies à l'automne pour *B. pascuorum*. Cette dernière a un plus grand nombre de colonies à l'automne lorsqu'il y a des prairies, son habitat de nidification, dans un rayon de 250-500 m.

Les jardins semblent donc avoir une importance toute particulière pour les populations de bourdons localisés dans des paysages agricoles par ailleurs appauvris dans lesquels leur effet bénéfique se propage jusqu'à un kilomètre.

D'autre part, le génotypage de plusieurs dizaines de reines capturées le printemps suivant nous a permis d'estimer la distance de dispersion des reines qui sont d'au moins 3 km pour *B. pascuorum* et 5 km pour *B. lapidarium* (Lepais et al., 2010).

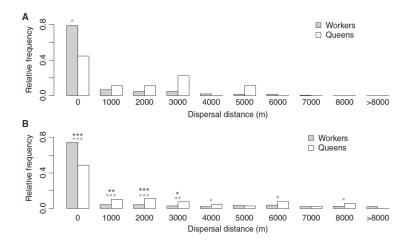


Figure 28 : Comparaison des distances de dispersion observées chez les ouvrières (en gris) et les reines (en blanc) *B. lapidarius* (A) et *B. pascuorum* (B). Les étoiles indiquent les différences significatives entre distance de dispersion des ouvrières et des reines (avant en gris, ou après en noir, correction de

Bonferroni). Une distance de dispersion des reines supérieure à la distance de butinage des ouvrières est attendue en cas de dispersion des reines à longue distance, une fois prise en compte l'incertitude des assignations génétiques. Le faible nombre de reines échantillonnées pour *B. lapidarius* explique le manque de puissance du test statistique chez cette espèce. Source : Lepais *et al.* (2010).

Ces échelles de grandeur suggèrent que des flux de gènes réguliers à des distances de l'ordre de plusieurs kilomètres liés aux reines peuvent maintenir une population connectée sur de grandes distances pour les espèces ubiquistes, alors que les espèces rares ou ayant une distribution fragmentée ont davantage de mal à se disperser régulièrement au-delà de 10 km. Ces informations ont des implications directes pour renseigner les stratégies d'aménagement du territoire ou de conduite des cultures, car l'état de santé des populations de bourdons a également un impact sur la pollinisation des espèces de plante cultivées ou sauvages (Cussans et al., 2010).

## Comportements reproducteurs : déterminismes génétiques et fonctionnement des populations

Outre les insectes pollinisateurs, les poissons migrateurs font également l'objet d'une gestion particulièrement active. D'une part, ces espèces supportent directement certaines activités humaines telles que l'exploitation pour la subsistance (pêche professionnelle) ou les loisirs (pêche récréative). D'autre part, ces espèces nécessitent une bonne continuité de l'habitat pour effectuer l'ensemble de leur cycle de vie entre milieu d'eau douce et milieu marin (Figure 29). Si améliorer la continuité écologique et la qualité des habitats est essentiel, comprendre leur reproduction est également fondamental pour améliorer la pérennité de ces espèces. Ainsi, en collaboration avec Cédric Tentelier (MC UPPA ECOBIOP) nous nous sommes intéressés à l'étude de succès reproducteur d'individus ayant différents comportements de reproduction au sein de la petite population de saumon Atlantique de la Nivelle (Tentelier et al., 2016a).

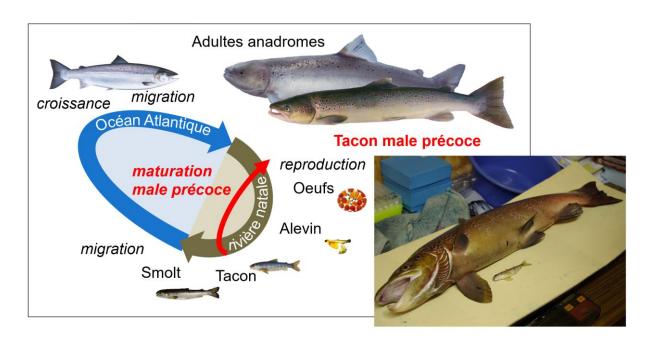


Figure 29 : Cycle de vie du saumon atlantique et photographie illustrant l'existence de deux stratégies de reproduction alternatives chez l'espèce : un mâle anadrome de deux ans et un tacon mâle précoce de moins d'un an. Source : Lepais, non publié.

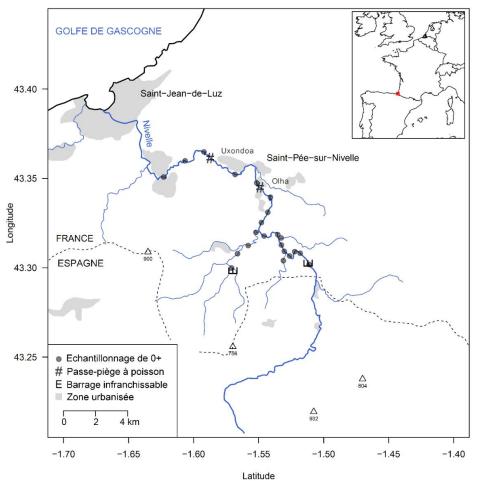


Figure 30 : Carte de la Nivelle. 0+ : juvéniles de l'année, passe-piège à poisson : lieu de capture et de relâcher en amont des passes des adultes lors de leur remontée en eau douce pour la reproduction. Source : adapté de Bacles *et al.* (2018).

Le succès reproducteur a été estimé à partir d'une analyse de parenté réalisée chez 3 027 juvéniles de l'année et 648 parents potentiels échantillonnés pendant deux saisons de reproduction et génotypés à 9 marqueurs microsatellites (Tableau 1). Cette étude a permis de quantifier pour la première fois en population naturelle le succès reproducteur de deux stratégies de reproduction que l'on retrouve chez les saumons Atlantique : mâle précoce qui deviennent sexuellement matures dès l'âge d'un an avant de migrer en mer et mâle anadrome qui se reproduisent plus tard (entre 2 et 5 ans) après avoir effectué une migration en mer (Figure 29).

Tableau 1 : Résultat de la reproduction de *Salmo salar* dans la section supérieure de la Nivelle lors de deux années d'études.

Saison	2009-2010	2010-2011
Mâles anadromes [total Nivelle]	18 [28]	46 [74]
Pères effectifs	10 (55 %)	22 (48 %)
Femelles anadromes [total Nivelle]	15 [41]	45 [67]
Mères effectives	13 (87 %)	27 (60%)
Saumoneaux de 18 mois (dont mâles matures précoces)*	35 (25)	17 (12)
Saumoneaux de 6 mois (dont mâles matures précoces)*	90 (5)	296 (33)
Pères précoces effectifs	8 (27 %)	5 (11 %)
Juvéniles de 3 mois (surface pêchée)**	1 667 (27 114 m <sup>2</sup> )	1350 (50 089
		m²)
ayant un père anadrome	733 (44 %)	1 006 (75 %)
ayant un père précoce	123 (7 %)	45 (3 %)
ayant un père inconnu	821 (49 %)	299 (22 %)

L'étude a été menée sur une portion de la Nivelle permettant le suivi exhaustif de la reproduction des saumons anadromes dans le secteur étudié. \* échantillonnage par pêche à l'électricité exhaustive dans le secteur étudié, \*\* échantillonnage par pêche à l'électricité autour des zones de frayères observées en amont d'Olha. La section étudiée, en amont l'Olha, comprend en moyenne la moitié des frayères observées entre 1992 et 2011. Lors des deux saisons étudiées, 64 % des anadromes présentant dans la Nivelle ont été étudiés. Tous les anadromes ont malgré tout fait l'objet d'un génotypage et inclus dans l'analyse comme parent potentiel. Aucun anadrome resté en aval d'Olha n'a eu de parenté assignée parmi les 3 027 juvéniles échantillonnés en amont d'Olha. Source : adapté de Tentelier *et al.* (2016b).

Environ 50 % des mâles anadromes et 25 % des femelles anadromes n'ont pas laissé de descendances parmi les juvéniles de l'année analysée (Tentelier et al., 2016b). Alors que le nombre d'individus anadromes est relativement faible, le nombre d'individus participant à la reproduction est donc encore plus réduit, laissant présager d'une taille efficace réduite pour cette population. Au niveau populationnel, si moins de 10 % des paternités sont attribuées à des mâles précoces échantillonnés (7 % et 3 % pour 2009-2010 et 2010-2011 respectivement), une part significative des juvéniles n'ont pas de pères identifiés (49 % et 22 % respectivement). Sachant que l'ensemble des adultes anadromes de la population sont connus et génotypés, ces paternités non attribuées sont fort probablement liées à des tacons précoces non échantillonnés. Cela indique qu'une part significative des individus reproducteurs n'est

pas prise en compte dans le cas de suivi de population qui ne décompte que les adultes anadromes (le taux de production de la population étant estimée à partir du nombre et de la taille des femelles anadromes et de la densité de juvéniles). En moyenne un tacon précoce produit 2 descendants (variance 68) et un mâle anadrome en produit 27 (variance 3 080). Pour les deux stratégies de reproduction, la plus grande partie de la variance du succès reproducteur provient du succès d'accouplement qui est de 0.4 femelles (max 4) pour un tacon précoce et 1.8 femelles (max 10) pour un mâle anadrome. La taille relative des mâles anadromes est positivement corrélée avec le succès reproducteur alors que chez les tacons mâles le succès reproducteur est négativement corrélé avec la taille. L'accès aux femelles par des combats entre mâles ainsi que la quantité de gamètes sont des facteurs qui doivent favoriser les mâles anadromes de grande taille, alors que la furtivité accrue des plus petits tacons mâles doit représenter un avantage pour arriver à se reproduire de façon discrète au milieu des grands anadromes. Le succès reproducteur est relativement plus faible pour les petits mâles précoces en comparaison à celui des grands mâles anadromes, mais leur valeur sélective pourrait être maintenue grâce à un taux de survie à la reproduction plus élevé chez les tacons précoces. Il faut d'autre part souligner le rôle du nombre d'anadromes dans le succès reproducteur des tacons précoces puisque le succès reproducteur des tacons mâles pourrait être favorisé par un faible nombre d'individus anadromes (mais seules deux années ont été étudiées). Ces résultats illustrent les effets de la sélection balancée liée aux compromis survie / reproduction qui rentrent en jeu dans le maintien de deux stratégies de reproduction alternative chez les mâles de cette espèce. Ces résultats empiriques, qui sont rares en population naturelle, pourront venir informer des modèles intégrant les facteurs génétiques, démographiques et environnementaux permettant de prédire l'évolution des traits liée à la reproduction et de stratégies reproductives face aux changements globaux.

## Prise en compte des reproductions cryptiques dans les indicateurs de suivi de la taille des populations

Ces résultats m'ont conduit à développer des projets de recherches visant à évaluer un nouvel outil de suivi permettant de prendre en compte ces reproducteurs « cryptiques » (petits mâles, non comptabilisés par les suivis de populations classiques) en estimant le nombre de reproducteurs efficaces à partir de la structure familiale au sein de descendants (travail de la postdoctorante Cécile Bacles dans le cadre du projet OFB NombReEff (Bacles et al., 2018)).

Le suivi des tendances démographiques au cours du temps est essentiel pour évaluer le statut des populations d'importance conservatoire car la taille des populations a un très fort impact sur leurs viabilités (Reed, 2008), en particulier pour les petites populations dont une diminution de taille peut exacerber les risques liés à l'augmentation de la stochasticité démographique, génétique et environnemental (Lande, 1993). Les petites populations sont particulièrement vulnérables, bien que vitales car elles assurent souvent une continuité spatiale entre de plus grandes populations. Elles sont cependant difficiles à suivre à cause des ressources techniques et financières finies, qui en période de restriction conduisent à prioriser le suivi des plus grandes populations (Simberloff et al., 1992). Par exemple, les suivis démographiques des populations de poissons anadromes consistent généralement à compter le nombre d'individus capturés à plusieurs occasions, lors de leur migration de montaison ou de dévalaison, afin d'estimer le nombre d'individus présents dans une population. Ces suivis nécessitent de lourdes infrastructures telles que des passes à poisson équipées de pièges ou de caméras. Alors que les ressources tant financières qu'humaines sont déployées pour équiper les principaux corridors de migration et collecter des données démographiques sur le long terme, de nombreux petits fleuves ou rivières hébergeant des populations de plus petite taille peuvent souffrir d'un manque de suivi démographique nécessaire à l'évaluation de l'évolution de leur état de santé et de leur statut conservation.

Parmi les indices traduisant la viabilité des populations sur le long terme, la taille efficace génétique des populations ( $N_e$ ) est un paramètre clé à considérer car il affecte de nombreux processus relatifs à la conservation des espèces (Waples & Do, 2010). Le paramètre  $N_e$  représente la taille d'une population idéale selon le modèle de Wright-Fisher (reproduction aléatoire entre individus, générations non-chevauchantes, sexe ratio équilibré, variation aléatoire du succès reproducteur (Wright, 1931)) qui perdrait de la diversité génétique à cause des effets de la dérive à la même vitesse que la population étudiée. Dans les populations naturelles et comme nous l'avons vu précédemment,  $N_e$  est généralement inférieur à la taille de la population (exprimée par le nombre d'individus adultes  $N_c$ ) à cause de facteurs liés aux caractéristiques des systèmes de reproduction, de la variance de la fécondité et de la survie résultant en une variabilité élevée du succès reproducteur individuel (Frankham, 1995; Palstra & Fraser, 2012). Ainsi, deux populations ayant un même nombre d'individus adultes ( $N_c$ ) auront des tailles efficaces ( $N_e$ ) contrastées si elles diffèrent par le nombre d'individus qui produisent des descendants ou si la variance du succès reproducteur individuel diffère entre elles (Figure 31). En conséquence,  $N_e$  est un indicateur plus robuste que  $N_c$  pour le suivi de

populations stables ou en déclin (Tallmon et al., 2010). Le potentiel adaptatif des populations est renseigné par  $N_e$  qui prédit l'efficacité de la sélection, la probabilité de fixation d'allèles délétères et la perte de diversité génétique par le processus de dérive. Par conséquent,  $N_e$  fournit davantage d'informations à long terme sur les processus évolutifs à l'œuvre dans les populations d'importance conservatoire, en particulier dans le contexte de suivis de petites populations.

L'absence d'exemple d'utilisation de  $N_e$  et de protocole pour estimer  $N_e$  dans le contexte de gestion des populations naturelles d'espèces à long temps de génération et à génération chevauchantes a probablement limité son utilisation pour le suivi des populations. Cependant, des développements statistiques récents permettant d'utiliser la variabilité de marqueurs moléculaires mesurée à parti d'un seul échantillonnage (Wang, Santiago & Caballero, 2016), par exemple de juvéniles issus d'un événement de reproduction, pour estimer  $N_e$  devrait rendre ces méthodes innovantes plus accessibles pour le suivi des populations. Parmi les méthodes récemment développées, celle basée sur l'affectation de fratrie (Figure 31) utilise la fréquence des liens d'apparentement au sein d'une cohorte pour estimer  $N_e$  (Wang, 2009, 2016). Cette approche est particulièrement attractive pour le suivi des poissons anadromes car les juvéniles (truite ou saumon par exemple), qui sont capturés en routine lors des campagnes régulières de pêche à l'électricité dans les populations suivies, contiennent des individus apparentés (partageant la même mère et/ou le même père, Figure 31). Cependant, la sensibilité aux biais d'échantillonnages de cette méthode n'avait pas été évaluée (Wang, 2016), et nous nous sommes donc efforcés d'explorer le comportement de la méthode d'estimation de Ne basée sur l'affectation des fratries dans le cas d'un protocole d'échantillonnage typique de ce qui est déjà réalisé lors des pêches à l'électricité de juvéniles en conditions réelles de suivi.

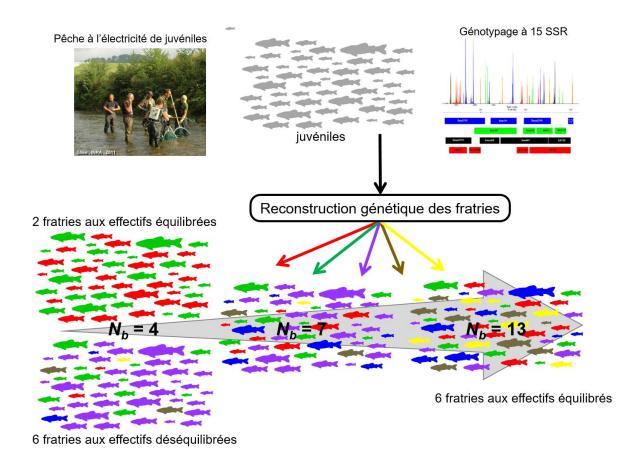


Figure 31 : Un même nombre de juvéniles observés peut correspondre à différents états de santé de la population. Le nombre d'individus participant à la reproduction ainsi que la variabilité de leurs succès reproducteur permet d'estimer la taille efficace de la population qui prédit son potentiel adaptatif. Cette évaluation peut passer par l'étude de la reproduction, en particulier la reconstruction de fratries au sein d'un échantillon de juvéniles de l'année. Chaque couleur représente une famille de pleinsfrères. Sources : Lepais & Bacles, non publié.

Le saumon atlantique est une espèce à générations chevauchantes car les individus peuvent se reproduire plusieurs fois, potentiellement à différents âges, et les populations présentent une grande variabilité pour l'âge à la première maturité sexuelle (Klemetsen et al., 2003). Des individus de plusieurs cohortes participent donc à la reproduction une saison donnée. De ce fait, l'échantillonnage d'une seule cohorte, par exemple les juvéniles de l'année (juvéniles 0+), permet d'estimer le nombre de reproducteurs efficaces ( $N_b$ ) de cette saison de reproduction ayant produit les juvéniles de l'année, et non la taille efficace de la population ( $N_e$ ) qui est une estimation à l'échelle d'une génération (intégrant le succès reproducteur des individus sur l'ensemble de leur vie et d'autres facteurs (Waples, 2005; Wang, 2016)). La relation entre  $N_e$  et  $N_b$  est complexe pour les espèces à générations chevauchantes. Même si  $N_e$  fournit des informations à plus long terme sur le potentiel adaptatif des populations, le paramètre  $N_b$  est tout de même pertinent car il permet de prédire les changements génétiques

dans une cohorte liée à la contribution reproductive des adultes et au sexe ratio (Wang, 2009) et apporte de l'information sur le risque de dépression de consanguinité et la dérive génétique dans un contexte de conservation (Ozerov et al., 2015; Whiteley et al., 2015; Ackerman et al., 2016).

Nous avons évalué la fiabilité et les limites de l'estimation du nombre de reproducteurs efficace  $N_b$  en fonction de différentes configurations d'échantillonnage et dans des tailles de populations contrastées (populations suivies à long terme dans le cadre de l'Observatoire de Recherche en Environement sur les poissons Diadromes dans les Fleuves Côtiers, ORE DiaFC). La population de saumon de la Nivelle a été utilisée pour valider la méthode, étudier les possibles effets de divers facteurs liés à l'échantillonnage (par des méthodes de souséchantillonnage et de simulations), et émettre des recommandations précises. Nous avons validé le fait que l'analyse des génotypes des seuls descendants permettait une estimation précise de  $N_b$  et nécessitait l'analyse d'un nombre de juvéniles allant de  $2.N_b$  à  $10.N_b$  (Figure 32A et D). Ces recommandations ont été ensuite appliquées à une population de plus grande taille (le Scorff) avec succès permettant de généraliser l'utilité de la méthode dans le cas de grandes populations (Figure 32B). L'estimation de  $N_b$  est difficile dans le cas d'une population ouverte, par exemple la portion d'un bassin-versant (Figure 32C), car elle nécessite énormément de juvéniles afin de caractériser l'ensemble du système ouvert à partir d'un sous-échantillonnage limité spatialement et l'interprétation de l'estimateur est rendue difficile par les facteurs confondants liés aux mouvements des reproducteurs et des juvéniles entre la zone étudiée et l'ensemble du système.

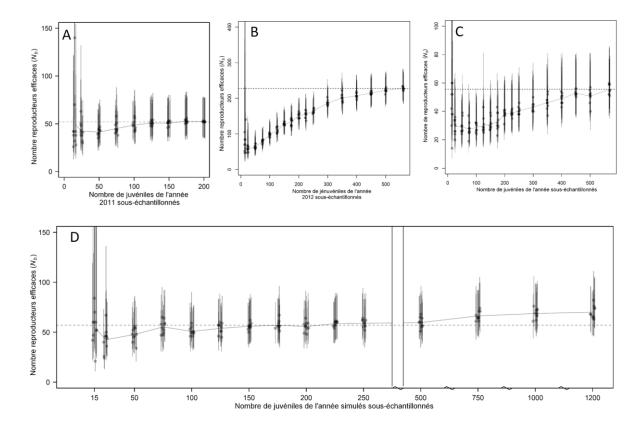


Figure 32 : Nombre de reproducteurs efficaces ( $N_b$ ) estimés en fonction du nombre de juvéniles de l'année sous-échantillonnés dans le cas (A) d'une population de petite taille (la Nivelle 2011), (B) d'une population de plus grande taille (le Scorff 2011-2012, environ 600 anadromes estimés), (C) une portion de rivière (le ruisseau de La Roche affluent de l'Oir, environ 100 anadromes estimés) et (D) de génotypes de juvéniles simulées selon un scénario de 57 reproducteurs efficaces. Chaque point représente l'estimation du nombre de reproducteurs efficaces ( $N_b$ ) obtenu par une analyse par Colony pour un certain nombre de juvéniles 0+ tirés aléatoirement (en abscisse) et les traits verticaux délimitent l'intervalle de confiance à 95 % de l'estimation. Un léger décalage entre les points proches a été introduit afin de faciliter la distinction entre les points. La ligne horizontale en pointillé indique la valeur de  $N_b$  la plus probable (a-c; déterminée avec le jeu de donné complet) ou connue (d; calculée à partir des données simulées). La ligne pleine relie la moyenne des valeurs de  $N_b$  estimée pour l'ensemble des jeux de données présentant le même nombre d'individus afin de souligner la tendance des variations des estimations de  $N_b$  en fonction du nombre d'individus analysés. Source : adapté de Lepais (2017) et Bacles *et al.* (2018).

Enfin,  $N_b$  a été estimé au cours de 10 saisons de reproductions consécutives sur la Nivelle afin d'illustrer les informations fournies par ce paramètre, seul ou en complément d'autres paramètres démographiques disponibles sur cette population (Figure 33).  $N_b$  estimé à l'automne était faible et variable au cours des années, allant de 23 (intervalle de confiance à 95 % : 14-41) à 75 (53-101) reproducteurs efficaces. Il ne montre aucune corrélation avec le nombre d'adultes anadromes estimé, mais est faiblement corrélé positivement avec le nombre de juvéniles de l'année estimé à l'automne. Le manque de corrélation entre le nombre d'adultes anadromes et le nombre efficace de reproducteurs indique que la variabilité

individuelle du succès reproducteur est un paramètre clé. Le nombre de tacons précoces présent dans la population n'est pas connu et il pourrait expliquer une part de la forte variabilité observée du ratio  $N_b/N_c$  puisque  $N_c$  tient seulement compte des adultes anadromes (Yates, Bernos & Fraser, 2017). D'autre part, comme nous l'avons vu précédemment, les tacons précoces ont typiquement un succès reproducteur plus faible que les mâles anadromes. La présence de ces deux stratégies de reproduction augmentant la variance du succès reproducteur pourrait contribuer à la grande variabilité du ratio  $N_b/N_c$ .

 $N_b$  étant estimé à partir des juvéniles échantillonnés à l'automne, le succès reproducteur combine le nombre de descendants produits ainsi que leur survie durant les 9 premiers mois, étapes clé du développement particulièrement sensibles à la qualité de l'habitat. Les facteurs environnementaux tels que la disponibilité et la qualité des zones de frayères et des habitats pour le développement des juvéniles semble également prédominer sur les facteurs démographiques (nombre d'adultes anadromes) dans l'évolution de la viabilité à long terme de la population de saumon de la Nivelle. Par exemple, alors que le nombre d'anadromes et le nombre de frayères sont similaires ente les saisons 2004-05 et 2005-06, la plus faible survie des juvéniles en 2005-06 conduit à un très faible  $N_b$  (Figure 33). D'autre part, un  $N_b$  élevé peut correspondre à une bonne condition de reproduction (saison 2010-11, nombreux adultes anadromes et frayères) ou à une bonne condition de survie des juvéniles (saison 2011-12, nombre moyen d'anadromes et de frayères mais grande quantité de juvéniles).

Le suivi des populations par des outils de génétique des populations peut donc donner des informations nouvelles en reliant les estimations du nombre d'adultes anadromes et du nombre de juvéniles produits grâce à l'estimation des patrons de reproduction et de l'effet de la survie des juvéniles sur la variabilité génétique de la nouvelle génération.  $N_b$  peut donc être considéré comme un paramètre intégratif qui encapsule différentes informations sur les processus populationnels au-delà de la simple abondance.

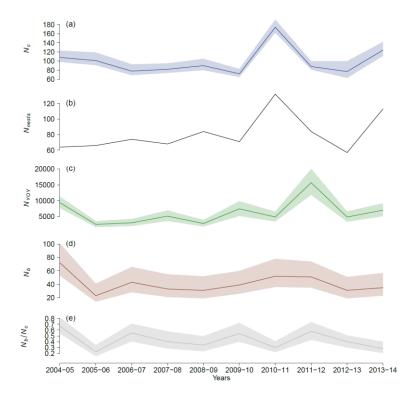


Figure 33 : Variation au cours de 10 saisons de reproduction consécutives de la population de saumons de la Nivelle des paramètres populationnels : (a) nombre d'adultes anadromes estimés  $N_c$ , (b) nombre de frayères observées  $N_{nests}$  et (c) nombre de juvéniles de l'année estimé en automne  $N_{YOY}$  d'après Lange  $et\ al.\ (2015)$ , (d) nombre de reproducteurs efficaces  $N_b$  et (e) ratio nombre de reproducteurs efficaces sur nombre d'adultes anadromes estimés  $N_b/N_c$ . Les lignes continues indiquent l'évolution des estimateurs entre années et les polygones représentent l'intervalle de crédibilité à 95 % (a-c), l'intervalle de confidence à 95 % (d) et leur ratio respectif (e). Les lignes horizontales en pointillé représentent les valeurs moyennes des paramètres sur l'ensemble des années. Source : Bacles  $et\ al.\ (2018)$ .

### Architecture génétique de la maturation précoce chez les saumons mâles

L'existence de stratégies de reproduction alternatives chez les saumons mâles génère une grande variabilité de l'âge à la reproduction et du succès reproducteur qui influencent la dynamique et la taille efficace des populations. Comprendre les facteurs qui influencent l'émergence de stratégies de reproduction alternatives est donc primordial (Gross, 1996; Dodson et al., 2013) et a fait l'objet de recherches théoriques et empiriques visant à estimer la contribution relative des facteurs génétiques, environnementaux ou de leurs interactions. Un des modèles les plus récents pour représenter les tactiques de reproductions alternatives est le modèle à seuil environnemental (Tomkins & Hazel, 2007) qui comprend deux composantes : un trait à distribution normal sous contrôle polygénique et environnemental qui intègre la réponse physiologique des individus à leur environnement (la taille ou le poids des individus peuvent en être un bon proxy), et un seuil contrôlé génétiquement qui détermine la décision

de développer l'un ou l'autre phénotype alternatif. Selon ce modèle, l'incidence des phénotypes alternatifs peut évoluer à la fois par changement génétique de la valeur du seuil et par changement génétique et/ou environnemental de la distribution du trait. Ce modèle prévoit qu'un même génotype puisse exprimer des phénotypes alternatifs en fonction de l'environnement, de ce fait, il apporte un cadre conceptuel pour étudier la plasticité phénotypique (Buoro, Gimenez & Prévost, 2012). Alors que les applications empiriques de ce modèle restent rares, la plupart des études ont eu lieu dans des conditions expérimentales loin de refléter la complexité du milieu naturel. Notre objectif, dans le cadre du projet Marie-Curie GenEarly, était donc de mieux comprendre les facteurs influençant l'expression des stratégies reproductive alternatives et l'architecture génétique des composantes de ce trait à seuil environnemental en appliquant ce cadre conceptuel à des mesures phénotypiques de quatre descendances de pleins-frères élevées en condition semi-naturel permettant l'expression écologiquement réaliste des comportements et des phénotypes de maturation.

Le taux de tacons mâles précoces à l'âge de 10 mois variait fortement entre familles, allant de 10 % à 93 % (Figure 34B) ce qui se traduit par 90 % (64-100 %) de la variance phénotypique expliquée par la variance génétique. Cette forte héritabilité est ici estimée sur un trop petit nombre de familles et devrait être confirmée par des études intégrant davantage de familles. Comme attendu, les descendants élevés dans la partie basse du chenal présentant un débit d'eau plus faible et un meilleur ensoleillement montrent des taux de croissance précoce supérieurs aux descendants élevés dans la partie haute du chenal (Figure 34A).

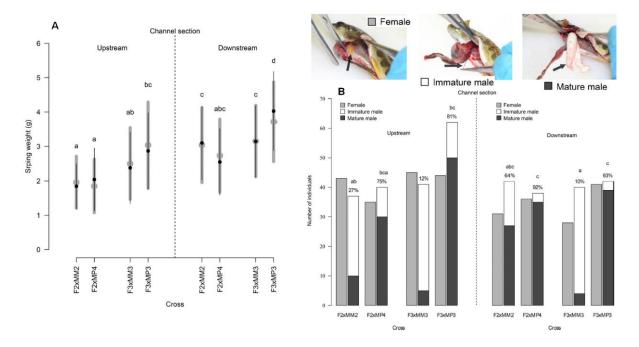


Figure 34 : Poids à trois mois (A), sexe et statut de maturité des mâles à dix mois (B) des juvéniles issus des quatre croisements entre deux femelles anadromes (F2 et F3) avec deux mâles anadromes (MM2 et MM3) et deux tacons précoces (MP3 et MP4) et élevés dans deux sections continues du chenal expérimental du Lapitxuri (plus fort débit en amont et plus de soleil en aval, la section avale étant considérée comme la plus productive favorisant une meilleure croissance). Les photographies montrent la détermination du sexe et du statut de maturation chez les mâles à l'âge de dix mois. Pour ces derniers, les tacons précoces sont facilement identifiés par la présence de testicules développés (il n'y a pas de phénotypes intermédiaires). Source : adapté de Lepais *et al.* (2017).

De ce fait, pour une famille donnée, davantage de tacons précoces sont observés dans la partie basse du chenal (Figure 34B) car le trait sous-jacent, qui est approximé ici par le poids des individus au printemps, dépasse plus fréquemment le seuil de maturation (Figure 35). Il est notable que pour une mère donnée, le phénotype du père explique grandement le phénotype des descendants, l'incidence de la maturation précoce étant bien plus élevée parmi les descendances ayant un père tacon précoce (Lepais et al., 2017). Les seuils de maturation varient entre familles, et sont surtout très faibles pour les descendances ayant un père tacon précoce (Figure 35).

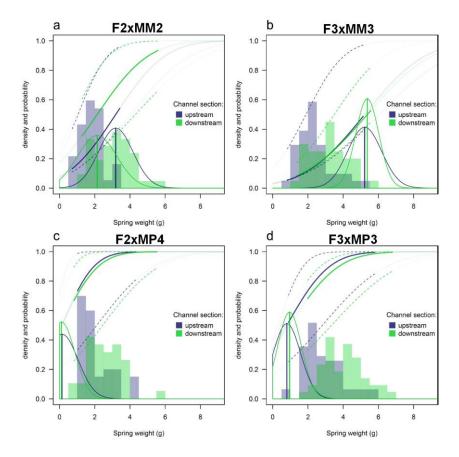


Figure 35 : Distribution du poids à trois mois (histogrammes), des seuils de maturation (courbes en forme de cloche) et de la norme de réaction de maturation correspondante c'est-à-dire la probabilité d'un jeune mâle de maturer en fonction de son poids à trois mois (lignes, pointillé : intervalle de confiance à 95 %), estimée par *Lattent Environemental Threshold Model* (Buoro, Gimenez & Prévost, 2012) pour les différents croisements et environnements de croissance (amont en bleu et aval en vert). Source : Lepais *et al.* (2017).

Alors que le statut de maturation est une variable binomiale qui dépend du taux de croissance précoce, lui-même sous contrôle génétique et environnemental, l'estimation du seuil de maturation à l'échelle individuelle permet d'extraire la composante génétique liée à ce seuil. Nous avons donc cherché à déterminer la présence éventuelle de zones du génome liées à trois traits (Quantitative Trait Loci, QTL) : le poids à trois mois, le statut de maturation et le seuil de maturation. Nous avons identifié trois zones présentant des QTL significatifs à l'échelle du groupe de liaison, dont un significatif à l'échelle du génome localisé sur le chromosome 25. Ce dernier est un QTL liés à la fois au statut et au seuil de maturation expliquant 16.4 % et 20.6 % de la variation du statut et du seuil de maturation respectivement (Figure 36). Il couvre une large partie du chromosome 25, la localisation n'étant pas très précise à cause de la faible densité en marqueurs sur la carte génétique. Il est localisé dans une zone qui contient des locus liés à l'âge à la maturation en mer chez les saumons mâles anadromes (Barson et al.,

2015). Le QTL lié au statut de maturation (15.1 % de variation expliquée) localisé dans le chromosome 19 colocalise avec un QTL lié au poids à trois mois (13.2 % de variation expliquée). Ainsi, le contrôle génétique du statut de maturation dans cette zone est davantage influencé par la composante génétique contrôlant le taux de croissance, favorisant le dépassement du seuil de maturation, qui lui est indépendant de cette zone génomique. Le troisième QTL lié au statut de maturation (13.2 % de variation phénotypique expliquée) localisé dans le chromosome 14 n'est lui pas associé à un autre QTL significatif, probablement lié à un manque de puissance statistique, le LOD le seuil de maturation n'étant pas très loin du seuil de significativité.

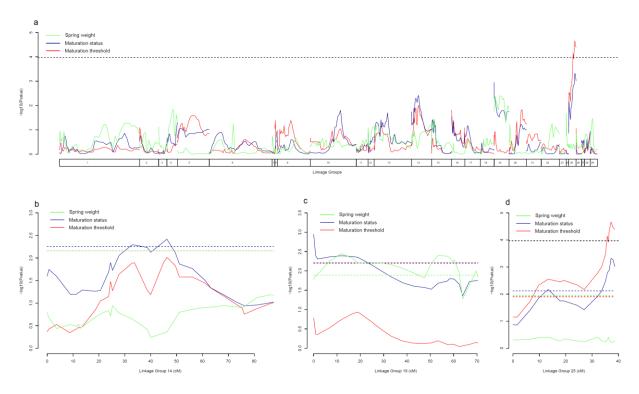


Figure 36 : Localisation des QTL pour le poids à trois mois (vert), le statut de maturation (bleu) et le seuil de maturation (rouge) le long de groupes de liaison (numéroté selon la même nomenclature que les chromosomes dans le génome de référence). L'ordonnée indique la valeur du logarithme décimal de la valeur p du test de Fisher pour la présence d'un QTL. Les courbes continues indiquent la valeur p pour chaque trait le long des positions génomiques. Les lignes horizontales pointillées indiquent le seuil de significativité à l'échelle du génome entier (a) ou de chaque groupe de liaison (b-d). Les QTL significatifs sont localisés lorsque la valeur p observée dépasse le seuil de significativité. Source : adapté de Lepais *et al.* (2017).

Bien que la densité des marqueurs et les effectifs au sein des familles analysées soient trop faibles pour localiser précisément les zones génomiques liées à la maturation précoce chez les

tacons, cette étude illustre l'utilité de décomposer un phénotype complexe tel d'une stratégie alternative déterminée par un seuil pour de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents.

Si la capacité à maturer précocement, et plus précisément le seuil de maturation, est sous contrôle génétique fort avec une forte héritabilité et un QTL localisé dans une région du génome connue pour contrôler l'âge à la maturation des saumons en mer (Lepais et al., 2017), le déclenchement de la maturation dépend également des conditions environnementales qui influencent le statut physiologique des individus et leur taux de croissance. Ainsi même si le nombre d'individus reproducteurs anadromes est faible au sein d'une petite population telle que la Nivelle (environ une centaine d'individus par an), le chevauchement des générations lié à la variabilité des traits d'histoire de vie, ainsi que les facteurs démographiques et environnementaux qui vont grandement influencer à la fois l'incidence de tacons précoces et leur succès reproducteur, ont une incidence directe sur la taille efficace et la capacité d'adaptation de la population. Des études d'association plus large échelle interrogeant une plus large proportion du génome ou du transcriptome sont en cours pour mieux comprendre le déterminisme moléculaire de la maturation chez les tacons mâles (Verta et al., 2020; Mobley et al., 2021). D'autre part, l'analyse de pedigrees en populations naturelles, réalisable chez ces espèces grâce au suivi long terme effectué sur certaines populations, devrait permettre de mieux comprendre les implications de l'évolution de ces traits de vie sur l'adaptation des populations (Aykanat et al., 2014; Reed et al., 2019).

### Migration facultative et connectivité entre populations

Alors que chez le saumon, une stratégie alternative consiste à maturer précocement dans l'eau douce avant la migration marine, la truite commune est une espèce migratrice facultative qui boucle en général l'ensemble de son cycle de vie en eau douce alors que l'écotype dit « truite de mer » présente une phase de migration marine avant la reproduction en rivière. Il n'y a pas barrière reproductive entre ces deux formes qui se reproduisent librement ensemble. Ce modèle biologique se prête bien à illustrer l'impact de stratégie de reproduction alternative sur le fonctionnement des populations. En effet, les populations évoluant de façon indépendante dans chaque bassin-versant, seuls les migrateurs ont l'opportunité de connecter différents bassins-versants et leur comportement de migration sera le principal déterminant des conséquences en termes de flux de gènes. À un extrême, les truites de mer reviennent se reproduire exclusivement dans leur rivière natale : elles ne contribuent donc pas à des

échanges entre bassin-versant qui présentent donc une grande structuration géographique en relation avec la topologie des bassins-versants. À l'autre extrême, les truites de mer sont très abondantes et ne montrent aucune fidélité particulière à leur site de naissance. Dans ce cas, les flux de gènes interbassins vont être importants, homogénéisant la structure génétique des populations jusqu'à aboutir à une seule population panmictique. Un autre enjeu de la forme migratrice est qu'elle est la seule à pouvoir coloniser de nouveaux bassins-versants. Enfin, de façon plus pragmatique, la truite de mer est la forme pêchée par les pêcheurs professionnels au filet dans les estuaires. Il y a donc un fort intérêt pour comprendre les déterminismes de cet écotype puisqu'il n'est pas présent dans tous les bassins-versants. D'autre part, les conséquences du comportement de cet écotype migrateur sur le fonctionnement des populations sont mal connues, bien que fondamental si on veut anticiper les changements qui vont se produire en réponse aux changements globaux.

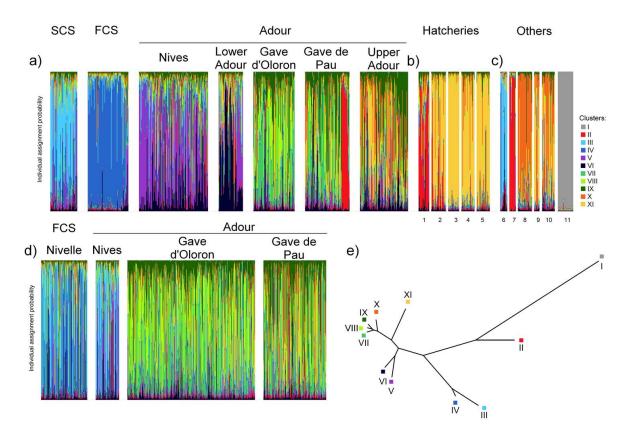


Figure 37: Résultats d'une analyse d'identification de groups génétiques par le logiciel Structure montrant la répartition des 11 groupes génétiques (clusters représentés par différentes couleurs et des chiffres romains) parmi des truites communes juvéniles échantillonnées au sein des populations naturelles du fond du Golf de Gascogne (a, SCS: petits fleuves côtiers espagnols, FCS: petits fleuves côtiers français), au sein des piscicultures utilisées pour effectuer du rempoissonnement (b), d'autres populations naturelles plus lointaines (c, respectivement de 6 à 11: bassin ibérique atlantique, bassin ibérique méditerranéen, Neste d'Aure, Leyre, côte Atlantique nord, et saumon Atlantique) et parmi les

truites de mer capturées dans différentes rivières basques (d). Un arbre phylogénétique basé sur les distances génétiques entre clusters estimées par Structure est représenté pour visualiser la relation génétique entre clusters. Dans une certaine mesure, la couleur choisie pour représenter les clusters rend compte de la similarité ou des différences entre clusters (le cluster des saumons en gris se distingue nettement de tous les autres clusters, puis le cluster correspondant à la lignée méditerranéenne, en rouge, se différentie des populations appartenant à la lignée atlantique, et enfin la structure génétique au sein de la lignée atlantique rend compte de la géographie du réseau hydrographique (du bleu à l'orange). Source : Masson *et al.* (2017).

En collaboration avec Joëlle Chat (IR INRAE ECOBIOP) et dans le cadre d'une thèse soutenue en 2016 par Séverine Masson (co-encadrement J. Chat et O. Lepais, codirection: Etienne Prévost et Gilles Bareille), nous avons donc développé un projet de recherche visant à mieux comprendre le comportement migratoire de cet écotype et son rôle dans les flux de gènes entre populations de truites sédentaires isolées (Masson et al., 2017). Le génotypage de 11 microsatellites chez 1 816 individus truites résidentes et truite de mer de l'ensemble du bassin-versant Adour et petits fleuves côtiers basques a permis de confirmer une structuration génétique fine à l'échelle du bassin-versant, voire au-delà dans certaines rivières fragmentées (Figure 37a). Cette structuration est par ailleurs organisée géographiquement de sorte que les petits fleuves côtiers basques (bleus) sont les plus différentiés suivis de la Nive et de l'Adour aval (violet/noir) puis du reste du bassin de l'Adour (verts, Figure 37e). Cela suggère que les migrations des truites de mer ne conduisent pas à homogénéiser la structure génétique des populations. De façon pratique, ces résultats indiquent que le jeu de marqueurs utilisés fournit un outil pour assigner un individu à son origine natale avec une résolution de l'ordre du bassin-versant. Ainsi, de 40 % à 70 % les truites de mer capturées dans différentes rivières sont natives du bassin-versant dans lesquelles elles ont été capturées (Figure 37d). Dans la Nivelle et les Nives, un tiers des truites de mer avait une origine ibérique. On constate également quelques mouvements bidirectionnels entre rivières proches (10 % entre Nives et Nivelle, 20 % entre Gaves d'Oloron et de Pau), ainsi que quelques mouvements unidirectionnels sporadiques. Cependant, la plupart de ces mouvements ne se traduisent pas par des flux de gènes efficaces estimés pas une méthode basée sur les déséquilibres de liaison implémentée dans BayesAss (Wilson & Rannala, 2003). En effet, malgré la proportion significative de truites de mer non natives, la présence de flux de gènes significatif n'est détectée qu'entre quelques paires de populations (Gave d'Oloron vers Gave de Pau, fleuves côtiers français vers fleuves côtiers espagnols). Ces flux de gènes s'expliquent par des opérations de gestions menées durant les années 2000s : translocation de 140 truites de mers du Gave d'Oloron vers le Gave de Pau, capture de truite de mer pour reproductions en vue d'un programme de repeuplement dans la Bidasoa (Masson et al., 2017). De façon remarquable, malgré une embouchure et un système aval commun, nous n'avons pas détecté de flux de gènes entre les différentes parties du vaste bassin de l'Adour (comprenant les Nives) indiquant une grande fidélité au site de naissance pour la reproduction des truites de mer.

Les souches de truites utilisées pour les repeuplements sont toutes d'origines non natives et une similarité génétique avec des échantillons du bassin-versant de la Garonne. Seule une pisciculture diffère puisque la lignée élevée correspond à la lignée Méditerranéenne (les têtes de bassins-versants hébergeant les lignées Atlantique et Méditerranéennes étant géographiquement proches dans certaines vallées pyrénéennes). Peu de populations semblent affectées par ces repeuplements, mis à part quelques sites dans la partie amont de l'Adour (origine Garonne) et du Gave de Pau (lignée Méditerranéenne), suggérant une faible survie ou un faible succès reproducteur des juvéniles déversés lors des repeuplements. Il est cependant difficile d'interpréter le sens des migrations car certaines lignées de pisciculture ont été constituées à partir de prélèvements réalisés localement. Néanmoins les seuls flux de gènes récents détectés entre bassins-versants ou entre grandes rivières semblent liés à des translocations de truites de mer. Ces actions de gestions qui semblent avoir été efficaces puisque l'on en retrouve la trace dans les populations actuelles, même si les conséquences évolutives de ces flux de gènes anthropiques restent inconnues.

Nous avons ainsi pu faire la part entre mouvement et migration reproductive dans ce système qui amène de nouveaux résultats sur le comportement des truites de mer qui semblent effectuer une migration marine non loin de côtes avec des incursions dans différents bassinsversants, puis une migration dans sa rivière natale pour la reproduction (Chat, Lamarins & Lepais, 2022). Bien que les truites de mer capturées dans un bassin-versant (en particulier en aval) puissent avoir une composition génétique hétérogène témoin d'origines variées, leur grande fidélité au site de naissance va contribuer à fixer la structure génétique des populations en place.

### 4. Causes et conséquences de l'hybridation interspécifique

À la croisée entre histoire évolutive et fonctionnement contemporain des populations, une thématique de recherche que je poursuis depuis mon doctorat concerne le rôle des facteurs démographiques et environnementaux sur les flux de gènes interspécifiques (hybridation suivie d'introgression).

#### L'hybridation dans le continuum de spéciation

Au cours du processus de spéciation (Figure 38), la reproduction entre taxa en train de se différencier peut avoir des conséquences variées en fonction de la force des barrières reproductives qui se sont développées. Dans les cas les plus extrêmes, l'hybridation peut conduire à la formation d'une espèce hybride cohabitant avec les espèces parentales, voire à la disparition des espèces parentales. Dans d'autres cas, un certain niveau de flux de gènes interspécifiques peut se maintenir entre les deux espèces parentales, pouvant conduire à plus ou moins d'échanges de gènes directionnels ou non entre espèces. Dans le cas de dynamique d'hybridation directionnelle, conduisant en l'introgression de gènes d'une espèce à l'autre, l'introgression peut parfois contribuer au processus de succession entre espèces.

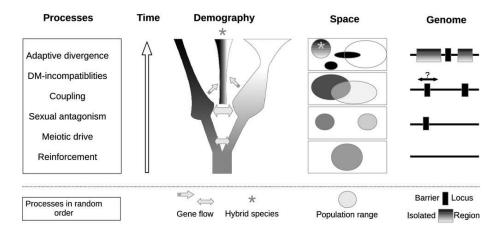


Figure 38 : Une illustration du processus de spéciation et des processus et facteurs associés. Source : Abbott *et al.* (2013).

## L'importance des facteurs démographiques

Lorsque les barrières reproductives ne sont pas tout à fait imperméables, ou que certains facteurs réduisent ces barrières, les facteurs démographiques, en particulier dans les populations de petites tailles, vont contribuer à la probabilité d'opportunité de reproduction hétérospécifiques et mettre à l'épreuve les barrières pré- et post-zygotiques.

Au sein du complexe des chênes blancs européens, l'abondance relative des espèces au sein d'un peuplement influe sur le taux d'hybridation et la direction des flux de gènes entre espèces : un déséquilibre d'effectifs entre espèces augmente la probabilité d'hybridation et

conduit à l'introgression des gènes des espèces moins fréquentes vers l'espèce dominante (Figure 39).

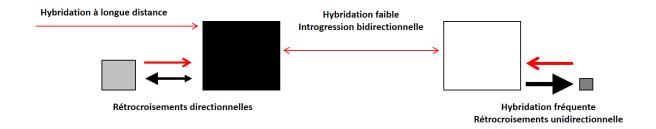


Figure 39 : Synthèse de l'effet de l'abondance relative des espèces de chênes blancs européens sur le taux d'hybridation et la dynamique d'introgression. Les flèches noires représentent la direction des rétrocroisements au-delà de l'hybridation de première génération F1 ; les flèches rouges illustrent la direction des flux de gènes : à force de rétrocroisements par l'espèce fréquente, les rétrocroisements successifs vont augmenter sans cesse la proportion de gènes de l'espèce fréquente tout en conservant un petit pourcentage de gènes de l'espèce rare. Ces nouvelles combinaisons d'allèles représentent une source de variation originale sujette à sélection.

Cette dynamique d'hybridation a pu être mise en évidence empiriquement en populations naturelles par des approches d'affectation génétique (Lepais et al., 2009) et par une étude du système de reproduction par analyse de parenté (Lepais & Gerber, 2011) ainsi qu'expérimentalement par des expériences de croisements contrôlés (Lepais et al., 2013b). Elle permet d'expliquer les conditions particulières favorisant les flux de gènes entre espèces en relation avec les fluctuations démographiques au sein du complexe d'espèces qui dépend des changements environnementaux (notamment la recolonisation postglaciaire, changements climatiques favorisant les espèces méridionales) ainsi que des pratiques de gestions (espèces exploitées, espèces pionnières dans les milieux ouverts). Cependant, s'il est clair que l'hybridation est un processus évolutif en œuvre chez les chênes européens (Leroy et al., 2017), comprendre le rôle de la gestion de ces espèces par l'homme est plus difficile de par l'inertie du système.

# Part des facteurs démographiques et écologiques dans l'hybridation à court et long terme

L'abondance relative d'espèces lors de la période de reproduction dépend de plusieurs facteurs. Il peut être purement démographique (différence d'abondance des espèces), mais également être en lien avec la période de reproduction (isolement reproducteur temporel lié à la phénologie) et le lieu de reproduction (isolement reproducteur spatial). Ainsi, les effets démographiques sur les flux de gènes interspécifiques peuvent avoir une importance

significative chez de nombreux groupes d'espèces présentant un faible isolement reproducteur post-zygotique, puisque la dynamique démographique locale peut rapidement faire varier la force de l'isolement préreproducteur en fonction des conditions environnementales ou des perturbations. Ainsi on retrouve cette problématique chez la grande alose (Alosa alosa) et l'alose feinte (Alosa fallax), espèces migratrices anadromes (migration marine avant reproduction en rivière) dont la première se reproduit en amont des rivières alors que la seconde se reproduit dans le cours moyen des rivières, conduisant normalement en un isolement reproducteur lié à un isolement géographique des sites de reproduction. Cependant, les barrages et infrastructures présents le long des rivières empêchent la grande alose de remonter sur les zones de reproduction favorables en amont, obligeant parfois l'espèce à se reproduire sur des sites davantage en aval, là où sont localisées les zones de reproduction de l'alose feinte, réduisant la composante géographique de l'isolement reproducteur. Ainsi, dans un projet partenarial (coordonné par Françoise Daverat INRAE EABX puis ECOBIOP) visant à comprendre les causes du déclin de la grande alose, nous avons voulu quantifier l'hybridation dans les principales populations françaises et comprendre le rôle des facteurs démographiques, environnementaux et anthropiques et les conséquences de l'hybridation en termes de conservation.

Dans un premier temps, ce projet qui a été réalisé par Laura Taillebois (postdoctorante, 2018-2019), nécessitait de développer des méthodes de génotypage permettant d'identifier les différentes classes hybrides. Les marqueurs de type microsatellites ont une résolution limitée pour identifier clairement les classes d'hybrides au-delà de la seconde génération lorsque une dizaine de marqueurs sont utilisés (Figure 40). Chez les quatre espèces de chênes blancs européens, par exemple, les espèces sont affectées avec une performance de 95 %, mais les hybrides sont affectés avec une performance plus faible d'environ 55 %. Dans ce cas, on ne peut donc pas reconnaître hybrides F1 de rétrocroisements de façon fiable (Figure 40 A et B), mais on peut identifier les espèces parentales des hybrides. Au-delà de l'affectation individuelle, on peut utiliser des estimateurs tels que les coefficients d'admixture afin de mettre en évidence des patrons de variation en réponse à certains facteurs (Lepais et al., 2009). Grâce à des ressources génomiques et transcriptomiques disponibles chez les aloses, nous avons pu développer un jeu de marqueurs SNP diagnostiques entre espèces. Les 77 SNP qui ont pu être intégrés dans le protocole de génotypage sont capables d'identifier avec précision l'ensemble de 15 classes génotypiques distinguables au cours de trois générations d'hybridation (Figure 40 C et D). La performance de l'affectation est ici entre 80 % de 95 %

pour les classes hybrides les plus communs (F1, rétrocroisements de première et seconde générations) et seulement autour de 60 % pour les hybrides les plus complexes (faisant intervenir des introgressions des deux espèces). Il a donc été ici possible d'estimer finement la composition des hybrides au sein des populations et la dynamique d'introgression au cours des trois derrières générations.

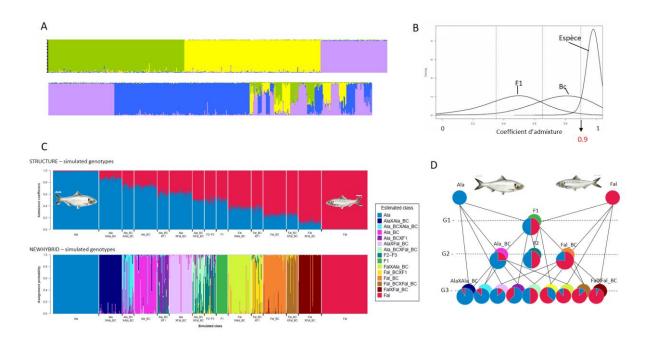


Figure 40: Comparaison de la résolution de 10 microsatellites chez les chênes (A et B) et 77 marqueurs diagnostiques chez les aloses (C et D) pour d'affectation génétique des hybrides à partir de génotypes simulés. A : Histogramme de coefficient d'admixture résultant d'une analyse de clustering génétique Structure (Pritchard, Stephens & Donnelly, 2000) sur des génotypes simulés de quatre espèces de chênes (barres verticales d'une seule couleur) et leurs hybrides F1 et rétrocroisements (Bc, barres verticales à deux couleurs). B: Distribution des valeurs de coefficient d'admixture pour les différents types d'hybrides montrant un large recouvrement des courbes indiquant beaucoup d'erreurs de classification. Seuls les hybrides seront distingués des espèces pures en utilisant le seuil d'admixture de 0.9. Cette stratégie est conservatrice : elle permet de correctement classer tous les individus purs mais cette catégorie contiendra quelques rétrocroisements. C: coefficient d'admixture de Structure (en haut) et probabilité d'appartenance à une des 15 types de classes (D) estimé par NewHybrids (en bas) (Anderson & Thompson, 2002). La distribution des coefficients d'admixture de chaque classe hybride est très resserrée a contrario du cas des chênes (B): la seule valeur de ce coefficient d'admixture doit permettre d'affecter correctement les individus, alors que NewHybrids exploite en plus l'information sur l'hétérozygotie individuelle pour affecter les individus aux différentes classes avec une bonne performance. D: Schéma des croisements réalisés in silico pour simuler des génotypes afin de tester la puissance d'affectation. Là où chez les chênes, 10 microsatellites n'arrivent pas à résoudre les affectations en seconde génération, 77 marqueurs diagnostiques résolvent la troisième génération. Les résultats suggèrent également que ce jeu de marqueurs pourrait permettre de retracer l'introgression encore quelques générations plus loin (G4 voire G5). L'identification de marqueurs diagnostiques chez les chênes promet de nouvelles découvertes. Source : adapté de Lepais et al. (2009) et Taillebois et al. (2020).

Nous avons montré que la fréquence d'hybridation et le sens de l'introgression étaient très variables entre rivières, et dépendaient fortement, comme anticipé, de la présence d'obstacles à l'accès aux zones de reproduction de la grande alose (Taillebois et al., 2020).

Le pourcentage d'hybrides dans un bassin-versant est plus important quand les deux espèces d'aloses se reproduisent sur les mêmes frayères, et principalement sur les frayères qui sont dites forcées par la présence d'obstacles.

Le pourcentage d'hybrides est le plus important dans la Loire (> 40 %) et a un niveau intermédiaire dans la Charente, l'Adour et la Nivelle (> 10 %). Dans le bassin Garonne Dordogne, le pourcentage d'hybrides est faible (2.5 %) ce qui témoigne d'une bonne séparation des frayères d'aloses vraies et d'aloses feintes. Les populations bretonnes sont à 50 % composés d'hybrides de troisième génération (rétrocroisement grande alose X grande alose). Ces individus ont tous été identifiés comme grande alose, alors qu'en moyenne, 12.5 % de leur génome provient de l'alose feinte. L'introgression de gènes d'alose feinte est donc massive dans ces populations qui ont été nouvellement colonisées au début des années 2000. Ce patron d'introgression atypique pourrait s'expliquer par des évènements démographiques ou de reproduction particulière qui peuvent se produire sur les fonts de migration.

Ces résultats, combinés à une analyse du génome mitochondrial qui a démontré des événements d'introgression plus anciens, nous ont permis de conclure que l'hybridation entre les espèces, en soi, ne met pas à mal la survie de la grande alose dont les effectifs se sont effondrés récemment, et qu'au contraire, les flux de gènes entre espèces pourraient contribuer à l'évolution et à l'adaptation (Figure 41) du complexe d'espèces. En terme pratique, la caractérisation plus localisée des types d'hybrides au sein des populations pourrait être un bon outil pour estimer la qualité du milieu de reproduction et pour suivre l'efficacité des mesures d'amélioration de la continuité écologique permettant la libre circulation des espèces vers leurs zones de reproduction.

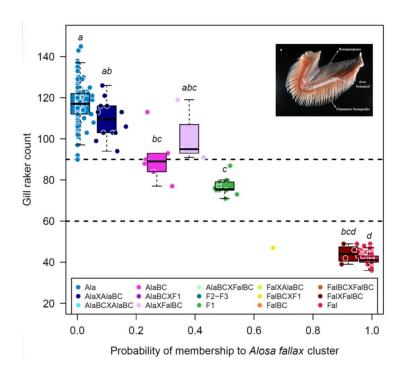


Figure 41 : Conséquences phénotypiques de l'introgression : 1/ Les caractères morphologiques seuls (i. e. le comptage des branchiospines classiquement utilisé pour identifier les espèces, seuils de détermination identifiés par les pointillés) permettent seulement d'identifier les hybrides de première génération. 2/ le phénotype intermédiaire et variable des hybrides pour un trait lié à la filtration des particules alimentaires (et donc à l'utilisation de l'habitat) pourrait avoir des conséquences adaptatives qu'il serait important d'étudier. Source : adapté de Taillebois *et al.* (2020).

#### Hybridation et introduction d'espèces exotiques

L'introduction d'espèces en dehors de leur aire de distribution constitue un évènement démographique extrême, rompant l'isolement géographique. Ainsi, de nombreuses introductions se traduisent par des phénomènes d'hybridation et d'introgression entre espèces introduites et natives. Au-delà des seuls facteurs démographiques qui devraient normalement conduire à l'introgression de gènes de l'espèce introduite (espèce minoritaire) dans l'espèce native par introgressions successives de l'espèce native plus fréquente, les processus populationnels à l'œuvre à la suite d'introductions peuvent inverser ou renforcer l'introgression conduisant à une augmentation du caractère envahissant de l'espèce introduite. Par exemple, l'introduction d'*Iguana iguana* dans les Antilles se traduit par une hybridation avec l'espèce endémique *Iguana delicatissima*.

Dans ce système, étudié en collaboration avec l'équipe de Frédéric Grandjean de l'Université de Poitiers, l'hybridation conduit à une perte d'opportunité de reproduction pour l'espèce native. D'autre part, le comportement reproducteur dominant de l'espèce introduite résulte en une introgression des gènes de l'espèce native vers l'espèce introduite conduisant à un

processus d'extinction par introgression, renforçant davantage le caractère envahissant d'*I. iguana* ou dépend du maintien d'*I. delicatissima* (Vuillaume et al., 2015).

Dans d'autres systèmes, l'hybridation peut directement contribuer à renforcer le caractère invasif d'une espèce et contribuer au succès de colonisation d'espèces introduites. Un tel processus est à la base du modèle de colonisation par l'intermédiaire d'une population dite « tête de pont » (bidgehead population) qui a fait l'objet de mélange de plusieurs vagues d'introductions venant de plusieurs populations de l'aire d'origine (hybridation intraspécifique). Une telle population mosaïque peut combiner différentes caractéristiques des populations d'origine et donc présenter une grande variabilité parmi laquelle la sélection liée au nouvel habitat en dehors de l'aire d'origine pourrait conduire en l'évolution du caractère envahissant de l'espèce. Lors de ma contribution à un projet mené par Mario Vallejo-Marin à l'Université de Stirling, c'est ce mécanisme que nous avons identifié en reconstruisant par ABC l'histoire de l'introduction de Mimulus guttatus en Grande Bretagne (Vallejo-Marín et al., 2021): la population britannique a été le fruit d'introductions multiples depuis plusieurs régions de la côte ouest nord-américaine qui se sont mélangées. Ces apports multiples ont probablement contribué au succès de l'invasion de l'espèce en Grande-Bretagne, population qui elle-même a été l'origine de l'invasion de M. guttatus sur d'autres continents (Europe, Nouvelle Zélande et côte est nord-américaine).

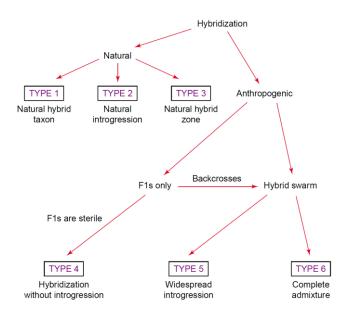


Figure 42: Classification des types d'hybridation d'origine naturelle (type 1-3) ou anthropique (type 4-6). Source: Allendorf *et al.* (2001).

Parmi les 6 types de dynamique d'hybridation impliquant des décisions différentes en matière de protection et conservation des espèces (Figure 42, Allendorf *et al.* (2001)), les exemples cidessus concernent principalement les types 2 et 5 : des cas d'hybrides fertiles qui sous certaines conditions contribuent à des flux de gènes interspécifiques. La distinction de l'origine naturelle ou anthropique est plus complexe et sujette à caution : l'espèce humaine et ses activités ne sont-ils pas après tout un phénomène naturel ? Ce qui est certain c'est que l'activité humaine produit de profonds bouleversements de l'environnement qui ont un impact sans précédent sur les écosystèmes, conduisant à des déséquilibres soudains. Il est tout de même important d'être capable de distinguer les deux cas car l'introgression naturelle est un processus évolutif sur le long terme qui en général ne conduit pas à l'extinction des espèces. Bien au contraire, l'introgression participe au maintien de la capacité d'évolution des espèces (Arnold, 1997) et représente un processus évolutif clé qui doit être conservé. L'impact des contributions anthropiques doit être évalué pour anticiper les conséquences néfastes de l'introgression, en particulier à une époque où l'explosion des échanges commerciaux mondiaux augmente fortement l'opportunité d'introduction d'espèces.

#### PERSPECTIVES DE RECHERCHES

# 5. Génétique des communautés : Analyse comparée des patrons de diversités pour comprendre l'histoire et le fonctionnement des écosystèmes

Comme nous l'avons vu précédemment, la structuration de la diversité génétique dépend de nombreux facteurs imbriqués (histoire démographique, trait de vie des espèces, dynamique du paysage...) dont les contributions respectives sont difficiles à estimer. De plus, d'autres processus éco-évolutifs à l'œuvre au sein des communautés, tels que les interactions biotiques, influencent la dynamique démographique et évolutive des espèces. Comme chaque espèce interagit avec son environnement en fonction de ses caractéristiques propres, les études de génétique des populations focalisées sur une seule espèce ont une portée limitée pour comprendre de façon plus générique le rôle de différents processus dans l'évolution des communautés. Par exemple, comparer la structure génétique de deux espèces de bourdons ayant des capacités de dispersion différentes permet de mieux comprendre l'effet de la fragmentation sur la connectivité entre populations présentant des degrés d'isolement

géographique variés (Darvill et al., 2010). Cette stratégie d'analyse appliquée à un plus grand nombre d'espèces permet une comparaison plus robuste de l'effet des traits de vie, des facteurs géographiques et de l'histoire démographique sur la diversité génétique des populations. Par exemple, dans une étude comparant les patrons de diversité génétique chez 22 espèces de plantes des montagnes, Thiel-Egenter et al. (2009) ont montré que les espèces dont le pollen ou les graines sont dispersés par le vent présentent une plus grande diversité génétique que celles pollinisées par les insectes ou dont les graines sont dispersées par les animaux ou la gravité. Le niveau de diversité génétique est cependant très variable entre espèces, ce qui s'explique par les histoires évolutives différentes. Par exemple, une plus grande diversité est observée chez les espèces présentes dans les Alpes et en haute altitude qui ont probablement survécu à plusieurs cycles de glaciaires-interglaciaires. Outre la répartition de la diversité entre et au sein des populations, la structuration génétique spatiale fine peut également nous renseigner sur l'impact des traits de vie des plantes sur leur capacité de dispersion. Dans une étude estimant la distance de dispersion des gènes à partir de la décroissance du coefficient d'apparentement avec la distance séparant les individus chez 10 espèces d'arbre tropicaux, Hardy et al. (2006) montrent que les espèces ayant des graines lourdes, dispersées par la gravité ou de petits rongeurs ou des densités d'arbres adultes élevées présentent des distances de dispersion des gènes les plus faibles.

#### Approches multi-espèces : de la phylogéographie aux méta-(ré)analyses.

La phylogéographie, l'étude phylogénique de données moléculaires dans un contexte géographique (Avise et al., 1987), a été pensée avec une logique de comparaison multiespèces (Bermingham & Moritz, 1998; Avise, 2009) mais les études se sont depuis
essentiellement intéressées à une seule espèce (McGaughran et al., 2022). Les études multiespèces (s'apparentant aux études de macrogénétiques de classe I, Figure 43) restent rares du
fait de la difficulté de mise en œuvre de tels projets (Gugerli et al., 2008). Les
développements de technologies de séquençage et la baisse des coûts associés peuvent
améliorer la situation, mais la quantité de ressources à mobiliser en amont (échantillonnage,
extraction d'ADN...) et en aval (gestion des données, temps de calcul...) représente un défi
toujours croissant. Il faut cependant observer que les développements récents dans le domaine
du métabarcoding ont transformé la façon dont nous pouvons étudier les communautés
microbiennes ou mesurer les interactions biotiques (Taberlet et al., 2012a; Deiner et al., 2017;
Beng & Corlett, 2020). Ceci montre que certains sauts méthodologiques permettent d'accéder
à un nouveau pan de la biodiversité et du fonctionnement des communautés jusqu'alors

difficilement accessibles. Ces approches appliquées à l'étude de la diversité génétique intraspécifique s'appuyant sur l'ADN environnemental (ou des mélanges d'échantillons) devraient représenter une source d'information multispécifique plus accessible dans un avenir plus ou moins lointain. Dans l'immédiat, la facilité à développer et caractériser en population des marqueurs moléculaires polymorphes chez de multiples espèces rend l'approche comparative plus accessible dans le cadre d'un projet de recherche et permet d'éclairer les processus écologiques et évolutifs qui se déroulent à l'échelle des populations et des communautés.

Afin de gagner en généricité, des études récentes de macrogénétique consistant en la réanalyse combinée de résultats ou de données brutes d'études précédentes (Figure 43, classe II et III, respectivement) permettent de tester des attendus théoriques sur le rôle de différents facteurs dans la répartition de la diversité génétique à large échelle (Leigh et al., 2021). Les études de réanalyses (classes II et III) sont parfois critiquées pour l'inadéquation entre la densité et la précision des données utilisées (coordonnées spatiales approximé, marqueur génétique peu résolutif, ...) et l'échelle spatio-temporelle du processus étudié (Paz-Vinas et al., 2021). Les études plus localisées (dite de classe I, Figure 43) génèrent de nouvelles données détaillées chez plusieurs espèces codistribuées étudiées simultanément. Ce type d'étude met généralement en œuvre un plan d'échantillonnage et des marqueurs génétiques comparables entre espèces et un recueil précis de variables biotiques ou abiotiques pertinentes pour une compréhension plus fine des processus. L'importance croissante des connaissances que l'on peut extraire des méta-analyses donne une nouvelle perspective à l'intérêt du partage transparent et documenté des données et résultats générés lors des projets de recherches.

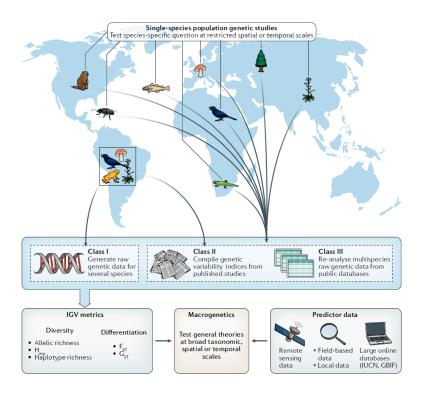


Figure 43 : Les études de macrogénétique consistent à comparer les patrons de diversité génétique chez de nombreuses espèces à des échelles géographique ou phylogénique plus ou moins larges. Source : Leigh *et al.* (2021).

Les projets de recherche que je développe récemment au sein de l'équipe ECOGERE de BIOGECO visent à mieux comprendre le fonctionnement des populations au sein des communautés par des approches comparant les patrons de diversité génétique de plusieurs espèces présentes au sein d'une même communauté. La philosophie générale est similaire aux approches de phylogéographique comparative, mais elle vise à interroger une échelle spatiotemporelle resserrée afin d'explorer l'histoire démographique récente depuis le dernier maximum glaciaire incluant l'impact plus récent des activités humaines (Anthropocène). D'autre part, notre objectif d'étudier les processus écologiques à l'œuvre à des échelles spatiales régionales ou paysagères nécessite un plan d'échantillonnage spatialement dense afin d'être sensible aux processus populationnels (dispersion, variation de taille efficace en lien avec l'environnement). Un des défis de ce changement d'échelles passe par le manque de méthodologie analytique intégrative en génétique des populations comparative, bien que des cadres inférentielles ont été récemment proposés dans les champs de la phylogéographie comparative (Hickerson et al., 2010) et de l'écologie des communautés (Chan, Schanzenbach & Hickerson, 2014). L'objectif de ces perspectives est donc d'explorer le potentiel des approches multi-espèces afin d'étudier les processus populationnels à l'échelle des communautés. Elles se focaliseront sur deux modèles d'études qui partagent une histoire paléogéographique similaire mais qui différent par leur configuration spatiale (population continue ou modèle en îles) et par leurs enjeux en termes de gestion et de préservation de la biodiversité.

#### Liens entre composantes de la biodiversité

La diversité génétique est une des composantes de la biodiversité avec la diversité spécifique, la diversité fonctionnelle et la diversité écosystémique (Verma, 2016; Magurran, 2021). Les liens entre diversité spécifique et fonctionnelle sont le centre de nombreuses études en écologie de communautés, et ceux entre diversité génétique et diversité phénotypique sont l'objet d'études en génétique. Les développements de la théorie neutre en écologie (Hubbell, 1979; Rosindell, Hubbell & Etienne, 2011) ont permis de comprendre que les processus évolutifs similaires régissaient la distribution des allèles au sein des populations et la distribution des espèces au sein des communautés (Antonovics, 1976; Vellend, 2003; Evanno et al., 2009). Un ensemble de développements conceptuels autour de l'analyse de la corrélation entre diversité génétique et spécifique (SGDC, Vellend (2003)) a servi de fondation à des études empiriques visant à estimer la SGDC dans de nombreux contextes (Vellend & Geber, 2005; Vellend et al., 2014). Des synthèses de ces travaux sur lesquelles s'appuient de nouveaux développements analytiques visant à renforcer la solidité des tests d'hypothèses pour des inférences plus robustes (Ehlers, Damgaard & Laroche, 2016; Lamy et al., 2017). C'est ce cadre conceptuel plus intégré que nous souhaitons adopter pour étudier des communautés végétales dans un contexte de recherche appliquée à des problématiques de gestion (Taberlet et al., 2012b; Kahilainen, Puurtinen & Kotiaho, 2014; Aavik & Helm, 2018).

## Modèles d'étude encrés dans les problématiques territoriales au plus près des acteurs

#### Les communautés végétales du cordon dunaire littoral atlantique.

Le projet DuneBioDiv qui s'intéresse à l'étude des facteurs régissant la distribution de différents niveaux de diversité au sein des communautés végétales de la dune littorale Atlantique (financement Labex COTE, 2019-2021, collaboration avec Marie-Lise Benot MC BIOGECO et Maya Gonzalez MC BSA ISPA). Les espèces d'une même communauté sont soumises aux mêmes contraintes abiotiques et partagent *a priori* une histoire évolutive

commune, hypothèse qui est vérifiable (Dexter, Terborgh & Cunningham, 2012). Il devient donc plus facile de comprendre le rôle de la démographique récente et des traits de vie (par exemple liés aux capacités de dispersion) dans la répartition de la diversité génétique et les patrons de connectivité entre populations en comparant les caractéristiques des espèces étudiées. Ainsi, tirant parti 1/ de la facilité avec laquelle on peut rapidement développer et génotyper des marqueurs microsatellite grâce aux développements récents (SSRseq, voir section I), et 2/ de la caractéristique de ces marqueurs à muter rapidement et donc être sensibles aux évènements récents, nous étudions la structuration génétique de 8 espèces herbacées des communautés végétales dunaires présentant des traits de vie contrastés pour mieux comprendre leurs effets sur la structuration génétique des populations et la composition des communautés. Nous allons également tester si toutes les espèces de la communauté ont connu la même histoire évolutive témoignant d'une relative stabilité de la composition de la communauté, ou au contraire, si la dynamique démographique des espèces est dissociée, signe de modification de la composition de la communauté au cours des temps.

Le cordon dunaire littoral aquitain est bordé par l'océan Atlantique à l'ouest et la forêt de pin maritime à l'est et constitue une bande sableuse plus ou moins herbacée de quelques centaines de mètres (50 à 500 m) sur 235 km entre la Pointe de Grave à Anglet. Si à l'échelle régionale le système dunaire est un élément linéaire (Figure 44B) interrompu par quelques cours d'eau et embouchures (Bassin d'Arcachon, courants landais...), la distribution des espèces végétales est structurée en communautés en fonction de la distance à l'océan et de leur capacité à résister à l'ensablement et à l'érosion éolienne (Hesp 1991, Figure 44C). Au sein de la dune littorale Atlantique, le nombre d'espèce augmente également en allant vers les terres (Forey et al., 2008) et les communautés de la dune grise, caractérisées par la présence de nombreux lichens, bryophytes et plantes, font l'objet d'une attention particulière quant à sa gestion et à la conservation d'espèces rares qu'elles abritent (Favennec, 2002a). Des suivis de végétations sont réalisés tous les 6 ans depuis 1997 par l'ONF gestionnaire du milieu et, en collaboration avec le Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique et Marie-Lise Benot (MC BIOGECO) afin de connaître la répartition de la biodiversité végétale et son évolution dans le temps (94 sites suivis tous les 5 ans). Nous nous sommes intercalés dans ce dispositif de suivi en vue d'étudier la diversité génétique de 8 espèces spécialistes des dunes (Figure 44A) échantillonnées dans 29 des sites suivis (Figure 44B).

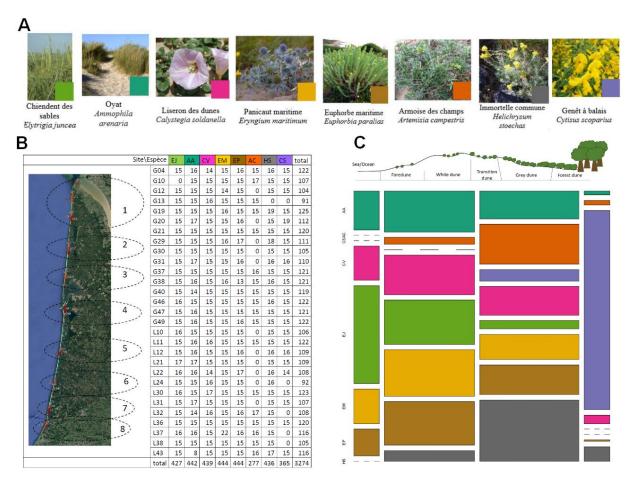


Figure 44 : Espèces végétales des dunes littorales atlantiques étudiées (A), localisation des 29 sites échantillonnés regroupés en 8 zones (pointillés) et effectif prélevé pour l'analyse génétique (B), répartition des espèces échantillonnées dans les différents faciès de la dune (C).

Constitué principalement de sable déposé il y a entre 25 000 et 14 000 ans, le système de dunes visibles actuellement a été formé durant le Moyen Âge (il y a environ 1 500 ans) et le petit âge glaciaire (il y a 400 ans) et s'étend sur 5 à 10 km à l'intérieur des terres (Provoost, Jones & Edmondson, 2011; Bertran et al., 2020). Ces vastes champs de dunes parfois mobiles (épisodes d'ensablements historiques de villages) ont été stabilisés par la plantation de pin maritime (enrésinement), réduisant les dunes non boisées à la seule bande littorale de quelques centaines de mètres constituant un cordon dunaire qui a été édifié au XIX<sup>e</sup> siècle en piégeant le sable grâce à des palissades de planches (Favennec, 2002b) puis stabilisé grâce à une gestion active faisant appel à diverses méthodes : profilage mécanique de la dune, aménagement des accès pour limiter l'érosion, mécanismes accumulant du sable, plantation de végétaux (Favennec, 2002a; Provoost, Jones & Edmondson, 2011). Ainsi, certaines de ces espèces spécialisées dans les dunes mobiles ou les dunes plus stabilisées ont probablement vu leur habitat diminué, ou tout au moins perturbé, depuis l'enrésinement des dunes il y a

environ 160 ans. Les travaux de gestion des dunes visant à limiter l'ensablement des terres, ainsi que le fort attrait touristique de la côte sont autant d'opportunité pour l'introduction de nouvelles espèces, exotiques ou non, qui peuvent venir enrichir les communautés locales. Cependant, on connaît très mal l'effet des évènements paléogéographiques et des facteurs anthropiques récents sur l'évolution des communautés de plantes des dunes, ni même si les plantes répondent de façon similaire aux mêmes variations environnementales et à quelle vitesse. Si les suivis de végétation tous les 6 ans peuvent nous renseigner sur les dynamiques instantanées ou à court terme, la comparaison des histoires démographiques reconstruites à partir des données génétiques pourrait nous renseigner sur l'évolution des communautés à moyen terme.

Nous avons donc développé et génotypé des marqueurs microsatellites (stage de M2 de Lison Zunino, 2020) générant des jeux de données génotypiques utilisables pour l'analyse de la diversité génétique des populations (Tableau 2). Les espèces présentent des niveaux de diversité très variés (de 5.4 à 35.8 allèles par locus, Tableau 2), les espèces polyploïdes présentant en général une diversité élevée.

Tableau 2 : Résultats du développement et du génotypage de microsatellites par séquençage pour les huit espèces végétales des dunes (stage M2 Lison Zunino).

			Loci	Loci séq.	Séq. / loc. /		Loci poly.	Nbr indiv.		Nbr	Nbr taille			
Espèce		Loci dév.*	PCR	(>20X)	indiv.	Ploïdie	fiables	génot.	Succès	haplo.	all.	Haplo./loc.	NA	Erreur
Ammophila arenaria	AA	40	40	40	290	tétra	21	435	53%	225	188	10.7	6.7%	1.0%
Artemisia campestris	AC	40	40	34	213	hexa	15	282	38%	404	203	26.9	7.8%	5.8%
Cytisus scoparius	CS	40	40	33	343	di	17	373	43%	545	271	32.1	5.2%	0.8%
Convolvulus soldanella	CV	40	40	33	280	di	25	440	63%	135	124	5.4	5.9%	0.2%
Elytrigia juncea	EJ	40	40	30	260	hexa	19	425	48%	237	198	12.5	14.8%	4.4%
Eryngium maritimum	EM	40	40	35	228	di	28	447	70%	232	190	8.3	4.7%	0.1%
Euphorbia paralias	EP	40	40	36	347	di	25	440	63%	237	220	9.5	0.2%	0.1%
Helichrysum stoechas	HS	40	40	28	212	tétra	15	425	38%	537	333	35.8	8.0%	1.3%

<sup>\*</sup> seuls les 40 microsatellites nucléaires sont décomptés, les 8 locus chloroplastiques développés n'ayant pas fonctionnés ne sont pas décompté ou utilisés dans l'étude.

Loci dév. : nombre de loci nucléaires développés, Loci PCR : nombre de loci amplifié simultanément dans la PCR multiplex, Loci séq (>20X) : nombre de loci efficacement amplifiés et séquencés avec plus de 20 séquences en moyenne par individu, Séq. / loc. / indiv. : nombre moyen de séquences par locus et par individus, Loci. poly. fiables : nombre de loci polymorphes fiables conservés pour les analyses de diversité, Succès : taux de succès du développement (fiables / développés), Nbr haplo. : nombre d'allèles en considérant l'ensemble des polymorphismes identifié le long des séquences (haplotype), Nbr taille all. : nombre d'allèles qui différent uniquement par la taille (pour référence avec l'ancienne méthode de génotypage de microsatellite par électrophorèse), Haplo./loc. : nombre moyen d'haplotype par locus, NA : taux de données manquantes brute (incluant les témoins négatifs et avant mise en forme du jeux de données), Erreur : taux d'erreur de génotypage calculé à partir du nombre d'allèles divergeant entre génotypes répétés (au moins 48 individus répétés).

### État de conservation et connectivité des populations des macrophytes des bords de lacs et étang arrière-littoraux aquitains.

Les lacs littoraux aquitains (Figure 45) ont une origine récente puisqu'il résulte de la fermeture des estuaires par l'accumulation de sable formant le cordon dunaire il y a 10 000

ans. Il y a environ 3 500 ans, deux grandes lagunes se sont formées de part et d'autre de ce qui est aujourd'hui le Bassin d'Arcachon, puis ces lagunes se sont fragmentées au cours des 1 000 dernières années (Tastet et al., 2008) pour donner le chapelet de lacs et étangs actuels. Ces dernières centaines d'années, les niveaux d'eau ont augmenté suite à la constitution des dunes modernes (Tastet, 2019) comme en témoignent les restes archéologiques aujourd'hui submergés (Tastet et al., 2008). La construction de canaux reliant certains lacs au XIX<sup>e</sup> siècle a permis une stabilisation et une régulation du niveau d'eau. Ces lacs d'eau douce peu profonde constituent un milieu oligotrophe hébergeant des communautés de plantes qui se répartissent en bordure d'étang en fonction de la permanence de la présence d'eau et de sa profondeur en fonction des préférences des espèces hydrophyte, amphibie et hélophyte.

Les communautés végétales des bords d'étangs sont particulièrement sensibles aux conditions environnementales (perturbations naturelles, eutrophisation, niveaux d'eau, piétinement et arrachage lié à l'activité humaine, espèces exotiques envahissantes, ...) et l'étendue de ces pelouses s'est fragmentée et réduite, tout comme leur diversité spécifique de fait de l'extirpation de certaines populations bien documentée par le suivi à long terme de ces communautés par l'UR EABX et ces partenaires gestionnaires des milieux (Loriot, 2020). Ainsi trois espèces de plante sont protégées au niveau national (Isoetes boryana, espèce endémique) ou régional (Lobellia dortmanna et Littorella uniflora) et sont l'objet d'un Plan National d'Action (PNA 2021-2030 coordonnée par la Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique « En faveur des végétations de bords d'étangs arrière-littoraux des Landes et de Gironde » visant à améliorer les actions de conservation in situ de ces trois espèces avec un effet parapluie attendu pour les espèces associés (Loriot, 2020). Le besoin de connaissances sur la répartition de la diversité génétique de ces espèces à l'échelle régionale afin de nourrir la stratégie de conservation in situ des communautés et de leur habitat est spécifiquement identifié comme une action de ce PNA. Ainsi, en collaboration avec Aurélien Jamoneau et Vincent Bertrin (UR EABX) nous avons élaboré un programme de recherche co-construit avec les gestionnaires (projets ISO-SGDC et Vigie-Lacs) qui vise à répondre à ces besoins spécifiques de connaissances.



Figure 45 : Espèces de bordure de lacs et étangs arrière-littoraux aquitains étudiées et représentation schématique du plan d'échantillonnage envisagé.

Parmi la trentaine d'espèce qui compose ces communautés (Bertrin et al., 2018), nous nous sommes focalisés sur les deux espèces protégées Lobellia dortmanna et Litorella uniflora ainsi que 7 autres espèces qui leur sont souvent associées (Figure 45), l'endémique Isoietes boryana étant trop rare pour être échantillonnée pour cette étude. Ces espèces présentent des caractéristiques biologiques contrastées (mode de vie, dépendance à l'eau pour certaines parties de leur cycle de vie, système de reproduction...). Les macrophytes hydrophytes et amphibies présentent une grande variabilité phénotypique selon les conditions environnementales (Bertrin, 2018), témoins de leur grande plasticité phénotypique nécessaire à l'accomplissement de leur cycle de vie dans un environnement contraint et changeant. Contrairement au projet sur les plantes des dunes qui inclut essentiellement des espèces inféodées à la dune, nous avons ici sélectionné des espèces ayant une répartition bien plus large que l'écosystème d'intérêt (en particulier pour certaines espèces hélophytes comme le roseau Phragmites australis). Nous projetons d'échantillonner 15 individus par espèces pour 6 sites dans chacun des 5 lacs (Figure 45) et de développer des marqueurs microsatellites pour génotyper par séquençage ces populations. Des relevés taxonomiques seront réalisés sur chacun des sites pour estimer la diversité spécifique. Enfin des données sur la répartition des espèces, la composition des communautés et leur environnement, acquises lors du suivi à long terme de ces écosystèmes sont disponibles afin de tester l'effet des différents facteurs dans l'évolution de ces communautés (Jamoneau et al., 2021).

#### Génétique des populations comparée

#### Évolution des communautés : histoire évolutive comparable entre espèces ?

Afin d'explorer et de comparer les histoires démographiques des espèces appartenant à la même communauté, nous allons appliquer la méthode d'inférence par simulation *approximate Bayesian computation* (ABC, voire section 2). Une première étude de faisabilité basée sur des simulations inspirées d'histoires démographiques potentielles dans le <u>contexte des dunes</u> a été commencée (stage M2 L. Zunino 2020). Quatre modèles démographiques correspondant aux événements géologiques de constitution des dunes puis des perturbations anthropiques liées à la plantation de pins ou à sa gestion moderne (Figure 46) ont été simulés pour estimer si 20 marqueurs microsatellites séquencés étaient suffisamment informatifs pour différencier 4 modèles démographiques simples.

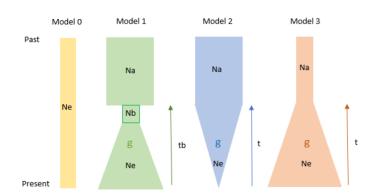


Figure 46: Modèles d'histoire démographique possibles pour les plantes des dunes. Modèle 0: hypothèse nulle, taille efficace constante au cours du temps, modèle 1: goulot d'étranglement suivi d'une expansion démographique, simulant par exemple une propagation anthropique suivie de replantations, modèle 2: déclin démographique, modèle 3: expansion démographique. Ne: taille efficace contemporaine, Na: taille efficace ancestrale, Nb: taille efficace pendant le goulot d'étranglement, tb: temps depuis le goulot d'étranglement, t: temps depuis le changement de taille efficace. Source : rapport de stage de M2 de Lison Zunino.

Les résultats ont montré que ces modèles démographiques pouvaient être différenciés, bien que certains modèles soient très similaires pour certaines valeurs de paramètres et sont difficiles à discriminer (typiquement, un modèle avec une faible réduction de la taille efficace et un modèle sans variation de taille efficace). De tels modèles pourraient être confrontés par

ABC aux données observées pour tester l'hypothèse d'une histoire démographie commune pour les 8 espèces étudiées. Pour aller au-delà d'une simple comparaison entre espèce, nous allons implémenter une approche d'ABC hiérarchique dont les distributions a priori des évènements démographiques sont paramétrées par un jeu de paramètres supérieurs (hyperparameters) permettant de contrôler le degré de similarité entre histoires évolutives et donc de tester statistiquement si les espèces ont des histoires démographiques similaires ou non (Hickerson, Stahl & Takebayashi, 2007; Hickerson et al., 2010; Chan, Schanzenbach & Hickerson, 2014). La modélisation hiérarchique ABC utilisant des hyperparamètres a été précédemment appliquée pour prendre en compte la variabilité des taux de mutations entre marqueurs (Pritchard et al., 1999), et cette stratégie a plus récemment été adoptée pour incorporer la variabilité des paramètres démographiques entre espèces (Hickerson et al., 2010). La valeur de paramètres démographiques simulés est tirée au hasard dans une distribution a priori qui est elle-même conditionnée par des hyperparamètres contrôlant le degré de similarité des paramètres démographiques entre espèces. L'estimation a posteriori des hyperparamètres permet d'estimer le degré de congruence des histoires évolutives et des paramètres démographiques entre espèces et donc d'apporter de l'information sur les processus biogéographiques à l'échelle de la communauté, alors que les paramètres démographiques propres à chaque espèce sont libres de varier indépendamment et peuvent également être estimés.

Ces mêmes modèles démographiques pourraient être appliqués à l'échelle plus localisée des sites, mais il resterait à préciser la capacité de distinguer ces modèles avec un petit effectif (15 individus par site). L'échelle régionale qui regroupe trois à quatre sites pourrait davantage se prêter à l'exercice afin d'étudier si la dynamique démographique est variable dans l'espace, ce qui pourrait être le cas vu les différences spatiales de taux d'érosion (diminuant la dune blanche) et de reprise forestière (diminuant la dune grise). Cependant, il faudra être attentif au fait que ces modèles simples reposent sur l'hypothèse de l'absence de flux de gènes venant de l'extérieur, ce qui pourrait ne pas être le cas de ce système spatialement continu et des espèces à grande capacité de dispersion. Des analyses démographiques modélisant explicitement les différents sites pourraient s'avérer plus informatives par rapport aux processus de dispersion (Qin & Gaggiotti, 2022), mais nécessiteront au préalable de bien comprendre la structure génétique des populations afin de déterminer des modèles démographiques pertinents. En effet, une première analyse exploratoire de la répartition géographique de la diversité génétique permettra d'identifier une éventuelle sous-structuration génétique des espèces

malgré le caractère continu du cordon dunaire. Certaines espèces pourraient révéler des histoires démographiques idiosyncratiques (lié à une colonisation récente par exemple) alors que d'autres, présentant des patrons de diversité génétique communs, pourraient faire l'objet d'analyse comparée pour tester la simultanéité des réponses aux évènements anciens.

Dans le cas du <u>modèle Lacs</u>, la configuration géographique de lacs récents partiellement reliés entre eux par des canaux (Figure 47) paraît favorable à une divergence génétique entre lacs propice à identifier quelques modèles simples d'histoire de divergence. Dans ce contexte, l'approche hiérarchique permettra de tester une convergence des histoires évolutives pour les espèces inféodées aux eaux des lacs, alors que les espèces plus ubiquistes devraient montrer une histoire évolutive moins affectée par l'histoire des lacs. Il sera particulièrement intéressant de tester si les espèces protégées ont une histoire évolutive différente des espèces associées et si leur trajectoire démographique récente montre une évolution plus franche comparée aux espèces plus communes.

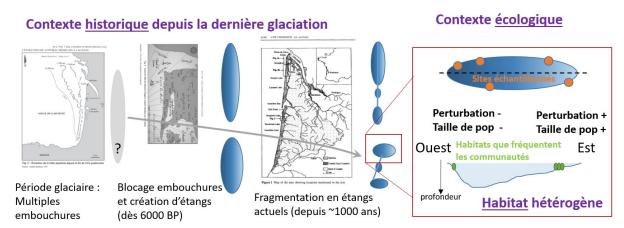


Figure 47 : Schéma représentant le contexte historique récent et l'hétérogénéité des habitats des communautés de macrophytes de lacs littoraux aquitains. Sources : adapté de Clarke et al. (2002) et Prat and Auly (2010).

#### Structuration génétique spatiale des communautés : connectivité et perturbation.

La dispersion des gènes dans l'espace est limitée chez les plantes par la distance de dispersion des graines et du pollen et donc des caractéristiques des vecteurs sur lesquels reposent ces dispersions. Si ce sont les graines qui contribuent à la recolonisation des plantes suivant une perturbation du milieu, le flux de pollen est une composante importante des flux de gènes chez les plantes et maintient une connectivité par flux de gènes entre des sites éloignés géographiquement en particulier chez les espèces anémophiles (Ellstrand, 1992). Comprendre à quelles échelles spatiales se structure la diversité génétique des espèces permet d'évaluer le degré de connectivité des sites ou d'isolement de certaines populations. L'émergence d'une

structure génétique marquée peut être liée à l'histoire démographique (par exemple, colonisation de plusieurs lignées préalablement isolées), à une réduction de la connectivité conduisant à une divergence par dérive (qui sera d'autant plus marquée que la taille efficace des populations sera faible), ou à de l'adaptation locale sélectionnant des phénotypes localement adaptés aux dépens des phénotypes migrants moins adaptés qui sont contresélectionnés (isolement par l'environnement, Wang and Bradburd (2014)).

Si dans le contexte des plantes des dunes, aucun processus d'isolement par l'environnement n'a a priori pas été observé chez les espèces étudiées (pas d'écotypes ou de phénotypes spécifiques de certaines parties des dunes n'ont été identifiées à l'échelle intraspécifique jusqu'à présent), il est clair qu'une pression de sélection pour l'établissement des espèces est à l'œuvre au sein de l'environnement dunaire puisque la composition spécifique des communautés dunaires varie très rapidement de l'océan à la forêt. Ainsi, la dispersion à longue distance doit être contre-sélective chez une plante spécifique de la dune grise, ces graines n'ayant aucune chance de s'établir dans un environnement de dune mobile ou forestier. Or les vents dominants et omniprésents sont orientés nord-ouest / sud-est conduisant la dispersion passive par le vent à faire sortir les propagules de l'habitat favorable. Seuls les vecteurs actifs (entomophilie, barochorie) ou la spécialisation dans la dispersion par gravité peuvent favoriser les dispersions à relativement faible distance favorisant l'établissement dans le milieu adapté pour ces espèces spécialisées. Pour les espèces adaptées à la frange la plus littorale, les capacités à résister à l'ensablement, à l'abrasion éolien ainsi qu'à l'érosion fréquente conduisant à des cycles d'extinction local / recolonisation est la clé de la survie et a pu favoriser les espèces à dispersion clonale par rhizomes (oyat et chiendent des sables par exemple). Pour ces espèces occasionnellement au contact de l'eau, la dispersion de propagules ou de morceau de plantes par les courants côtiers pourrait contribuer à des dispersions à longues distances favorisant la connectivité entre sites à de larges échelles géographiques.

La structure génétique à l'échelle régionale témoigne des traces laissées par des processus écologiques et évolutifs cumulés pendant un temps relativement long, alors que la structure génétique spatiale (SGS) locale (décroissement de l'apparentement entre individus avec la distance à l'échelle de quelques centaines de mètres) rend plutôt compte du processus de dispersion sur les dernières générations (Major et al., 2021). Étudier ces deux échelles de structuration spatiale devrait donc nous apporter des informations complémentaires sur les

capacités de dispersion des espèces en lien avec leur histoire évolutive (SGS régionale) et la dynamique des milieux (SGS locale).

Ainsi, nous avons testé l'hypothèse que les espèces de la dune grise ont une SGS régionale plus forte et à plus courte distance que les espèces présentes dans la dune embryonnaire ou dune blanche mais une SGS locale plus faible du fait de la stabilité du milieu qui va effacer l'agrégation d'individus apparentés qui se forme dans les premières générations suivant une recolonisation (Major et al., 2021). Cette hypothèse est vérifiée pour la SGS locale qui est plus élevée pour les espèces de l'avant dune et dune blanche (stage de M1 de Marie Lapègue, Figure 48) suggérant que la dynamique du milieu conduisant à des phases d'extirpations et recolonisations locales conduisant à une grande hétérogénéité spatiale de la diversité génétique. À l'inversion, l'hypothèse d'une plus forte SGS régionale pour les espèces de la dune grise ou les espèces à plus faible capacité de dispersion (barochorie) n'est pas vérifiée (Figure 48), celles-ci présentent en effet une faible SGS régionale, alors que les espèces à forte capacité de dispersion (anémochorie) montrent les plus fortes SGS régionale suggérant l'implication de processus plus complexes à l'échelle régionale.

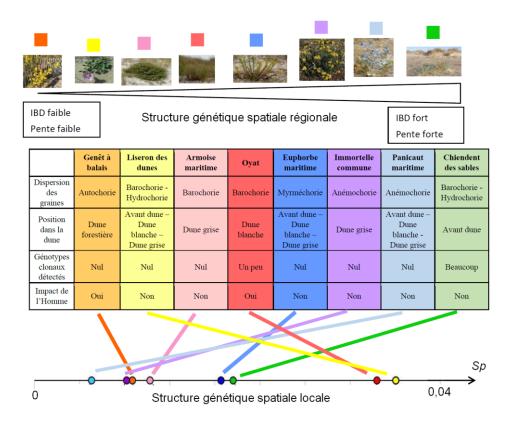


Figure 48 : Structure génétique spatiale (SGS) à l'échelle régionale estimée par isolement par la distance (IBD intersites, en haut) et locale estimée par la statistique *Sp* calculée à partir de la pente de décroissance de l'apparentement en fonction de la distance entre individus (estimé au sein des zones échantillonnées, en bas) et principales caractéristiques des espèces étudiées (ordonnées par niveau d'IBD croissant). Source : adapté du rapport de stage de M1 de Marie Lapègue (2022).

Ces résultats préliminaires sont prometteurs car ils montrent une grande variabilité de patrons de structuration aux différentes échelles spatiales.

D'une part, la structuration spatiale à deux niveaux pourrait être mobilisée par des approches d'inférences basées sur des simulations spatialement explicites (Kelleher et al. 2014; Haller and Messer 2019; Petr et al. 2022, pour un comparatif des approches voir Shaw and Beerli (2022)), afin d'estimer les flux de gènes ou les paramètres de dispersion des espèces (Joseph, Hickerson & Alvarado-serrano, 2016). D'autre part, ces deux composantes de la structuration génétique spatiale pourraient être mise en relation avec des données sur les caractéristiques physiques des habitats (types de dunes, dynamique d'évolution), de la communauté (nombre d'espèces, couverture herbacée), environnementales (variables climatiques, caractéristiques du sol), historique (lignées ou groupes génétiques) et fonctionnelles (traits de dispersion, système de reproduction) pour comprendre la part relative des différents facteurs sur la structure de la diversité génétique par des approches de modèles d'équations structurelles (Iriondo, Albert & Escudero, 2003; Fan et al., 2016; Major et al., 2021) dans une analyse multispécifique (Richardson et al., 2016). Encore faut-il comprendre quelles espèces partagent une histoire évolutive commune et sont comparables dans le cadre d'une analyse comparative pour identifier les facteurs biotiques (traits, interactions) ou abiotiques (environnement, perturbations) qui régissent l'évolution de la communauté. Une première étape de comparaison de la structure génétique entre espèce est donc essentielle pour évaluer la pertinence d'une analyse multi-espèce unifiée et identifier les espèces présentant des caractéristiques singulières : impacts anthropiques directs (plantations), démographique spécifique (colonisation récente), système de reproduction générant des écarts aux modèles utilisés pour les inférences (clonalité ...).

Dans le cas des <u>plantes des lacs</u>, ce sont les rives Est et Ouest qui diffèrent dans leurs caractéristiques physiques ayant des effets sur la sensibilité aux variations du niveau d'eau, le niveau de perturbation par piétinement et la taille des populations (voir contexte écologique Figure 47). Une grande variabilité phénotypique intraspécifique a également été reportée pour certaines espèces étudiées en fonction des contextes environnementaux (Bertrin, 2018), tout comme une structuration spatiale de la composition des communautés qui semble influencée en partie par l'histoire de l'utilisation des terres adjacentes et les perturbations naturelles (Bertrin et al., 2018; Jamoneau et al., 2021). Ainsi les niveaux de diversité intraspécifique et spécifique semblent influencés par des processus récents et structurés

spatialement, un contexte qui pourrait être favorable à des processus d'isolement par l'environnement lié à des processus d'adaptation local. Cette hypothèse se traduit par une structuration génétique marquée aux marqueurs génétiques neutres à des échelles de distance inférieurs à la capacité de dispersion des propagules. L'existence d'une telle structuration génétique spatiale serait à prendre en compte dans la stratégie de gestion, et son origine, liée à l'adaptation locale ou à la divergence par dérive, devra être évaluée (Flanagan et al., 2018). Cela permettrait de mettre en œuvre une gestion adaptée (Aavik & Helm, 2018), visant, respectivement, à la conservation des sous-populations pour maximiser la diversité génétique et le potentiel évolutif (Jump, Marchant & Peñuelas, 2009; Hoban, Kallow & Trivedi, 2018), ou à augmenter la taille (efficace) des populations par repeuplement et en rétablissant la connectivité dans le cas de dérive marquée.

#### État de conservation des populations à l'échelle des communautés.

Dans le <u>modèle Lacs</u> où les enjeux de conservation sont forts, l'objectif est d'identifier les facteurs liés à la répartition de la diversité génétique chez ces espèces, et en particulier de comprendre si les espèces protégées présentent une diversité génétique réduite par rapport aux espèces plus répandues ou abondantes. Nous prévoyons d'évaluer l'état de conservation des populations des espèces protégées du point de vue de la diversité génétique en implémentant les recommandations issues des travaux du consortium Group on Earth Observations Biodiversity Observation Network (GEO BON) détaillants les Variable Essentielles de Biodiversité Génétique (Genetic EBV) à reporter pour évaluer le statut et la tendance d'évolution de l'état des populations et d'espèces. Cette initiative doit être adoptée afin de favoriser la prise en compte de la diversité intraspécifique dans les décisions publiques concernant la gestion de la biodiversité et plus largement, les impacts des politiques publiques sur la biodiversité. Le projet étant réalisé en coconstruction avec les gestionnaires, un des objectifs est également de communiquer les résultats et leurs implications aux organismes et personnelles en charge de la gestion du milieu en illustrant par un exemple concret l'importance de considérer une des composantes intraspécifiques de la biodiversité pour guider les stratégies de gestion. Une meilleure communication avec les gestionnaires est en effet un des principaux leviers pour faire progresser la prise en compte de la diversité intraspécifique dans le cadre de la gestion et plus largement des politiques publiques (Pérez-Espona & ConGRESS Consortium, 2017; Taylor, Dussex & van Heezik, 2017; Holderegger et al., 2019).

Cependant, l'utilisation d'estimateurs de la diversité génétique comme proxy de l'état de conservation ne peut s'affranchir d'une analyse plus large du contexte historique et écologique qui peut influencer grandement les niveaux de diversité observés entre populations ou entre espèces. Nous chercherons donc dans un premier temps à tester quelles espèces présentent une répartition de la diversité génétique compatible avec une histoire évolutive récente commune (Figure 47) grâce à l'analyse comparative de la structure génétique des populations puis à des approches d'inférences par simulations hiérarchisées déjà présentées précédemment dans le contexte des communautés végétales des dunes. Nous serons également attentifs aux effets éventuels de la taille des habitats puisque le contexte écologique hétérogène, en particulier les rives Est aux pentes plus douces sont plus favorables à l'établissement de population de plus grande taille (davantage de surface ayant une profondeur donnée) que les rives Ouest caractérisées par des pentes abruptes et donc des surfaces d'habitat réduites (Figure 47). Ces éléments de contexte pris en compte nous vérifierons l'hypothèse que les espèces rares présentent une diversité génétique réduite par rapport aux espèces plus fréquentes. La comparaison des niveaux de diversité entre espèces est complexe car elle dépend de facteurs évolutifs (histoire phylogénique, niveau de ploïdie, ...) difficilement contrôlables. Une hypothèse davantage testable serait que les espèces rares présentent une plus grande variation du niveau de diversité génétique, les populations marginales ou plus isolées montrant une érosion génétique plus marquée que les populations en bon état de conservation, alors que la variation des niveaux de diversité génétique pour les espèces plus fréquentes doit être plus homogène car moins sensible aux effets de la dérive. Ainsi, au-delà de ces indicateurs d'état, l'étude spatiale de la diversité génétique va apporter des informations sur les processus écologiques contemporains (Johnson, Peat & Adams, 2009) qui sont d'un intérêt majeur pour la gestion tels la connectivité des populations au sein des lacs ou entre lacs.

La dune littorale fait l'objet d'une gestion active (coordonnée par l'ONF) visant à limiter l'ensablement des terres par la fixation de la dune. La végétation des dunes permet de limiter l'érosion éolienne et l'oyat est ainsi utilisé pour végétaliser à nouveau des zones ayant subi l'érosion. Ainsi, dans l'objectif futur du développement de graines ou plants d'espèces locales qui seraient utilisées pour ces actions de végétalisation, il est intéressant de connaître si une espèce est spatialement structurée en plusieurs groupes génétiques afin de planifier les récoltes de matériels à l'échelle des différents groupes en vue de propagation et replantation. Cela permettra de conserver d'éventuelles adaptations locales tout en préservant le maximum

de la diversité génétique de l'espèce. Dans tous les cas, la prise en compte de la diversité génétique dans les actions repeuplement est essentielle pour restaurer des écosystèmes fonctionnels.

L'écosystème dunaire abrite plusieurs espèces de plantes et d'animaux faisant l'objet de protection ou d'action de conservation. Nous nous sommes intéressés exclusivement à des espèces communes pour le moment, dans l'optique de comprendre la structuration des populations des espèces clés de ces communautés. Des études similaires appliquées aux espèces rares emblématiques des dunes pourraient aider à apporter des informations sur l'état des populations et aider à planifier une éventuelle stratégie de conservation in ou ex situ. Par exemple, des approches de plan de conservation systématique (systematic conservation planning) ont été appliquées pour déterminer un réseau de sites important à préserver pour conserver une diversité de caractéristiques écologiques (diversité spécifique et écosystémique) et socio-économiques (Alard et al., 2019). La prise en compte de la diversité génétique des espèces protégées et communes dans une approche par plan de conservation pourrait permettre de maximiser la préservation de la diversité génétique source d'adaptabilité des espèces (Andrello et al., 2022). Même si les patrons de diversité idiosyncratiques des espèces peuvent résulter en des solutions espèce spécifiques, la prise en compte de ce niveau de diversité peut d'aboutir à des solutions permettant de préserver les processus évolutifs à l'échelle des communautés (Paz-Vinas et al., 2018; Hanson et al., 2020).

Pour aller plus loin sur l'estimation de l'état de conservation d'une espèce ou populations, des approches de génomiques des populations pourraient être appliquées aux espèces rares afin d'estimer l'hétérozygotie intra-individuelle, le coefficient de consanguinité et le fardeau génétique. Ces paramètres sont essentiels pour comprendre les dynamiques de purge des allèles délétères et les conséquences de la dépression de consanguinité et estimer l'âge et l'intensité des événements démographiques récents (Hendricks et al., 2018). L'établissement d'un génome de référence et les approches de reséquençage devenant de plus en plus accessibles, les informations apportées par une approche génomique peuvent s'avérer très utiles pour apprécier plus finement les dynamiques d'évolution au sein des petites populations et les conséquences pour la conservation des processus à l'œuvre (Yoder et al., 2018; Hendricks et al., 2018; Hohenlohe, Funk & Rajora, 2021).

# Apport de l'analyse conjointe de la diversité génétique et spécifique pour la gestion des écosystèmes.

#### Diversité génétique et spécifique : processus parallèles et interactions.

Une des questions majeures récente en écologie est de comprendre l'importance relative de la variation intraspécifique, de la diversité des espèces et des facteurs environnementaux dans le processus d'assemblage des communautés.

La dispersion, la dérive et la sélection sont des processus évolutifs fondamentaux qui agissent aussi bien sur la répartition des allèles au sein des populations que des espèces au sein des communautés (Figure 49). Ainsi, la diversité génétique au sein des populations et la diversité des espèces au sein des communautés peuvent covarier dans l'espace lorsque les caractéristiques locales influencent de manière parallèle les deux niveaux de diversité ou parce qu'un niveau de diversité influence l'autre par différents mécanismes (Lankau & Strauss, 2007). Ainsi, en théorie la corrélation entre la diversité génétique d'une espèce cible et diversité spécifique de sa communauté associée (SGDC) doit être plus faible dans les communautés fortement façonnées par le filtrage environnemental que dans les communautés où les processus neutres sont prédominants (Vellend et al. 2014). Par conséquent, la corrélation entre la diversité génétique d'une espèce focale et la diversité des espèces de la communauté permet de comprendre les processus écologiques et évolutifs à l'œuvre au sein des communautés (Vellend & Geber 2005).

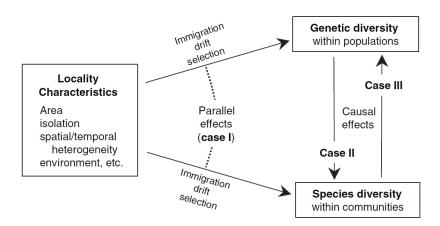


Figure 49: Connections possibles entre diversité génétique et diversité spécifique. Sources : Vellend and Geber (2005).

Dans une méta-analyse récente, Lamy et al. (2017) ont montré qu'il y avait autant de SGDC positives que négatives reportées dans la littérature suggérant que d'autres facteurs que les

processus neutres (démographie et connectivité), qui doivent conduire à une SGDC positive, étaient à l'œuvre. Des développements théoriques reposants sur les patrons de SGDC ont été proposés, en particulier un modèle neutre qui permet de construire des tests d'hypothèses et aide à prévoir les conditions d'émergence de la SGDC et à interpréter les partons observés (Laroche et al., 2015). Ces résultats montrent également la complexité des effets croisés sur les patrons de SGDC. Par exemple, le signe de la SGDC attendu dans le cas d'un modèle neutre dépend du taux de mutation des marqueurs génétiques avec lesquels on estime la diversité génétique (Laroche et al., 2015). Pour aider à identifier les facteurs écologiques contribuant à la SGDC, des développements statistiques permettent de décomposer les effets de différents facteurs environnementaux et biotiques sur la SGDC (Lamy et al., 2017). Un des enjeux identifiés est d'aller au-delà de l'étude d'une seule espèce cible (Lamy et al., 2017) afin de mieux évaluer les relations entre niveaux de diversités et les interactions biotiques connues pour certaines espèces au sein des communautés.

Les quelques études ayant une approche multi-espèce ont utilisé différentes stratégies d'analyses : analyse multi-espèce amalgamant les indices de diversité (Taberlet et al., 2012b; Frey et al., 2016) ou les SGDC pour estimer un SGDC à l'échelle de la communauté, ce qui permet de comprendre les similarités écologiques entre espèces ou leur réponse différentielles à certains facteurs environnementaux (Lamy et al., 2013; Ishii et al., 2022); méthode purement moléculaire basée par exemple sur le séquençage de génomes mitochondriaux de communautés permettant d'analyser à la fois les deux niveaux de diversité (Gómez-Rodríguez et al., 2017) dont un des avantages est d'ouvrir la voie à une analyse intégrée combinant processus écologique structurant les communautés et processus démographiques historiques (Overcast, Emerson & Hickerson, 2019). L'étude comparée de la SGDC de 27 espèces de plantes alpines a montré que les histoires démographiques particulières des espèces, marquées par la présence de refuge glaciaire et les processus de recolonisations postglaciaires, conduisent à une absence de SGDC globale, bien que quelques espèces présentent une SGDC significative positive ou négative en lien avec une histoire démographique ou des caractéristiques écologiques favorable à l'émergence de SGDC (Taberlet et al., 2012b). Les processus démographiques récents, tels que la connectivité agissant de concert sur la répartition des allèles et des espèces peut contribuer une SGDC positive (par exemple, un modèle en îles), alors que la réponse différentielle des espèces à certaines caractéristiques de l'habitat peut éroder la SGDC (Lamy et al. 2013a). Les perturbations générant des phénomènes d'extinction / recolonisation (Frey et al., 2016) peuvent contribuer négativement à la SGDC qui peut mettre plusieurs centaines de générations avant de retourner à l'état d'équilibre (Figure 50). Une autre approche multispécifique consiste à appliquer une méta-analyse afin d'identifier les facteurs influençant l'ensemble des espèces et d'estimer le niveau d'homogénéité de réponse des espèces aux facteurs identifiés (Fourtune et al., 2016). Appliquée à l'étude des communautés de poissons d'eau douce, la méta-analyse met en évidence les rôles de l'isolement géographique et de la taille de l'habitat disponible dans la SGDC alpha (corrélation des diversités intrasites) modérément positive, et l'effet de l'environnement abiotique agissant comme un filtre à la fois sur les espèces et les allèles pour expliquer la SGDC bêta (corrélation des différences intersites) faiblement positive (Fourtune et al., 2016).

Dans le cas des communautés de plantes de landes (Ishii et al., 2022), les traits de fonctionnels liés à la compétition, en plus des traits liés à la dispersion, se sont révélés être des facteurs prépondérants pour expliquer les patrons de SGDC mettant en lumière le rôle des interactions biotiques comme la compétition dans la structuration de la diversité.

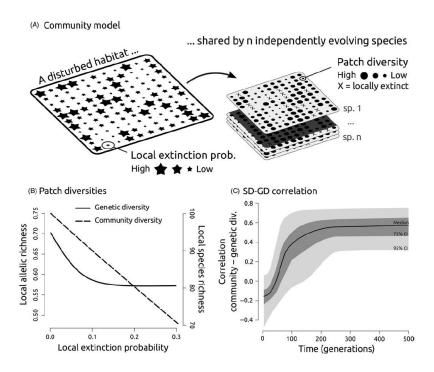


Figure 50 : Modèle de génétique des populations simulant l'évolution de la diversité génétique neutre de multiples espèces partageant le même paysage soumis à la perturbation et de la diversité spécifique de chaque patch du paysage (A). À l'équilibre (B), les diversités génétique et spécifique déclinent avec la probabilité d'extinction locale, générant une SGDC positive. Suite à une perturbation (C), la SGDC met un certain temps à retourner à l'état d'équilibre. Source : Frey *et al.* (2016).

#### Étude conjointe des diversités génétique et spécifique de communautés à enjeux.

Les communautés végétales des dunes et des bords de lacs étant bien caractérisées pour leur composition taxonomique, il y a une bonne opportunité sur ces modèles de comparer l'organisation spatiale de la diversité à différentes échelles, intraspécifique (génétique) et spécifique (au sein des communautés) pour mieux comprendre les processus communs qui agissent à ces deux niveaux (Vellend et al., 2014; Fitzpatrick & Keller, 2015).

Une étude précédente focalisée sur les communautés végétales des dunes a estimé la diversité génétique multispécifique par une analyse AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism, marqueur dominant basée sur la longueur de fragments d'ADN générés par restriction enzymatique) de 7 espèces (5 endémique et 2 généralistes) et la diversité spécifique pour 26 sites et montré une SGDC positive à l'échelle de la communauté (Frey et al., 2016). Ce patron de SGDC a pu être relié aux activités humaines, la présence d'infrastructures humaines à proximité des sites étudiés (comme proxy du niveau de perturbation anthropique) réduisant à la fois la diversité génétique et spécifique, montrant que la SGDC est un indicateur qui peut réagir rapidement aux phénomènes récents. Les niveaux de perturbation naturelle n'ont pas d'effet sur la SGCD à l'échelle de la communauté. Une étude de la SGDC au grain des espèces (et non à l'échelle de la communauté) permettrait de mieux mettre en évidence d'éventuelles réponses différentielles des espèces à l'effet des perturbations, ce qui apparaît d'autant plus important que plusieurs habitats se succèdent de la plage à la forêt. Ainsi la délimitation des communautés utilisées pour estimer la diversité spécifique pourrait être affinée (Lamy et al., 2017) afin d'identifier les facteurs spécifiques à l'œuvre, et probablement différents, dans la dune mobile et la dune fixée.

Nous estimerons la contribution relative des facteurs environnementaux (caractéristique du site : superficie de l'habitat disponible, conditions environnementales et connectivité) et des facteurs biotiques (taille de la population de l'espèce focale, relation biotique avec les autres espèces végétales) à la corrélation entre la diversité génétique de chaque espèce cible et la diversité spécifique des communautés définies soit globalement ou bien pour chaque faciès dunaire. L'étude de la diversité génétique chez plusieurs espèces cibles appartenant à différentes communautés devrait nous permettre de mieux comprendre les processus opérant au niveau de la métacommunauté, en particulier en décomposant l'effet des différents facteurs sur la SGDC alpha et la bêta (Fourtune et al., 2016; Lamy et al., 2017) et en considérant les variations entre espèces et entre sites pour extraire davantage d'informations des patrons de diversités (Leibold et al., 2022).

Théoriquement, les espèces dominantes devraient présenter un patron de SGDC significatif et une forte importance relative des effets biotiques, les espèces facilitatrices présentant une corrélation positive tandis que les espèces compétitrices présentant des corrélations négatives. Les corrélations observées pour trois espèces structurantes des communautés végétales de la dune (Elytrigia juncea, Ammophila arenaria et Helichrysum stoechas) impliquées dans des interactions biotiques précédemment étudiées (Forey et al. 2009) seront utilisées comme référence pour l'interprétation des patrons observés chez les cinq autres espèces étudiées dont l'interaction au sein de la communauté est inconnue. Ainsi, la force et le sens de la SGDC devraient théoriquement être opposés pour les espèces facilitatrices (Elytrigia juncea, Ammophila arenaria) et les espèces compétitrices ou excluant (Helichrysum stoechas), hypothèse que nous vérifierons.

Chez les plantes de bord de lacs, les roselières à Phragmites australis semblent jouer un rôle de facilitation et de protection pour les populations de certaines espèces telles que Lobelia dortmanna (Bertrin, 2018), cette hypothèse devrait donc se traduire par une SGDC significative et positive, la présence de ces espèces rares semblant fortement corrélée à la diversité spécifique de ces communautés pauvres en espèces. Plus généralement, dans ce système équivalent à un modèle en île, une SGDC positive est attendue à cause des effets prédominants de la taille et la connectivité des habitats agissant de concert aux deux niveaux. De plus, l'équilibre mutation-dérive est atteint plus rapidement en populations structurées que dans les systèmes de population continue dont la taille efficace élevée éloigne temporellement l'état d'équilibre mutation-dérive et qui doivent davantage être influencés par les processus historiques récents (Taberlet et al., 2012b). Le contexte spatial sera donc à considérer de près et il sera intéressant de tester si ces prédictions se vérifient dans les contextes différents des communautés végétales des bords de lacs (fragmentées aux échelles intra- et interlacs) et des dunes (plus ou moins continu, avec des variations possibles entre type de dune, les espèces de la dune mobile ayant davantage l'opportunité de se disperser que les espèces de la dune grise, habitat qui par ailleurs est de plus en plus fragmenté).

Enfin, la variation de la force et du signe de la SGDC le long des gradients environnementaux, en considérant les corrélations de diversités génétique et spécifique bêta entre sites (SGDC bêta, Lamy et al. 2017) ainsi que la décomposition des effets des différents facteurs biotiques et abiotiques, fournira une image spatialisée de l'effet des facteurs environnementaux et des interactions biotiques dans les communautés. La confrontation des matrices de SGDC bêta (ou d'une de ces composantes les plus significatives) avec des

matrices de distance géographique, de distance fonctionnelle intégrant les capacités de dispersion des espèces ou environnementales permettra d'estimer la part relative de la dispersion et du filtre environnemental dans la composition des communautés.

#### Challenges méthodologiques pour une meilleure intégration multi-échelle

Relier différentes échelles d'analyses va permettre d'associer plus directement les apports des disciplines de la génétique des populations (reconstitution de l'histoire, modèle d'évolution neutre) et de l'écologie des communautés (assemblage d'espèces, traits fonctionnels) et ainsi améliore notre compréhension sur le fonctionnement des écosystèmes (Ehlers, Damgaard & Laroche, 2016; Lamy et al., 2017; Raffard et al., 2019). Des développements méthodologiques récents rendent envisageable une bonne intégration des différentes échelles étudiées. Par exemple, l'estimation de la diversité basée sur les nombres de Hill permet une décomposition cohérente de la diversité (Sherwin et al., 2017) estimée à plusieurs niveaux d'organisation (diveristé génétique, spécifique et foncitonnelle, Gaggiotti et al. 2018) et dans un contexte spatialisé (Qin & Gaggiotti, 2022). Ce cadre statistique commun devrait permettre une estimation de la SGDC plus robuste et flexible qui pourra être mobilisée par des méthodes d'inférence par simulation (Frey et al., 2016; Petr et al., 2022). D'autre part, il serait intéressant de comparer le contenu en information des différents statistiques résumées pour différencier différents modèles d'évolution de communautés par des approches basées sur des simulations et des analyses d'ABC par Random Forest. Un tel travail d'inférence basée sur la diversité spécifique a montré que des données à la fois spatiales et temporelles sont nécessaires pour inférer les processus écologiques agissant au sein des métacommunautés (Guzman et al., 2022). Il apparaît alors important d'inclure la diversité génétique dans un tel cadre inférentiel afin d'évaluer l'utilité de l'information de temporalité apportée par les données génétiques, et comprendre plus clairement l'information apportée par chaque niveau de diversité et leurs interactions. Là où les données spécifiques manquent de sensibilité temporelle et nécessite plusieurs échantillonnages échelonnés dans le temps (Guzman et al., 2022), une collection de données spécifique et génétique spatialisées (non répétée dans le temps) pourrait suffire pour inférer les processus dynamiques dans les métacommunautés.

Des développements récents dans l'inférence par simulation à l'échelle des communautés permettent maintenant d'identifier l'écart à la neutralité et d'estimer l'écart à l'équilibre (Overcast, Emerson & Hickerson, 2019) ainsi que la part relative des processus neutres - histoire, trait de vie - et non-neutres - filtre environnemental, compétition (Luiselli et al., 2021; Overcast et al., 2021). Ces méthodes combinent deux types de simulations (chapitre 2):

forward pour simuler la dynamique démographique de la communauté intégrant ou non un dynamique écologique complexe (interactions biotiques ou abiotiques), et backward pour simuler les généalogies d'allèles en fonction des contextes démographiques propres à chaque espèce dans les simulations. L'intégration de traits fonctionnels à l'échelle des espèces, ou plus récemment à l'échelle intraspécifique, permet de tester l'influence des filtres environnementaux et des interactions biotiques dans la structuration des communautés et comprendre si la compétition s'exerce au niveau intraspécifique ou interspécifique (Luiselli et al., 2021). Ces approches ont été développées pour simuler, et appliquées pour analyser, des données génétiques mono-locus orthologues à l'échelle des espèces de la communauté étudiée (typiquement un gène mitochondrial ou chloroplastique). Bien que les outils moléculaires permettant de séquencer de larges portions des génomes nucléaires chez certaines familles commencent à émerger (par exemple par capture Angiosperms353 (Slimp et al., 2021)) rendant possible la génération de données génomiques compatibles avec ces méthodes, il serait intéressant de tester si une approche plus flexible consistant à simuler de multiples marqueurs nucléaires spécifiques à chaque espèce (plus adaptable aux données disponibles) ne pourrait pas être également efficace (Overcast et al., 2022). Quoi qu'il en soit, ces nouvelles approches permettent d'intégrer des variables phénotypiques liées à des traits fonctionnels mesurés à la fois à l'échelle des espèces (Overcast et al., 2021) et des individus (Luiselli et al., 2021) et donc d'étudier l'influence des facteurs biotiques avec une plus grande finesse. Cette perspective est particulièrement importante pour comprendre et prédire (voire optimiser) la réponse des communautés aux changements environnementaux (Overcast et al., 2022).

#### Analyse intégrée des composantes de la biodiversité pour une meilleure gestion

Enfin, comprendre les relations entre niveaux de diversité est fondamental pour la préservation de la biodiversité. Si la Convention sur la Diversité Biologique, traité international adopté au sommet de la Terre à Rio en 1992, vise à conserver la biodiversité sous toutes ces dimensions (génétique, spécifique et écosystémique), la diversité génétique n'est pas encore suffisamment considérée dans les politiques publiques (Díaz et al., 2020) alors que la diversité génétique des espèces s'érode inexorablement (Exposito-Alonso et al., 2022). La diversité spécifique est souvent considérée comme proxy pour la diversité génétique, sans que ce raccourci repose sur un fondement scientifique (Taberlet et al., 2012b). Une meilleure prise en compte de la diversité génétique est nécessaire au sein des institutions internationales et dans les politiques publiques (Hoban et al., 2021). Si le débat sur la valeur

de la diversité génétique neutre dans la conservation a récemment fait rage (DeWoody et al., 2021; Teixeira & Huber, 2021; García-Dorado & Caballero, 2021), il est maintenant bien établi que conserver la variabilité génétique à l'échelle des génomes, plutôt que la variabilité à des marqueurs fonctionnels ou adaptatifs, est la meilleure stratégie pour maintenir la capacité d'adaptation des espèces (Kardos et al., 2021; Willi et al., 2022) et les services écosystémiques associés à la diversité génétique (Des Roches et al., 2021). La mise en lumière des enjeux autour de la biodiversité, et en particulier de la diversité génétique (Kershaw et al., 2022), à l'occasion de la COP15 notamment (Hoban et al., 2023), ainsi que l'unification des méthodes d'estimation de la diversité génétique s'appuyant ou non sur des données génétiques (O'Brien et al., 2022), devrait grandement faciliter la prise en compte de la diversité intraspécifique et des processus qui y sont associés dans les actions de préservation de la biodiversité. Un des défis pour cette nouvelle perspective sera de réduire le fossé entre recherche et action qui a freiné la prise en compte des concepts évolutifs dans les stratégies de gestion (Taylor, Dussex & van Heezik, 2017; Cook & Sgrò, 2018). Améliorer les connaissances et leurs communications auprès des acteurs et augmenter les interactions entre chercheurs et gestionnaires ont été identifiés comme des priorités pour réduire ce fossé (Hoban et al., 2013; Taylor, Dussex & van Heezik, 2017; Cook & Sgrò, 2018). Face à ce constat une solution pourrait être des projets de recherches intégrés dans les actions des plans nationaux ou régionaux d'actions favorisant une coconstruction des questions scientifiques en amont, une meilleure interaction au cours du projet et communication des résultats à l'ensemble des acteurs. L'urgence liée à la crise de la biodiversité nécessite une mobilisation de connaissances et compétences multiples qui va au-delà de la sphère académique ou d'un champ disciplinaire donné. La prise en compte des usages et des impacts humains et des enjeux socio-économiques liés à aux écosystèmes est de première importance pour la définition des objectifs de la gestion et nécessite une approche multidisciplinaire et multiacteurs (Xu et al., 2021) indispensable pour éclairer les multiples enjeux qui reposent sur les systèmes biologiques complexes que sont les écosystèmes.

#### Bibliographie

Aavik T, Helm A. 2018. Restoration of plant species and genetic diversity depends on landscape-scale dispersal. *Restoration Ecology* 26:S92–S102. DOI: 10.1111/rec.12634.

Abbott R, Albach D, Ansell S, Arntzen JW, Baird SJE, Bierne N, Boughman J, Brelsford A, Buerkle CA, Buggs R, Butlin RK, Dieckmann U, Eroukhmanoff F, Grill A, Cahan SH, Hermansen JS, Hewitt G, Hudson AG, Jiggins C, Jones J, Keller B, Marczewski T, Mallet J, Martinez-Rodriguez P, Möst M, Mullen S, Nichols R, Nolte AW, Parisod C, Pfennig K, Rice AM, Ritchie MG, Seifert B, Smadja CM, Stelkens R, Szymura

- JM, Väinölä R, Wolf JBW, Zinner D. 2013. Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 26:229–246. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x.
- Ackerman MW, Hand BK, Waples RK, Luikart G, Waples RS, Steele CA, Garner BA, Mccane J, Campbell MR. 2016. Effective number of breeders from sibship reconstruction: Empirical evaluations using hatchery steelhead. *Evolutionary Applications* 10:146–160. DOI: 10.1111/eva.12433.
- Alard D, Revers F, Cimon-Morin J, Alfonsi E, Benot M-L, Poulin M, Barneix M, Rosebery D. 2019. Biodiversité et services écologiques dans les paysages de dunes littorales : compromis, synergies et critères pour la planification spatiale de la conservation. In: *Rencontres d'Ecologie des Paysages 2019*. Bordeaux,.
- Allendorf FW, Funk WC, Aitken SN, Byrne M, Luikart G, Antunes A. 2022. *Conservation and the genomics of populations*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Allendorf F, Leary R, Spruell P, Wenburg J. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution* 16:613–622. DOI: 10.1016/S0169-5347(01)02290-X.
- Anderson EC, Thompson EA. 2002. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data. *Genetics* 160:1217–29.
- Andrello M, D'Aloia C, Dalongeville A, Escalante MA, Guerrero J, Perrier C, Torres-Florez JP, Xuereb A, Manel S. 2022. Evolving spatial conservation prioritization with intraspecific genetic data. *Trends in Ecology & Evolution* 37:553–564. DOI: 10.1016/j.tree.2022.03.003.
- Antonovics J. 1976. The input from population genetics: "The new ecological genetics." *Systematic Botany* 1:233, DOI: 10.2307/2418718.
- Aref-Eshghi E, Kerkhof J, Pedro VP, Barat-Houari M, Ruiz-Pallares N, Andrau J-C, Lacombe D, Van-Gils J, Fergelot P, Dubourg C, Cormier-Daire V, Rondeau S, Lecoquierre F, Saugier-Veber P, Nicolas G, Lesca G, Chatron N, Sanlaville D, Vitobello A, Faivre L, Thauvin-Robinet C, Laumonnier F, Raynaud M, Alders M, Mannens M, Henneman P, Hennekam RC, Velasco G, Francastel C, Ulveling D, Ciolfi A, Pizzi S, Tartaglia M, Heide S, Héron D, Mignot C, Keren B, Whalen S, Afenjar A, Bienvenu T, Campeau PM, Rousseau J, Levy MA, Brick L, Kozenko M, Balci TB, Siu VM, Stuart A, Kadour M, Masters J, Takano K, Kleefstra T, de Leeuw N, Field M, Shaw M, Gecz J, Ainsworth PJ, Lin H, Rodenhiser DI, Friez MJ, Tedder M, Lee JA, DuPont BR, Stevenson RE, Skinner SA, Schwartz CE, Genevieve D, Sadikovic B. 2020. Evaluation of DNA methylation episignatures for diagnosis and phenotype correlations in 42 mendelian neurodevelopmental disorders. *The American Journal of Human Genetics* 106:356–370. DOI: 10.1016/J.AJHG.2020.01.019.
- Avise JC. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36:3–15. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2008.02032.x.
- Avise JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Neigel JE, Reeb CA, Saunders NC. 1987. Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:489–522.
- Aykanat T, Johnston SE, Cotter D, Cross TF, Poole R, Prodőhl PA, Reed T, Rogan G, McGinnity P, Primmer CR. 2014. Molecular pedigree reconstruction and estimation of evolutionary parameters in a wild Atlantic salmon river system with incomplete sampling: a power analysis. *BMC Evolutionary Biology* 14:68. DOI: 10.1186/1471-2148-14-68.
- Bacles CFE, Bouchard C, Lange F, Manicki A, Tentelier C, Lepais O. 2018. Estimating the effective number of breeders from single parr samples for conservation monitoring of wild populations of Atlantic salmon *Salmo salar . Journal of Fish Biology* 92:699–726. DOI: 10.1111/jfb.13537.
- Baetscher DS, Clemento AJ, Ng TC, Anderson EC, Garza JC. 2017. Microhaplotypes provide increased power from short-read DNA sequences for relationship inference. *Molecular Ecology Resources* 18:296–305. DOI: 10.1111/1755-0998.12737.
- Baird NA, Etter PD, Atwood TS, Currey MC, Shiver AL, Lewis ZA, Selker EU, Cresko WA, Johnson EA. 2008. Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. *PLoS One* 3:e3376. DOI: 10.1371/journal.pone.0003376.
- De Barba M, Miquel C, Lobréaux S, Quenette PY, Swenson JE, Taberlet P. 2016. High-throughput microsatellite genotyping in ecology: Improved accuracy, efficiency, standardization and success with low-quantity and degraded DNA. *Molecular Ecology Resources* 17:492–507. DOI: 10.1111/1755-0998.12594.

- Barson NJ, Aykanat T, Hindar K, Baranski M, Bolstad GH, Fiske P, Jacq C, Jensen AJ, Johnston SE, Karlsson S, Kent M, Moen T, Niemelä E, Nome T, Næsje TF, Orell P, Romakkaniemi A, Sægrov H, Urdal K, Erkinaro J, Lien S, Primmer CR. 2015. Sex-dependent dominance at a single locus maintains variation in age at maturity in salmon. *Nature* 528:405–408. DOI: 10.1038/nature16062.
- Barthe S, Gugerli F, Barkley NA, Maggia L, Cardi C, Scotti I. 2012. Always look on both sides: phylogenetic information conveyed by simple sequence repeat allele sequences. *PLoS ONE* 7:e40699. DOI: 10.1371/journal.pone.0040699.
- Beaumont MA. 2010. Approximate Bayesian computation in evolution and ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41:379–406. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-102209-144621.
- Beaumont MA, Zhang W, Balding DJ. 2002. Approximate Bayesian computation in population genetics. *Genetics* 162:2025–35.
- Beerli P. 2006. Comparison of Bayesian and maximum-likelihood inference of population genetic parameters. *Bioinformatics (Oxford, England)* 22:341–5. DOI: 10.1093/bioinformatics/bti803.
- Beng KC, Corlett RT. 2020. Applications of environmental DNA (eDNA) in ecology and conservation: opportunities, challenges and prospects. *Biodiversity and Conservation* 29:2089–2121. DOI: 10.1007/s10531-020-01980-0.
- Bermingham E, Moritz C. 1998. Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology* 7:367–369. DOI: 10.1046/j.1365-294x.1998.00424.x.
- Bertorelle G, Benazzo A, Mona S. 2010. ABC as a flexible framework to estimate demography over space and time: some cons, many pros. *Molecular ecology* 19:2609–2625. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2010.04690.x.
- Bertran P, Andrieux E, Bateman MD, Fuchs M, Klinge M, Marembert F. 2020. Mapping and chronology of coversands and dunes from the Aquitaine basin, southwest France. *Aeolian Research* 47:100628. DOI: 10.1016/j.aeolia.2020.100628.
- Bertrin V. 2018. Écologie et déterminisme physique des peuplements de macrophytes dans les lacs naturels peu profonds: application aux grands lacs du littoral aquitain de Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet et Parentis-Biscarrosse (Gironde, Landes). Bordeaux: Thèse de doctorat de l'Université de Bordeaux.
- Bertrin V, Boutry S, Alard D, Haury J, Jan G, Moreira S, Ribaudo C. 2018. Prediction of macrophyte distribution: The role of natural versus anthropogenic physical disturbances. *Applied Vegetation Science* 21:395–410. DOI: 10.1111/avsc.12378.
- Bhargava A, Fuentes FF. 2010. Mutational dynamics of microsatellites. *Molecular Biotechnology* 44:250–266. DOI: 10.1007/s12033-009-9230-4.
- Brohede J, Ellegren H. 1999. Microsatellite evolution: Polarity of substitutions within repeats and neutrality of flanking sequences. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266:825–833. DOI: 10.1098/rspb.1999.0712.
- Bumblebee Conservation Trust. 2019. Ten years on . . . restored Kent and East Sussex landscape brings the buzz back for rare bumblebees. *Available at https://www.bumblebeeconservation.org/ten-years-on-restored-kent-and-east-sussex-landscape-brings-the-buzz-back-for-rare-bumblebees/* (accessed July 29, 2022).
- Buoro M, Gimenez O, Prévost E. 2012. Assessing adaptive phenotypic plasticity by means of conditional strategies from empirical data: the latent environmental threshold model. *Evolution; international journal of organic evolution* 66:996–1009. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2011.01484.x.
- Carlson KD, Sudmant PH, Press MO, Eichler EE, Shendure J, Queitsch C. 2015. MIPSTR: a method for multiplex genotyping of germline and somatic STR variation across many individuals. :750–761. DOI: 10.1101/gr.182212.114.
- Ceballos G, Ehrlich PR. 2018. The misunderstood sixth mass extinction. *Science* 360:1080–1081. DOI: https://doi.org/10.1126/science.aau0191.
- Chan YL, Schanzenbach D, Hickerson MJ. 2014. Detecting concerted demographic response across community assemblages using hierarchical approximate Bayesian computation. *Molecular biology and evolution* 31:2501–2515. DOI: 10.1093/molbev/msu187.
- Chapuis M, Raynal L, Plantamp C, Meynard CN, Blondin L, Marin J, Estoup A. 2020. A young age of subspecific divergence in the desert locust inferred by ABC Random Forest. *Molecular Ecology* 29:4542–

- 4558, DOI: 10.1111/mec.15663.
- Chat J, Lamarins A, Lepais O. 2022. Sea trout (*Salmo trutta*) straying rate decreases as distance from river mouth increases. *Journal of Fish Biology* 101:937–944. DOI: 10.1111/jfb.15152.
- Clarke M, Rendell H, Tastet JP, Clave B, Masse L. 2002. Late-Holocene sand invasion and North Atlantic storminess along the Aquitaine coast, southwest France. *Holocene* 12:231–238. DOI: 10.1191/0959683602hl539rr.
- Cook CN, Sgrò CM. 2018. Understanding managers' and scientists' perspectives on opportunities to achieve more evolutionarily enlightened management in conservation. *Evolutionary Applications* 11:1371–1388. DOI: 10.1111/eva.12631.
- Cornuet J-M, Santos F, Beaumont MA, Robert CP, Marin J-M, Balding DJ, Guillemaud T, Estoup A. 2008. Inferring population history with DIY ABC: a user-friendly approach to approximate Bayesian computation. *Bioinformatics* 24:2713–9. DOI: 10.1093/bioinformatics/btn514.
- Cowie RH, Bouchet P, Fontaine B. 2022. The Sixth Mass Extinction: fact, fiction or speculation? *Biological Reviews* 97:640–663. DOI: 10.1111/brv.12816.
- Csilléry K, Blum MGB, Gaggiotti OE, François O. 2010. Approximate Bayesian Computation (ABC) in practice. *Trends in ecology & evolution* 25:410–8. DOI: 10.1016/j.tree.2010.04.001.
- Cussans J, Goulson D, Sanderson R, Goffe L, Darvill B, Osborne JL. 2010. Two bee-pollinated plant species show higher seed production when grown in gardens compared to arable farmland. *PLoS ONE* 5:e11753. DOI: 10.1371/journal.pone.0011753.
- Darby BJ, Erickson SF, Hervey SD, Ellis-Felege SN. 2016. Digital fragment analysis of short tandem repeats by high-throughput amplicon sequencing. *Ecology and Evolution* 6:4502–4512. DOI: 10.1002/ece3.2221.
- Darvill B, Ellis JS, Lye GC, Goulson D. 2006. Population structure and inbreeding in a rare and declining bumblebee, Bombus muscorum (Hymenoptera: Apidae). *Molecular Ecology* 15:601–11. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.02797.x.
- Darvill B, Knight ME, Goulson D. 2004. Use of genetic markers to quantify bumblebee foraging range and nest density. *Oikos* 3:471–478.
- Darvill B, Lepais O, Woodall LC, Goulson D. 2012. Triploid bumblebees indicate a direct cost of inbreeding in fragmented populations. *Molecular Ecology* 21:3988–95. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2012.05679.x.
- Darvill B, O'Connor S, Lye GC, Waters J, Lepais O, Goulson D. 2010. Cryptic differences in dispersal lead to differential sensitivity to habitat fragmentation in two bumblebee species. *Molecular Ecology* 19:53–63. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2009.04423.x.
- Deiner K, Bik HM, Mächler E, Seymour M, Lacoursière-Roussel A, Altermatt F, Creer S, Bista I, Lodge DM, de Vere N, Pfrender ME, Bernatchez L. 2017. Environmental DNA metabarcoding: Transforming how we survey animal and plant communities. *Molecular Ecology* 26:5872–5895. DOI: 10.1111/mec.14350.
- DeWoody JA, Harder AM, Mathur S, Willoughby JR. 2021. The long-standing significance of genetic diversity in conservation. *Molecular Ecology* 30:4147–4154. DOI: 10.1111/mec.16051.
- Dexter KG, Terborgh JW, Cunningham CW. 2012. Historical effects on beta diversity and community assembly in Amazonian trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:7787–7792. DOI: 10.1073/pnas.1203523109.
- Díaz S, Settele J, Brondízio ES, Ngo HT, Agard J, Arneth A, Balvanera P, Brauman KA, Butchart SHM, Chan KMA, Garibaldi LA, Ichii K, Liu J, Subramanian SM, Midgley GF, Miloslavich P, Molnár Z, Obura D, Pfaff A, Polasky S, Purvis A, Razzaque J, Reyers B, Chowdhury RR, Shin Y-J, Visseren-Hamakers I, Willis KJ, Zayas CN. 2019. Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science* 366. DOI: 10.1126/science.aax3100.
- Díaz S, Zafra-Calvo N, Purvis A, Verburg PH, Obura D, Leadley P, Chaplin-Kramer R, De Meester L, Dulloo E, Martín-López B, Shaw MR, Visconti P, Broadgate W, Bruford MW, Burgess ND, Cavender-Bares J, DeClerck F, Fernández-Palacios JM, Garibaldi LA, Hill SLL, Isbell F, Khoury CK, Krug CB, Liu J, Maron M, McGowan PJK, Pereira HM, Reyes-García V, Rocha J, Rondinini C, Shannon L, Shin Y-J, Snelgrove PVR, Spehn EM, Strassburg B, Subramanian SM, Tewksbury JJ, Watson JEM, Zanne AE. 2020. Set ambitious goals for biodiversity and sustainability. Science 370:411–413. DOI: 10.1126/science.abe1530.

- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345:401–406. DOI: 10.1126/science.1251817.
- Dodson JJ, Aubin-Horth N, Thériault V, Páez DJ. 2013. The evolutionary ecology of alternative migratory tactics in salmonid fishes. *Biological Reviews* 88:602–25. DOI: 10.1111/brv.12019.
- Ehlers BK, Damgaard CF, Laroche F. 2016. Intraspecific genetic variation and species coexistence in plant communities. *Biology Letters* 12. DOI: 10.1098/rsbl.2015.0853.
- Ellegren H. 2004. Microsatellites: simple sequences with complex evolution. *Nature reviews. Genetics* 5:435–45. DOI: 10.1038/nrg1348.
- Ellstrand NC. 1992. Gene flow by pollen: Implications for plant conservation genetics. *Oikos* 63:77–86. DOI: 10.2307/3545517.
- Estoup A, Jarne P, Cornuet J-M. 2002. Homoplasy and mutation model at microsatellite loci and their consequences for population genetics analysis. *Molecular Ecology* 11:1591–1604. DOI: 10.1046/j.1365-294X.2002.01576.x.
- Evanno G, Castella E, Antoine C, Paillat G, Goudet J. 2009. Parallel changes in genetic diversity and species diversity following a natural disturbance. *Molecular ecology* 18:1137–44. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2009.04102.x.
- Excoffier L, Heckel G. 2006. Computer programs for population genetics data analysis: a survival guide. *Nature reviews. Genetics* 7:745–58. DOI: 10.1038/nrg1904.
- Excoffier L, Lischer HEL. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10:564–567. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x.
- Excoffier L, Marchi N, Marques DA, Matthey-Doret R, Gouy A, Sousa VC. 2021. fastsimcoal2: demographic inference under complex evolutionary scenarios. *Bioinformatics* 37:4882–4885. DOI: 10.1093/bioinformatics/btab468.
- Exposito-Alonso M, Booker TR, Czech L, Gillespie L, Hateley S, Kyriazis CC, Lang PLM, Leventhal L, Nogues-Bravo D, Pagowski V, Ruffley M, Spence JP, Toro Arana SE, Weiß CL, Zess E. 2022. Genetic diversity loss in the Anthropocene. *Science* 377:1431–1435. DOI: 10.1126/science.abn5642.
- Fan Y, Chen J, Shirkey G, John R, Wu SR, Park H, Shao C. 2016. Applications of structural equation modeling (SEM) in ecological studies: an updated review. *Ecological Processes* 5:19. DOI: 10.1186/s13717-016-0063-3.
- Favennec J. 2002a. Connaissance et gestion durable des dunes de la côte Atlantique. Les Dossiers forestiers  $n^{\circ}11$ .
- Favennec J. 2002b. Histoire des dunes littorales calibrées d'Aquitaine. In: Connaissances et gestion durable des dunes de la côte atlantique. Les Dossiers forestiers n°11. 57–63.
- Fijen TPM. 2021. Mass-migrating bumblebees: An overlooked phenomenon with potential far-reaching implications for bumblebee conservation. *Journal of Applied Ecology* 58:274–280. DOI: 10.1111/1365-2664.13768.
- Fitzpatrick MC, Keller SR. 2015. Ecological genomics meets community-level modelling of biodiversity: mapping the genomic landscape of current and future environmental adaptation. *Ecology Letters* 18:1–16. DOI: 10.1111/ele.12376.
- Flanagan SP, Forester BR, Latch EK, Aitken SN, Hoban S. 2018. Guidelines for planning genomic assessment and monitoring of locally adaptive variation to inform species conservation. *Evolutionary Applications* 11:1035–1052. DOI: 10.1111/eva.12569.
- Forey E, Chapelet B, Vitasse Y, Tilquin M, Touzard B, Michalet R. 2008. The relative importance of disturbance and environmental stress at local and regional scales in French coastal sand dunes. *Journal of Vegetation Science* 19:493–502. DOI: 10.3170/2008-8-18392.
- Fotsing SF, Margoliash J, Wang C, Saini S, Yanicky R, Shleizer-Burko S, Goren A, Gymrek M. 2019. The impact of short tandem repeat variation on gene expression. *Nature Genetics* 51:1652–1659. DOI: 10.1038/s41588-019-0521-9.
- Fourtune L, Paz-Vinas I, Loot G, Prunier JG, Blanchet S. 2016. Lessons from the fish: a multi-species analysis

- reveals common processes underlying similar species-genetic diversity correlations. *Freshwater Biology* 61:1830–1845, DOI: 10.1111/fwb.12826.
- Frankel OH. 1974. Genetic conservation: Our evolutionary responsability. *Genetics* 78:53–65. DOI: 10.1093/genetics/78.1.53.
- Frankham R. 1995. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetical Research* 66:95. DOI: 10.1017/S0016672300034455.
- Frey D, Arrigo N, Granereau G, Sarr A, Felber F, Kozlowski G. 2016. Parallel declines in species and genetic diversity driven by anthropogenic disturbance: A multispecies approach in a French Atlantic dune system. *Evolutionary Applications* 9:479–488. DOI: 10.1111/eva.12351.
- Gaggiotti OE, Chao A, Peres-Neto P, Chiu CH, Edwards C, Fortin MJ, Jost L, Richards CM, Selkoe KA. 2018. Diversity from genes to ecosystems: A unifying framework to study variation across biological metrics and scales. *Evolutionary Applications* 11:1176–1193. DOI: 10.1111/eva.12593.
- García-Dorado A, Caballero A. 2021. Neutral genetic diversity as a useful tool for conservation biology. *Conservation Genetics* 22:541–545. DOI: 10.1007/s10592-021-01384-9.
- Gómez-Rodríguez C, Timmermans MJTN, Crampton-Platt A, Vogler AP. 2017. Intraspecific genetic variation in complex assemblages from mitochondrial metagenomics: comparison with DNA barcodes. *Methods in Ecology and Evolution* 8:248–256. DOI: 10.1111/2041-210X.12667.
- Goulson D, Kaden JC, Lepais O, Lye GC, Darvill B. 2011. Population structure, dispersal and colonization history of the garden bumblebee *Bombus hortorum* in the Western Isles of Scotland. *Conservation Genetics* 12:867–879. DOI: 10.1007/s10592-011-0190-4.
- Goulson D, Lepais O, Connor S, Osborne JL, Sanderson RA, Cussans J, Goffe L, Darvill B. 2010. Effects of land use at a landscape scale on bumblebee nest density and survival. *Journal of Applied Ecology* 47:1207–1215. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2010.01872.x.
- Grimaldi M-C, Crouau-Roy B. 1997. Microsatellite allelic homoplasy due to variable flanking sequences. *Journal of Molecular Evolution* 44:336–340. DOI: 10.1007/PL00006151.
- Gross MR. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution* 11:92–98.
- Gugerli F, Englisch T, Niklfeld H, Tribsch A, Mirek Z, Ronikier M, Zimmermann NE, Holderegger R, Taberlet P. 2008. Relationships among levels of biodiversity and the relevance of intraspecific diversity in conservation a project synopsis. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 10:259–281. DOI: 10.1016/J.PPEES.2008.07.001.
- Guichoux E, Lagache L, Wagner S, Chaumeil P, Léger P, Lepais O, Lepoittevin C, Malausa T, Revardel E, Salin F, Petit RJ. 2011. Current trends in microsatellite genotyping. *Molecular Ecology Resources* 11:591–611. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2011.03014.x.
- Guzman LM, Thompson PL, Viana DS, Vanschoenwinkel B, Horváth Z, Ptacnik R, Jeliazkov A, Gascón S, Lemmens P, Anton-Pardo M, Langenheder S, De Meester L, Chase JM. 2022. Accounting for temporal change in multiple biodiversity patterns improves the inference of metacommunity processes. *Ecology* 103:1–16. DOI: 10.1002/ecy.3683.
- Gymrek M, Willems T, Guilmatre A, Zeng H, Markus B, Georgiev S, Daly MJ, Price AL, Pritchard JK, Sharp AJ, Erlich Y. 2015. Abundant contribution of short tandem repeats to gene expression variation in humans. *Nature Genetics* 48:22–29. DOI: 10.1038/ng.3461.
- Haasl RJ, Payseur BA. 2013. Microsatellites as targets of natural selection. *Molecular Biology and Evolution* 30:285–298. DOI: 10.1093/molbev/mss247.
- Haller BC, Messer PW. 2019. SLiM 3: Forward genetic simulations beyond the Wright-Fisher model. *Molecular Biology and Evolution* 36:632–637. DOI: 10.1093/molbev/msy228.
- Hampe A, Petit RJ. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology letters* 8:461–7. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00739.x.
- Hanson JO, Marques A, Veríssimo A, Camacho-Sanchez M, Velo-Antón G, Martínez-Solano Í, Carvalho SB. 2020. Conservation planning for adaptive and neutral evolutionary processes. *Journal of Applied Ecology* 57:2159–2169. DOI: 10.1111/1365-2664.13718.

- Hardy OJ, Maggia L, Bandou E, Breyne P, Caron H, Chevallier M-H, Doligez A, Dutech C, Kremer A, Latouche-Hallé C, Troispoux V, Veron V, Degen B. 2006. Fine-scale genetic structure and gene dispersal inferences in 10 neotropical tree species. *Molecular ecology* 15:559–71. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02785.x.
- Hausdorf B. 2021. A holistic perspective on species conservation. *Biological Conservation* 264:109375. DOI: 10.1016/J.BIOCON.2021.109375.
- Hendricks S, Anderson EC, Antao T, Bernatchez L, Forester BR, Garner B, Hand BK, Hohenlohe PA, Kardos M, Koop B, Sethuraman A, Waples RS, Luikart G. 2018. Recent advances in conservation and population genomics data analysis. *Evolutionary Applications* 11:1197–1211. DOI: 10.1111/eva.12659.
- Herrera S, Reyes-Herrera PH, Shank TM. 2015. Predicting RAD-seq marker numbers across the eukaryotic tree of life. *Genome Biology and Evolution* 7:3207–3225. DOI: 10.1093/gbe/evv210.
- Hesp PA. 1991. Ecological processes and plant adaptations on coastal dunes. *Journal of Arid Environments* 21:165–191. DOI: 10.1016/S0140-1963(18)30681-5.
- Hey J. 2010. Isolation with migration models for more than two populations. *Molecular Biology and Evolution* 27:905–920. DOI: 10.1093/molbev/msp296.
- Hey J, Won YJ, Sivasundar A, Nielsen R, Markert JA. 2004. Using nuclear haplotypes with microsatellites to study gene flow between recently separated Cichlid species. *Molecular Ecology* 13:909–919. DOI: 10.1046/j.1365-294X.2003.02031.x.
- Hiatt JB, Pritchard CC, Salipante SJ, O'Roak BJ, Shendure J. 2013. Single molecule molecular inversion probes for targeted, high-accuracy detection of low-frequency variation. *Genome Research* 23:843–854. DOI: 10.1101/gr.147686.112.
- Hickerson MJ, Carstens BC, Cavender-Bares J, Crandall K a, Graham CH, Johnson JB, Rissler L, Victoriano PF, Yoder a D. 2010. Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54:291–301. DOI: 10.1016/j.ympev.2009.09.016.
- Hickerson MJ, Stahl E, Takebayashi N. 2007. msBayes: Pipeline for testing comparative phylogeographic histories using hierarchical approximate Bayesian computation. *BMC Bioinformatics* 8:268. DOI: 10.1186/1471-2105-8-268.
- Hoban S. 2014. An overview of the utility of population simulation software in molecular ecology. *Molecular Ecology* 23:2383–401. DOI: 10.1111/mec.12741.
- Hoban S, Archer FI, Bertola LD, Bragg JG, Breed MF, Bruford MW, Coleman MA, Ekblom R, Funk WC, Grueber CE, Hand BK, Jaffé R, Jensen E, Johnson JS, Kershaw F, Liggins L, Macdonald AJ, Mergeay J, Potter KM, Razgour O, Vernesi C. 2022. Global genetic diversity status and trends: towards a suite of Essential Biodiversity Variables (EBVs) for genetic composition. *Biological Reviews*. DOI: 10.1111/brv.12852.
- Hoban S, Bruford MW, Funk WC, Galbusera P, Griffith MP, Grueber CE, Heuertz M, Hunter ME, Hvilsom C, Stroil BK, Kershaw F, Khoury CK, Laikre L, Lopes-Fernandes M, MacDonald AJ, Mergeay J, Meek M, Mittan C, Mukassabi TA, O'Brien D, Ogden R, Palma-Silva C, Ramakrishnan U, Segelbacher G, Shaw RE, Sjögren-Gulve P, Veličković N, Vernesi C. 2021. Global commitments to conserving and monitoring genetic diversity are now necessary and feasible. *BioScience* 71:964–976. DOI: 10.1093/biosci/biab054.
- Hoban S, Bruford MW, da Silva JM, Funk WC, Frankham R, Gill MJ, Grueber CE, Heuertz M, Hunter ME, Kershaw F, Lacy RC, Lees C, Lopes-Fernandes M, MacDonald AJ, Mastretta-Yanes A, McGowan PJK, Meek MH, Mergeay J, Millette KL, Mittan-Moreau CS, Navarro LM, O'Brien D, Ogden R, Segelbacher G, Paz-Vinas I, Vernesi C, Laikre L. 2023. Genetic diversity goals and targets have improved, but remain insufficient for clear implementation of the post-2020 global biodiversity framework. *Conservation Genetics*. DOI: 10.1007/s10592-022-01492-0.
- Hoban SM, Hauffe HC, Pérez-Espona S, Arntzen JW, Bertorelle G, Bryja J, Frith K, Gaggiotti OE, Galbusera P, Godoy JA, Hoelzel AR, Nichols RA, Primmer CR, Russo I-R, Segelbacher G, Siegismund HR, Sihvonen M, Vernesi C, Vilà C, Bruford MW. 2013. Bringing genetic diversity to the forefront of conservation policy and management. *Conservation Genetics Resources* 5:593–598. DOI: 10.1007/s12686-013-9859-y.
- Hoban S, Kallow S, Trivedi C. 2018. Implementing a new approach to effective conservation of genetic diversity, with ash (*Fraxinus excelsior*) in the UK as a case study. *Biological Conservation* 225:10–21. DOI: 10.1016/J.BIOCON.2018.06.017.

- Hohenlohe P a, Bassham S, Etter PD, Stiffler N, Johnson E a, Cresko W a. 2010. Population genomics of parallel adaptation in threespine stickleback using sequenced RAD tags. *PLoS genetics* 6:e1000862. DOI: 10.1371/journal.pgen.1000862.
- Hohenlohe PA, Funk WC, Rajora OP. 2021. Population genomics for wildlife conservation and management. *Molecular Ecology* 30:62–82. DOI: 10.1111/mec.15720.
- Holderegger R, Balkenhol N, Bolliger J, Engler JO, Gugerli F, Hochkirch A, Nowak C, Segelbacher G, Widmer A, Zachos FE. 2019. Conservation genetics: Linking science with practice. *Molecular Ecology* 28:3848–3856. DOI: 10.1111/mec.15202.
- Hubbell SP. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299–1309. DOI: 10.1126/science.203.4387.1299.
- Iriondo JM, Albert MJ, Escudero A. 2003. Structural equation modelling: an alternative for assessing causal relationships in threatened plant populations. *Biological Conservation* 113:367–377. DOI: 10.1016/S0006-3207(03)00129-0.
- Ishii NI, Hirota SK, Matsuo A, Sato MP, Sasaki T, Suyama Y. 2022. Species—genetic diversity correlations depend on ecological similarity between multiple moorland plant species. *Oikos*:1–16. DOI: 10.1111/oik.09023.
- Jamoneau A, Bouraï L, Devreux L, Percaille L, Queau A, Bertrin V. 2021. Influence of historical landscape on aquatic plant diversity. *Journal of Vegetation Science* 32:e12839. DOI: 10.1111/jvs.12839.
- Jaureguiberry P, Titeux N, Wiemers M, Bowler DE, Coscieme L, Golden AS, Guerra CA, Jacob U, Takahashi Y, Settele J, Díaz S, Molnár Z, Purvis A. 2022. The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. *Science Advances* 8. DOI: 10.1126/sciadv.abm9982.
- Johnson JB, Peat SM, Adams BJ. 2009. Where's the ecology in molecular ecology? *Oikos* 118:1601–1609. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2009.17557.x.
- Jones B, Walsh D, Werner L, Fiumera A. 2009. Using blocks of linked single nucleotide polymorphisms as highly polymorphic genetic markers for parentage analysis. *Molecular Ecology Resources* 9:487–497. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2008.02444.x.
- Joseph TA, Hickerson MJ, Alvarado-serrano DF. 2016. Demographic inference under a spatially continuous coalescent model. *Heredity* 117:94–99. DOI: 10.1038/hdy.2016.28.
- Jump AS, Marchant R, Peñuelas J. 2009. Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends in Plant Science* 14:51–58. DOI: 10.1016/J.TPLANTS.2008.10.002.
- Kahilainen A, Puurtinen M, Kotiaho JS. 2014. Conservation implications of species-genetic diversity correlations. *Global Ecology and Conservation* 2:315–323. DOI: 10.1016/j.gecco.2014.10.013.
- Kardos M, Armstrong EE, Fitzpatrick SW, Hauser S, Hedrick PW, Miller JM, Tallmon DA, Funk WC. 2021. The crucial role of genome-wide genetic variation in conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118:e2104642118. DOI: 10.1073/pnas.2104642118.
- Kashi Y, King D, Soller M. 1997. Simple sequence repeats as a source of quantitative genetic variation. *Trends in genetics : TIG* 13:74–8. DOI: 10.1016/s0168-9525(97)01008-1.
- Kelleher J, Etheridge AM, Barton NH. 2014. Coalescent simulation in continuous space: Algorithms for large neighbourhood size. *Theoretical Population Biology* 95:13–23. DOI: 10.1016/J.TPB.2014.05.001.
- Kelleher J, Thornton KR, Ashander J, Ralph PL. 2018. Efficient pedigree recording for fast population genetics simulation. *PLOS Computational Biology* 14:e1006581. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1006581.
- Kershaw F, Bruford MW, Funk WC, Grueber CE, Hoban S, Hunter ME, Laikre L, MacDonald AJ, Meek MH, Mittan C, O'Brien D, Ogden R, Shaw RE, Vernesi C, Segelbacher G. 2022. The Coalition for Conservation Genetics: Working across organizations to build capacity and achieve change in policy and practice. *Conservation Science and Practice* 4:1–14. DOI: 10.1111/csp2.12635.
- King DG, Kashi Y. 2007. Indirect selection for mutability. Heredity 99:123-4. DOI: 10.1038/sj.hdy.6800998.
- King DG, Soller M, Kashi Y. 1997. Evolutionary tuning knobs. *Endeavour* 21:36–40. DOI: 10.1016/S0160-9327(97)01005-3.
- Kingman JFC. 1982. The coalescent. *Stochastic Processes and their Applications* 13:235–248. DOI: 10.1016/0304-4149(82)90011-4.

- Klemetsen A, Amundsen P-A, Dempson JB, Jonsson B, Jonsson N, O'Connell MF, Mortensen E. 2003. Atlantic salmon Salmo salar L., brown trout Salmo trutta L. and Arctic charr Salvelinus alpinus (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* 12:1–59. DOI: 10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x.
- Lamy T, Jarne P, Laroche F, Pointier JP, Huth G, Segard A, David P. 2013. Variation in habitat connectivity generates positive correlations between species and genetic diversity in a metacommunity. *Molecular Ecology* 22:4445–4456. DOI: 10.1111/mec.12399.
- Lamy T, Laroche F, David P, Massol F, Jarne P. 2017. The contribution of species—genetic diversity correlations to the understanding of community assembly rules. *Oikos* 126:759–771. DOI: 10.1111/oik.03997.
- Lande R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist* 142:911–927. DOI: 10.1086/285580.
- Lange F, Carlut E, Prévost E, Servanty S. 2015. Les populations de saumons, truites de mer et grandes aloses de la Nivelle en 2014. Scientific report INRA. Saint Pée sur Nivelle.
- Lankau RA, Strauss SY. 2007. Mutual feedbacks maintain both genetic and species diversity in a plant community. *Science* 317:1561–1563. DOI: 10.1126/science.1147455.
- Laroche F, Jarne P, Lamy T, David P, Massol F. 2015. A neutral theory for interpreting correlations between species and genetic diversity in communities. *The American Naturalist* 185:59–59. DOI: 10.1086/678990.
- Laurent B, Larue C, Chancerel E, Guichoux E, Petit RJ, Barreneche T, Robin C, Lepais O. 2020. Microhaplotype genotyping-by-sequencing of 98 highly polymorphic markers in three chestnut tree species. *Conservation Genetics Resources* 12:567–580. DOI: 10.1007/s12686-020-01157-5.
- Leather SR. 2018. "Ecological Armageddon" more evidence for the drastic decline in insect numbers. *Annals of Applied Biology* 172:1–3. DOI: 10.1111/aab.12410.
- Leibold MA, Rudolph FJ, Blanchet FG, De Meester L, Gravel D, Hartig F, Peres-Neto P, Shoemaker L, Chase JM. 2022. The internal structure of metacommunities. *Oikos* 2022:1–13. DOI: 10.1111/oik.08618.
- Leigh DM, van Rees CB, Millette KL, Breed MF, Schmidt C, Bertola LD, Hand BK, Hunter ME, Jensen EL, Kershaw F, Liggins L, Luikart G, Manel S, Mergeay J, Miller JM, Segelbacher G, Hoban S, Paz-Vinas I. 2021. Opportunities and challenges of macrogenetic studies. *Nature Reviews Genetics* 0123456789. DOI: 10.1038/s41576-021-00394-0.
- Lepais O. 2017. Estimation du nombre de reproducteurs efficaces : un nouvel indicateur de l'état des populations. Rapport élaboré dans le cadre de la convention AFB-INRA 2016-2018.
- Lepais O. 2019. Automated pipeline for sequence-based microsatellite genotyping. *Recherche Data Gouv*. DOI: 10.15454/HBXKVA.
- Lepais O, Aissi A, Véla E, Beghami Y. 2022. Joint analysis of microsatellites and flanking sequences enlightens complex demographic history of interspecific gene flow and vicariance in rear-edge oak populations. *Heredity* 129:169–182. DOI: 10.1038/s41437-022-00550-0.
- Lepais O, Bacles CFE. 2011a. Comparison of random and SSR-enriched shotgun pyrosequencing for microsatellite discovery and single multiplex PCR optimization in *Acacia harpophylla* F. Muell. Ex Benth. *Molecular Ecology Resources* 11:711–724. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2011.03002.x.
- Lepais O, Bacles CFE. 2011b. De novo discovery and multiplexed amplification of microsatellite markers for black alder (*Alnus glutinosa*) and related species using SSR-enriched shotgun pyrosequencing. *Journal of Heredity* 102:627–632. DOI: 10.1093/jhered/esr062.
- Lepais O, Chancerel E, Boury C, Salin F, Manicki A, Taillebois L, Dutech C, Aissi A, Bacles CFE, Daverat F, Launey S, Guichoux E. 2020. Fast sequence-based microsatellite genotyping development workflow. *PeerJ* 8:e9085. DOI: 10.7717/peerj.9085.
- Lepais O, Chancerel E, Guichoux E. 2022. Developement of sequence-based microsatellite genotyping methods at the Bordeaux Genome Transcriptome Facility PGTB. *Recherche Data Gouv*. DOI: 10.15454/FOIFCN.
- Lepais O, Darvill B, O'Connor S, Osborne JL, Sanderson RA, Cussans J, Goffe L, Goulson D. 2010. Estimation of bumblebee queen dispersal distances using sibship reconstruction method. *Molecular Ecology* 19:819–831.
- Lepais O, Gerber S. 2011. Reproductive patterns shape introgression dynamics and species succession within the

- European white oak species complex. Evolution 65:156–171. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2010.01101.x.
- Lepais O, Manicki A, Glise S, Buoro M, Bardonnet A. 2017. Genetic architecture of threshold reaction norms for male alternative reproductive tactics in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Scientific reports* 7:43552. DOI: 10.1038/srep43552.
- Lepais O, Muller SD, Ben Saad-Limam S, Benslama M, Rhazi L, Belouahem-Abed D, Daoud-Bouattour A, Gammar AM, Ghrabi-Gammar Z, Bacles CFE. 2013a. High genetic diversity and distinctiveness of rearedge climate relicts maintained by ancient tetraploidisation for *Alnus glutinosa*. *PLoS One* 8:e75029. DOI: 10.1371/journal.pone.0075029.
- Lepais O, Petit RJ, Guichoux E, Lavabre JE, Alberto F, Kremer A, Gerber S. 2009. Species relative abundance and direction of introgression in oaks. *Molecular Ecology* 18:2228–2242.
- Lepais O, Roussel G, Hubert F, Kremer A, Gerber S. 2013b. Strength and variability of postmating reproductive isolating barriers between four European white oak species. *Tree Genetics & Genomes* 9:841–853. DOI: 10.1007/s11295-013-0602-3.
- Lepais O, Weir JT. 2014. SimRAD: an R package for simulation-based prediction of the number of loci expected in RADseq and similar genotyping by sequencing approaches. *Molecular Ecology Resources* 14:1314–1321. DOI: 10.1111/1755-0998.12273.
- Leroy T, Roux C, Villate L, Bodénès C, Romiguier J, Paiva JAP, Dossat C, Aury JM, Plomion C, Kremer A. 2017. Extensive recent secondary contacts between four European white oak species. *New Phytologist* 214:865–878. DOI: 10.1111/nph.14413.
- Liou C-H, Wu H-C, Liao Y-C, Yang Lauderdale T-L, Huang I-W, Chen F-J. 2020. nanoMLST: accurate multilocus sequence typing using Oxford Nanopore Technologies MinION with a dual-barcode approach to multiplex large numbers of samples. *Microbial Genomics* 6. DOI: 10.1099/mgen.0.000336.
- Loriot S. 2020. Plan National d'Actions en faveur des végétations de bords d'étangs arrière-littoraux des Landes et Gironde (2021-2030). Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire, Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Nouvelle-Aquitaine, Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique.
- Luiselli J, Overcast I, Rominger A, Ruffley M, Morlon H, Rosindell J. 2021. Detecting the ecological footprint of selection. *bioRxiv* 05:11.442553. DOI: https://doi.org/10.1101/2021.05.11.442553.
- Lye GC, Lepais O, Goulson D. 2011. Reconstructing demographic events from population genetic data: the introduction of bumblebees to New Zealand. *Molecular Ecology* 20:2888–900. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2011.05139.x.
- Magurran AE. 2021. Measuring biological diversity. *Current Biology* 31:R1174–R1177. DOI: https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.07.049.
- Major EI, Höhn M, Avanzi C, Fady B, Heer K, Opgenoorth L, Piotti A, Popescu F, Postolache D, Vendramin GG, Csilléry K. 2021. Fine-scale spatial genetic structure across the species range reflects recent colonization of high elevation habitats in silver fir (*Abies alba* Mill.). *Molecular Ecology* 30:5247–5265. DOI: 10.1111/mec.16107.
- Masson S, Lepais O, Manicki A, Prévost E, Chat J. 2017. Disentangling individual movement between populations from effective dispersal in the facultative anadromous *Salmo trutta* L. *Ecology of Freshwater Fish*. DOI: 10.1111/eff.12349.
- McGaughran A, Liggins L, Marske KA, Dawson MN, Schiebelhut LM, Lavery S, Knowles L, Moritz C, Riginos C. 2022. Comparative phylogeography in the genomic age: Opportunities and challenges. *Journal of Biogeography* 49:2130–2144. DOI: 10.1111/jbi.14481.
- Meek MH, Larson WA. 2019. The future is now: Amplicon sequencing and sequence capture usher in the conservation genomics era. *Molecular Ecology Resources* 19:795–803. DOI: 10.1111/1755-0998.12998.
- Miller CR, Joyce P, Waits LP. 2005. A new method for estimating the size of small populations from genetic mark-recapture data. *Molecular Ecology* 14:1991–2005. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02577.x.
- Mirkin SM. 2007. Expandable DNA repeats and human disease. *Nature* 447:932–940. DOI: 10.1038/nature05977.
- Mobley KB, Aykanat T, Czorlich Y, House A, Kurko J, Miettinen A, Moustakas-Verho J, Salgado A, Sinclair-Waters M, Verta J-P, Primmer CR. 2021. Maturation in Atlantic salmon (*Salmo salar*, Salmonidae): a

- synthesis of ecological, genetic, and molecular processes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 31:523–571. DOI: 10.1007/s11160-021-09656-w.
- Moranta J, Torres C, Murray I, Hidalgo M, Hinz H, Gouraguine A. 2022. Transcending capitalism growth strategies for biodiversity conservation. *Conservation Biology* 36:e13821. DOI: 10.1111/cobi.13821.
- Mousavi N, Shleizer-Burko S, Yanicky R, Gymrek M. 2019. Profiling the genome-wide landscape of tandem repeat expansions. *Nucleic Acids Research* 47:e90–e90. DOI: 10.1093/nar/gkz501.
- Munang R, Thiaw I, Alverson K, Han Z. 2013. The role of ecosystem services in climate change adaptation and disaster risk reduction. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 5:47–52. DOI: 10.1016/J.COSUST.2013.02.002.
- Nachman MW, Crowell SL. 2000. Estimate of the mutation rate per nucleotide in humans. *Genetics* 156:297–304. DOI: 10.1093/genetics/156.1.297.
- O'Brien D, Laikre L, Hoban S, Bruford MW, Ekblom R, Fischer MC, Hall J, Hvilsom C, Hollingsworth PM, Kershaw F, Mittan CS, Mukassabi TA, Ogden R, Segelbacher G, Shaw RE, Vernesi C, MacDonald AJ. 2022. Bringing together approaches to reporting on within species genetic diversity. *Journal of Applied Ecology*:0–3. DOI: 10.1111/1365-2664.14225.
- Overcast I, Achaz G, Aguilée R, Andújar C, Arribas P, Creedy TJ, Economo EP, Etienne RS, Gillespie R, Jacquet C, Jay F, Kennedy S, Krehenwinkel H, Lambert A, Meramveliotakis E, Noguerales V, Perez-Lamarque B, Roderick G, Rogers H, Ruffley M, Sanmartin I, Vogler AP, Papadopoulou A, Emerson BC, Morlon H. 2022. Towards a genetic theory of island biogeography: Inferring processes from multidimensional community-scale data. *Global Ecology and Biogeography*. DOI: 10.1111/geb.13604.
- Overcast I, Emerson BC, Hickerson MJ. 2019. An integrated model of population genetics and community ecology. *Journal of Biogeography* 46:816–829. DOI: 10.1111/jbi.13541.
- Overcast I, Ruffley M, Rosindell J, Harmon L, Borges PA V., Emerson BC, Etienne RS, Gillespie R, Krehenwinkel H, Mahler DL, Massol F, Parent CE, Patiño J, Peter B, Week B, Wagner C, Hickerson MJ, Rominger A. 2021. A unified model of species abundance, genetic diversity, and functional diversity reveals the mechanisms structuring ecological communities. *Molecular Ecology Resources* 21:2782–2800. DOI: 10.1111/1755-0998.13514.
- Ozerov M, Jürgenstein T, Aykanat T, Vasemägi A. 2015. Use of sibling relationship reconstruction to complement traditional monitoring in fisheries management and conservation of brown trout. *Conservation Biology* 29:1164–1175. DOI: 10.1111/cobi.12480.
- Palstra FP, Fraser DJ. 2012. Effective/census population size ratio estimation: a compendium and appraisal. *Ecology and Evolution* 2:2357–2365. DOI: 10.1002/ece3.329.
- Payseur BA, Cutter AD. 2006. Integrating patterns of polymorphism at SNPs and STRs. *Trends in Genetics* 22:424–429. DOI: 10.1016/j.tig.2006.06.009.
- Paz-Vinas I, Loot G, Hermoso V, Veyssière C, Poulet N, Grenouillet G, Blanchet S. 2018. Systematic conservation planning for intraspecific genetic diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285:20172746. DOI: 10.1098/rspb.2017.2746.
- Paz-Vinas I, Jensen EL, Bertola LD, Breed MF, Hand BK, Hunter ME, Kershaw F, Leigh DM, Luikart G, Mergeay J, Miller JM, Van Rees CB, Segelbacher G, Hoban S. 2021. Macrogenetic studies must not ignore limitations of genetic markers and scale. *Ecology Letters* 24:1282–1284. DOI: 10.1111/ele.13732.
- Pearson CE, Edamura KN, Cleary JD. 2005. Repeat instability: mechanisms of dynamic mutations. *Nature Reviews Genetics* 6:729–742. DOI: 10.1038/nrg1689.
- Pennell MW, Stansbury CR, Waits LP, Miller CR. 2013. Capwire: A R package for estimating population census size from non-invasive genetic sampling. *Molecular Ecology Resources* 13:154–157. DOI: 10.1111/1755-0998.12019.
- Pérez-Espona S, ConGRESS Consortium. 2017. Conservation genetics in the European Union Biases, gaps and future directions. *Biological Conservation* 209:130–136. DOI: 10.1016/j.biocon.2017.01.020.
- Petit RJ, Brewer S, Bordács S, Burg K, Cheddadi R, Coart E, Cottrell J, Csaikl UM, van Dam B, Deans JD, others. 2002. Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management* 156:49–74.
- Petr M, Haller BC, Ralph PL, Racimo F. 2022. Slendr: a framework for spatio-temporal population genomic

- simulations on geographic landscapes. bioRxiv 03:20.485041.
- Prat M-C, Auly T. 2010. L'évolution du littoral médocain à Lacanau. *Sud-Ouest européen*:53–64. DOI: 10.4000/soe.1406.
- Press MO, Carlson KD, Queitsch C. 2014. The overdue promise of short tandem repeat variation for heritability. *Trends in Genetics* 30:504–512. DOI: 10.1016/j.tig.2014.07.008.
- Press MO, Hall AN, Morton EA, Queitsch C. 2019. Substitutions are boring: Some arguments about parallel mutations and high mutation rates. *Trends in genetics* 35:253–264. DOI: 10.1016/j.tig.2019.01.002.
- Press MO, Mccoy RC, Hall AN, Akey JM, Queitsch C. 2018. Massive variation of short tandem repeats with functional consequences across strains of *Arabidopsis thaliana*. *Genome Research* 28:1169–1178. DOI: 10.1101/gr.231753.117.
- Pritchard JK, Seielstad MT, Perez-Lezaun A, Feldman MW. 1999. Population growth of human Y chromosomes: a study of Y chromosome microsatellites. *Molecular Biology and Evolution* 16:1791–1798. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026091.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945–59.
- Provoost S, Jones MLM, Edmondson SE. 2011. Changes in landscape and vegetation of coastal dunes in northwest Europe: A review. *Journal of Coastal Conservation* 15:207–226. DOI: 10.1007/s11852-009-0068-5.
- Pudlo P, Marin J-M, Estoup A, Cornuet J-M, Gautier M, Robert CP. 2016. Reliable ABC model choice via random forests. *Bioinformatics* 32:859–866. DOI: 10.1093/bioinformatics/btv684.
- Qin X, Gaggiotti OE. 2022. Information-based summary statistics for spatial genetic structure inference. *Molecular Ecology Resources* 22:2183–2195. DOI: 10.1111/1755-0998.13606.
- Raffard A, Santoul F, Cucherousset J, Blanchet S. 2019. The community and ecosystem consequences of intraspecific diversity: a meta-analysis. *Biological Reviews* 94:648–661. DOI: 10.1111/brv.12472.
- Ramakrishnan U, Mountain JL. 2004. Precision and accuracy of divergence time estimates from STR and SNPSTR variation. *Molecular Biology and Evolution* 21:1960–1971. DOI: 10.1093/molbev/msh212.
- Raynal L, Marin J-M, Pudlo P, Ribatet M, Robert CP, Estoup A. 2019. ABC random forests for Bayesian parameter inference. *Bioinformatics* 35:1720–1728. DOI: 10.1093/bioinformatics/bty867.
- Reed DH. 2008. Effects of population size on population viability: from mutation to environmental catastrophes. In: Carroll SP, W FC eds. *Conervation biology: evolution in action*. 16–34.
- Reed TE, Prodöhl P, Bradley C, Gilbey J, McGinnity P, Primmer CR, Bacon PJ. 2019. Heritability estimation via molecular pedigree reconstruction in a wild fish population reveals substantial evolutionary potential for sea age at maturity, but not size within age classes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 76:790–805. DOI: 10.1139/cjfas-2018-0123.
- Richardson JL, Brady SP, Wang IJ, Spear SF. 2016. Navigating the pitfalls and promise of landscape genetics. *Molecular Ecology* 25:849–863. DOI: 10.1111/mec.13527.
- Rivera-Colón AG, Rochette NC, Catchen JM. 2021. Simulation with RADinitio improves RADseq experimental design and sheds light on sources of missing data. *Molecular Ecology Resources* 21:363–378. DOI: 10.1111/1755-0998.13163.
- Des Roches S, Pendleton LH, Shapiro B, Palkovacs EP. 2021. Conserving intraspecific variation for nature's contributions to people. *Nature Ecology & Evolution* 5:574–582. DOI: 10.1038/s41559-021-01403-5.
- Rosindell J, Hubbell SP, Etienne RS. 2011. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in Ecology and Evolution* 26:340–348. DOI: 10.1016/j.tree.2011.03.024.
- Santiago E, Novo I, Pardiñas AF, Saura M, Wang J, Caballero A. 2020. Recent demographic history inferred by high-resolution analysis of linkage disequilibrium. *Molecular Biology and Evolution* 37:3642–3653. DOI: 10.1093/molbev/msaa169.
- Santibáñez-Koref MF, Gangeswaran R, Hancock JM. 2001. A relationship between lengths of microsatellites and nearby substitution rates in mammalian genomes. *Molecular Biology and Evolution* 18:2119–2123. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a003753.

- Selkoe K a, Toonen RJ. 2006. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters* 9:615–29. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00889.x.
- Shaw K, Beerli P. 2022. Spread of new mutations through space. *bioRxiv* 01:07.475395. DOI: 10.1101/2022.01.07.475395.
- Sherwin WB, Chao A, Jost L, Smouse PE. 2017. Information theory broadens the spectrum of molecular ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 32:948–963. DOI: 10.1016/j.tree.2017.09.012.
- Simberloff D, Farr JA, Cox J, Mehlman DW. 1992. Movement corridors: conservation bargains or poor investments? *Conservation Biology* 6:493–504. DOI: 10.1046/j.1523-1739.1992.06040493.x.
- Slatkin M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139:457–462. DOI: 10.1093/genetics/139.1.457.
- Slimp M, Williams LD, Hale H, Johnson MG. 2021. On the potential of Angiosperms353 for population genomic studies. *Applications in Plant Sciences* 9:1–13. DOI: 10.1002/aps3.11419.
- Taberlet P, Coissac E, Pompanon F, Brochmann C, Willerslev E. 2012a. Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding. *Molecular Ecology* 21:2045–2050. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2012.05470.x.
- Taberlet P, Fumagalli L, Wust-Saucy AG, Cosson JF. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7:453–464. DOI: 10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x.
- Taberlet P, Zimmermann NE, Englisch T, Tribsch A, Holderegger R, Alvarez N, Niklfeld H, Coldea G, Mirek Z, Moilanen A, Ahlmer W, Marsan PA, Bona E, Bovio M, Choler P, Cieślak E, Colli L, Cristea V, Dalmas JP, Frajman B, Garraud L, Gaudeul M, Gielly L, Gutermann W, Jogan N, Kagalo AA, Korbecka G, Küpfer P, Lequette B, Letz DR, Manel S, Mansion G, Marhold K, Martini F, Negrini R, Niño F, Paun O, Pellecchia M, Perico G, Piekoś-Mirkowa H, Prosser F, Puşcaş M, Ronikier M, Scheuerer M, Schneeweiss GM, Schönswetter P, Schratt-Ehrendorfer L, Schüpfer F, Selvaggi A, Steinmann K, Thiel-Egenter C, van Loo M, Winkler M, Wohlgemuth T, Wraber T, Gugerli F. 2012b. Genetic diversity in widespread species is not congruent with species richness in alpine plant communities. *Ecology Letters* 15:1439–1448. DOI: 10.1111/ele.12004.
- Taillebois L, Sabatino S, Manicki A, Daverat F, Nachón DJ, Lepais O. 2020. Variable outcomes of hybridization between declining *Alosa alosa and Alosa fallax*. *Evolutionary Applications* 13:636–651. DOI: 10.1111/eva.12889.
- Tallmon DA, Gregovich D, Waples RS, Scott Baker C, Jackson J, Taylor BL, Archer ERIC, Martien KK, Allendorf FW, Schwartz MK. 2010. When are genetic methods useful for estimating contemporary abundance and detecting population trends? *Molecular Ecology Resources* 10:684–692. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02831.x.
- Tao L, Raz O, Marx Z, Gosh M, Huber S, Greindl-Junghans J, Biezuner T, Amir S, Milo L, Adar R, Levy R, Onn A, Chapal-Ilani N, Berman V, Arie A Ben, Rom G, Oron B, Halaban R, Czyz Z, Werner-Klein M, Klein C, Shapiro E. 2017. Retrospective cell lineage reconstruction in Humans using short tandem repeats. *bioRxiv*:191296. DOI: 10.1101/191296.
- Tastet J-P. 2019. Histoire géologique des lacs et étangs du littoral aquitain. *Dynamiques environnementales*:10–31. DOI: 10.4000/dynenviron.3358.
- Tastet J-P, Lalanne R, Maurin B, Dubos B. 2008. Geological and archaeological chronology of a late Holocene coastal enclosure: The Sanguinet lake (SW France). *Geoarchaeology* 23:131–149. DOI: 10.1002/gea.20207.
- Taylor HR, Dussex N, van Heezik Y. 2017. Bridging the conservation genetics gap by identifying barriers to implementation for conservation practitioners. *Global Ecology and Conservation* 10:231–242. DOI: 10.1016/J.GECCO.2017.04.001.
- Teixeira JC, Huber CD. 2021. The inflated significance of neutral genetic diversity in conservation genetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 118:1–10. DOI: 10.1073/pnas.2015096118.
- Tentelier C, Bouchard C, Bernardin A, Tauzin A, Aymes J-C, Lange F, Recapet C, Rives J. 2021. The dynamics of spawning acts by a semelparous fish and its associated energetic costs. *Peer Community Journal* 1:e49. DOI: 10.24072/pcjournal.56.
- Tentelier C, Larranaga N, Lepais O, Manicki A, Rives J, Lange F. 2016a. Space use and its effects on

- reproductive success of anadromous Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 73:1461–1471. DOI: 10.1139/cjfas-2015-0518.
- Tentelier C, Lepais O, Larranaga N, Manicki A, Lange F, Rives J. 2016b. Sexual selection leads to a tenfold difference in reproductive success of alternative reproductive tactics in male Atlantic salmon. *The Science of Nature* 103:47. DOI: 10.1007/s00114-016-1372-1.
- Thiel-Egenter C, Gugerli F, Alvarez N, Brodbeck S, Cieślak E, Colli L, Englisch T, Gaudeul M, Gielly L, Korbecka G, Negrini R, Paun O, Pellecchia M, Rioux D, Ronikier M, Schönswetter P, Schüpfer F, Taberlet P, Tribsch A, van Loo M, Winkler M, Holderegger R. 2009. Effects of species traits on the genetic diversity of high-mountain plants: a multi-species study across the Alps and the Carpathians. Global Ecology and Biogeography 18:78–87. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2008.00421.x.
- Tomkins JL, Hazel W. 2007. The status of the conditional evolutionarily stable strategy. *Trends in Ecology & Evolution* 22:522–8. DOI: 10.1016/j.tree.2007.09.002.
- Vallejo-Marín M, Friedman J, Twyford AD, Lepais O, Ickert-Bond SM, Streisfeld MA, Yant L, van Kleunen M, Rotter MC, Puzey JR. 2021. Population genomic and historical analysis suggests a global invasion by bridgehead processes in *Mimulus guttatus*. *Communications Biology* 4:327. DOI: 10.1038/s42003-021-01795-x.
- Vallejo-Marín M, Solis-Montero L, Bacles CFE, Lepais O. 2011. Thirteen microsatellites developed by SSR-enriched pyrosequencing for *Solanum rostratum* (Solanaceae) and related species. *American Journal of Botany* 98:e296–e299. DOI: 10.3732/ajb.1100159.
- Varela MA, Amos W. 2010. Heterogeneous distribution of SNPs in the human genome: Microsatellites as predictors of nucleotide diversity and divergence. *Genomics* 95:151–159. DOI: 10.1016/J.YGENO.2009.12.003.
- Vartia S, Villanueva-Cañas JL, Finarelli J, Farrell ED, Collins PC, Hughes GM, Carlsson JEL, Gauthier DT, McGinnity P, Cross TF, FitzGerald RD, Mirimin L, Crispie F, Cotter PD, Carlsson J. 2016. A novel method of microsatellite genotyping-by-sequencing using individual combinatorial barcoding. *Royal Society Open Science* 3:150565. DOI: 10.1098/rsos.150565.
- Vellend M. 2003. Island biogeography of genes and species. *The American naturalist* 162:358–65. DOI: 10.1086/377189.
- Vellend M, Geber MA. 2005. Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters* 8:767–781. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00775.x.
- Vellend M, Lajoie G, Bourret A, Múrria C, Kembel SW, Garant D. 2014. Drawing ecological inferences from coincident patterns of population- and community-level biodiversity. *Molecular Ecology* 23:2890–2901. DOI: 10.1111/mec.12756.
- Verbiest M, Maksimov M, Jin Y, Anisimova M, Gymrek M, Sonay TB. 2022. Mutation and selection processes regulating short tandem repeats give rise to genetic and phenotypic diversity across species. *Journal of Evolutionary Biology*:1–16. DOI: 10.1111/jeb.14106.
- Verma A. 2016. Biodiversity: Its different levels and values. *International Journal on Environmental Sciences* 7:143–145.
- Verta J-P, Debes PV, Piavchenko N, Ruokolainen A, Ovaskainen O, Moustakas-Verho JE, Tillanen S, Parre N, Aykanat T, Erkinaro J, Primmer CR. 2020. Cis-regulatory differences in isoform expression associate with life history strategy variation in Atlantic salmon. *PLOS Genetics* 16:e1009055. DOI: 10.1371/journal.pgen.1009055.
- Vuillaume B, Valette V, Lepais O, Grandjean F, Breuil M. 2015. Genetic evidence of hybridization between the endangered native species *Iguana delicatissima* and the invasive *Iguana iguana* (Reptilia, Iguanidae) in the Lesser Antilles: Management implications. *PLoS One* 10:e0127575. DOI: 10.1371/journal.pone.0127575.
- Wagner DL. 2020. Insect declines in the Anthropocene. *Annual Review of Entomology* 65:457–480. DOI: 10.1146/annurev-ento-011019-025151.
- Wang J. 2009. A new method for estimating effective population sizes from a single sample of multilocus genotypes. *Molecular Ecology* 18:2148–64. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2009.04175.x.
- Wang J. 2016. A comparison of single-sample estimators of effective population sizes from genetic marker data. *Molecular Ecology* 25:4692–4711. DOI: 10.1111/mec.13725.

- Wang IJ, Bradburd GS. 2014. Isolation by environment. *Molecular Ecology* 23:5649–5662. DOI: 10.1111/mec.12938.
- Wang J, Santiago E, Caballero A. 2016. Prediction and estimation of effective population size. *Heredity* 117:1–14. DOI: 10.1038/hdy.2016.43.
- Waples RS. 2005. Genetic estimates of contemporary effective population size: to what time periods do the estimates apply? *Molecular Ecology* 14:3335–3352. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02673.x.
- Waples RS, Do C. 2010. Linkage disequilibrium estimates of contemporary *Ne* using highly variable genetic markers: A largely untapped resource for applied conservation and evolution. *Evolutionary Applications* 3:244–262. DOI: 10.1111/j.1752-4571.2009.00104.x.
- Wellenreuther M, Mérot C, Berdan E, Bernatchez L. 2019. Going beyond SNPs: The role of structural genomic variants in adaptive evolution and species diversification. *Molecular Ecology* 28:1203–1209. DOI: 10.1111/mec.15066.
- Whiteley AR, Coombs JA, Cembrola M, O'Donnell MJ, Hudy M, Nislow KH, Letcher BH. 2015. Effective number of breeders provides a link between interannual variation in stream flow and individual reproductive contribution in a stream salmonid. *Molecular Ecology* 24:3585–3602. DOI: 10.1111/mec.13273.
- Whitford W, Hawkins V, Moodley KS, Grant MJ, Lehnert K, Snell RG, Jacobsen JC. 2022. Proof of concept for multiplex amplicon sequencing for mutation identification using the MinION nanopore sequencer. *Scientific Reports* 12:8572. DOI: 10.1038/s41598-022-12613-7.
- Whitlock R, Hipperson H, Thompson DBA, Butlin RK, Burke T. 2016. Consequences of in-situ strategies for the conservation of plant genetic diversity. *Biological Conservation* 203:134–142. DOI: 10.1016/J.BIOCON.2016.08.006.
- Willi Y, Kristensen TN, Sgrò CM, Weeks AR, Ørsted M, Hoffmann AA. 2022. Conservation genetics as a management tool: The five best-supported paradigms to assist the management of threatened species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119:e2105076119. DOI: 10.1073/pnas.2105076119.
- Wilson GA, Rannala B. 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* 163:1177–91.
- Wolfe KH, Sharp PM, Li W-H. 1989. Rates of synonymous substitution in plant nuclear genes. *Journal of Molecular Evolution* 29:208–211. DOI: 10.1007/BF02100204.
- Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16:97–159.
- Xie KT, Wang G, Thompson AC, Wucherpfennig JI, Reimchen TE, MacColl ADC, Schluter D, Bell MA, Vasquez KM, Kingsley DM. 2019. DNA fragility in the parallel evolution of pelvic reduction in stickleback fish. *Science* 363:81–84. DOI: 10.1126/science.aan1425.
- Xu H, Cao Y, Yu D, Cao M, He Y, Gill M, Pereira HM. 2021. Ensuring effective implementation of the post-2020 global biodiversity targets. *Nature Ecology and Evolution* 5:411–418. DOI: 10.1038/s41559-020-01375-y.
- Yannic G, Hagen O, Leugger F, Karger DN, Pellissier L. 2020. Harnessing paleo-environmental modeling and genetic data to predict intraspecific genetic structure. *Evolutionary Applications* 13:1526–1542. DOI: 10.1111/eva.12986.
- Yates MC, Bernos TA, Fraser DJ. 2017. A critical assessment of estimating census population size from genetic population size (or vice versa) in three fishes. *Evolutionary Applications* 10:935–945. DOI: 10.1111/eva.12496.
- Yoder AD, Poelstra JW, Tiley GP, Williams RC. 2018. Neutral theory is the foundation of conservation genetics. *Molecular Biology and Evolution* 35:1322–1326. DOI: 10.1093/molbev/msy076.
- Zayed A. 2004. Effective population size in Hymenoptera with complementary sex determination. *Heredity* 93:627–30. DOI: 10.1038/sj.hdy.6800588.
- Zayed A, Packer L. 2005. Complementary sex determination substantially increases extinction proneness of haplodiploid populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:10742–6. DOI: 10.1073/pnas.0502271102.

## **Curriculum vitae**

# Olivier Lepais, Chargé de recherche

INRAE, UMR BIOGECO, 69 route d'Arcachon, 33612 Cestas, France.

+33 (0)5 35 38 52 96, olivier.lepais@inrae.fr



Figure 51 : Répartition des disciplines scientifiques (selon Thomson Reuters Web of Science) des articles auxquels j'ai contribué.

#### **Parcours**

- 2019-présent : Directeur scientifique de la Plateforme Génome Transcriptome de Bordeaux (PGTB, <a href="https://pgtb.fr/">https://pgtb.fr/</a>).
- 2018-présent : Chargé de recherche, INRAE, UMR 1202 BIOGECO, équipe ECOGERE, Cestas.
- 2011-2018 : Chargé de recherche, INRAE, UMR 1224 ECOBIOP, Saint-Pée-sur-Nivelle.
- 2010-2011 : *Postdoctoral Research Fellow* of the Leverhulme Trust, Early Career Fellowship, équipe de Cecile Bacles, Biological and Environmental Sciences, University of Stirling, Grande Bretagne.
- 2008-2010 : *Postdoctoral Research Assistant*, équipes de Dave Goulson et Cécile Bacles, Biological and Environmental Sciences, University of Stirling, Grande Bretagne.
- 2008 : Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche, Université de Bordeaux.
- 2008 : Doctorat en Ecologie Evolutive, Fonctionnelle et des Communautés, Université de Bordeaux. Titre : Dynamique d'hybridation dans le complexe d'espèces des chênes

- blancs européens (sous la direction de S. Gerber et A. Kremer, <a href="http://www.theses.fr/129616028">http://www.theses.fr/129616028</a>).
- 2004 : Master 2 Recherche Génétique et Développement des Plantes. Universités Bordeaux I Bordeaux II.
- 2003 : Maîtrise de Biologie Cellulaire et Physiologie. Université Bordeaux I.
- 2002 : Maîtrise de Biologie et Sciences de la Terre. Université Bordeaux I.
- 2001 : Licence de Biologie et Sciences de la Terre. Université Bordeaux I.
- 2000 : DEUG de Biologie et Sciences de la Terre. Département Universitaire des Sciences d'Agen, Université Bordeaux I.
- 1998 : Baccalauréat série S. Lycée Georges Leygues, Villeneuve sur Lot.

# Projets de recherche

## Coordination de projets

- **ISO-SGDC** Relations entre la diversité génétique et taxonomique des communautés végétales des lacs du littoral Aquitain. INRAE Métaprogramme Biosefair, Projet exploratoire (40k€). 2021-2023. Co-coordination avec Aurélien Jamoneau (UR EABX).
- **DuneBioDiv** From gene to ecosystem: multilevel structure of biological diversity across environmental gradients in the Atlantic coastal sand dune plant community. LabEx COTE, Small scale project (40k€). 2019-2021. Contributeurs: Marie-Lise Benot et Virgil Fievet (UMR BIOGECO), Maya Gonzalez (UMR ISPA).
- **NombReEff** Estimation du nombre de reproducteurs efficaces : un nouvel indicateur de l'état des populations. Agence Française pour la Biodiversité, Fiche Action 221\_A13 dans le cadre de la convention ONEMA INRAE (100k€). 2016-2017. Contributrice : Cécile Bacles (UMR ECOBOP).
- **GenEarly** Genetic determination of early male parr maturation in Atlantic salmon natural populations. Marie Curie Career Integration Grant, Commission Européenne, PCIG10-GA-2011-303526 (100k€). 2012-2016. Contributrice : Agnès Bardonnet (UMR ECOBOP).
- Connectivity of alder riparian woodlands. Early Career Fellowship, Leverhulme Trust (UK), ECF/2010/0166 (83k£). Abandon précoce au bout de 6 mois pour prise de fonction à l'INRA. 2010-2013. Co-coordination avec Cécile Bacles (University of Stirling).

## Participation à des projets

- Vigie-Lacs Écologie des communautés végétales aquatiques des lacs et étangs du littoral aquitain. Agence de l'Eau Adour Garonne et Région Nouvelle-Aquitaine, coordinateurs : Vincent Bertrin et Aurélien Jamoneau (UR EABX), co-responsable du volet génétique des populations (232k€). 2022-2026.
- **FORGENIUS** *Improving access to forest genetic resources information and services for end-users*. Horizon 2020, Sustainable Food Security, Commission Européenne. Coordinateur : Ivan Scotti (UR URFM). 2020-2024.

- FAUNA Fondements et Analyses de l'Adaptation de l'Alose et des Usages Récréatifs pour sa ConservatioN en Aquitaine. Région Nouvelle Aquitaine. Coordination Françoise Daverat (UR EABX), responsable du volet "Hybridation entre la grande alose et alose feinte" (46k€). 2018-2019.
- SHAD'EAU Proposition de programme partenarial de recherche sur les populations d'aloses du Grand Sud-Ouest. Agence de l'Eau Adour Garonne. Coordination Françoise Daverat (UR EABX), responsable du volet "Hybridation entre la grande alose et alose feinte" (65k€). 2016-2019.
- TrackNat Traçabilité ADN pour la gestion des ressources naturelles, application aux espèces forestières et piscicoles. Région Aquitaine. Coordination Rémy Petit (UMR BIOGECO), responsable du volet espèces piscicoles (46k€). 2016-2018.
- SalmoClim compromis survie-croissance et adaptation des populations de saumon au changement climatique. INRAE Métaprogramme ACCAF. Coordination Etienne Prévost (UMR ECOBIOP). 2013-2016.
- Continuité écologique et conservation de la diversité génétique et écotypique d'un grand migrateur. Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques, Pole ONEMA-INRA. Coordination Joëlle Chat (UMR ECOBIOP). 2013-2015.
- Faire parler les gènes et les otolithes de truite pour renseigner les gestionnaires piscicoles. Conseil Général des Pyrénées-Atlantiques. Coordination Joëlle Chat (UMR ECOBIOP). 2012-2014.
- Ecologie comportementale et stratégies de reproduction chez le saumon Atlantique de la Nivelle. Conseil Général des Pyrénées-Atlantiques. Coordination Cédric Tentelier (UMR ECOBIOP). 2010-2012.
- Restoration genetics of degraded forest landscapes: Land management and evolution of reproductive strategies in keystone tree species. Natural Environment Research Council (NERC, UK) Small Grant. Coordination Cécile Bacles (University of Stirling). 2010-2011.
- Mass-flowering crops: cost or benefit to bumblebees and wild flower pollination? Biotechnology and Biological Sciences Research Council (BBSRC, UK) Research Grant. Coordination Dave Goulson (University of Stirling), 2007-2010.

## Activités collectives

2019 à présent : Responsable scientifique de la plateforme Génome Transcriptome de Bordeaux (PGTB, <a href="https://pgtb.fr/">https://pgtb.fr/</a>).

2015-2018 : Animation de la cellule Personne Ressources en Informatique de l'UMR ECOBIOP (contribution aux activités d'appui à la recherche en l'absence de personnel dédié).

## Direction scientifique de la PGTB

## Coordination de projets

• MICROBIOMIQ - Approche multi-omiques pour la caractérisation du lien entre la biodiversité structurelle et l'activité microbienne dans l'évolution naturelle de la fonction photosynthétique et sa réponse au stress chimique au sein des communautés périphytiques. INRAE Métaprogramme Biosefair, Projet exploratoire (48k€). Cocoordination avec Nicolas Creusot (UR EABX). 2022-2024.

- Multitypage répondre aux besoins d'analyses génétiques par le développement de méthodes de génotypage multiplex. Labex COTE, Plates-formes d'analyse et Fédération des Plateformes Mutualisées de l'Université de Bordeaux, AOP projets R&D (40k€). Co-coordination avec Erwan Guichoux (UMR BIOGECO). 2020-2021.
- **AGIS** Analyses génétiques *in situ*. Labex COTE, Plates-formes d'analyse (30k€). Avec l'appui d'Emilie Chancerel (UMR BIOGECO). 2019-2022.

## Participation à des projets

- **REGINA** gestion et valorisation des ressources génétiques Châtaigne et Fraise en Nouvelle-Aquitaine. Fonds Européens de Développement Régional de l'Union Européenne (FEDER). Coordinatrice : Aurélie Petit (Invenio). 2019-2022.
- **NEURONGS33** Apport du séquençage haut-débit de nouvelle génération de type Oxford Nanopore dans la stratégie diagnostique des maladies neurogénétiques. APITHEM, Groupement Interrégional Sud-Ouest Outre-Mer Hospitalier. Coordination : Cyril Goizet (CHU Bordeaux). 2020-2023.

# Dossiers de financement d'équipements

- 2021 : Dossier de cofinancement à la Fédération *Bordeaux Research Facilities*, « Séquenceur ADN haut-débit [Illumina NextSeq 2000] pour le développement de nouvelles générations d'analyses transcriptomiques et génomiques au sein de la communauté bordelaise », 10 k€, co-coordination avec Erwan Guichoux.
- 2019 : Dossier de financement équipement lourd à la Commission Nationale des outils Collectifs de l'INRAE (CNOC), « Plateforme de génotypage SNP par spectrométrie de masse MassARRAY Agena Bioscience », 120 k€.
- 2019 : Dossier de subvention Région Nouvelle-Aquitaine volet plateforme mutualisées et ouvertes, « Séquençage d'ADN : répondre aux exigences technologiques de demain », 65 k€.
- 2019 : Dossier de financement équipement moyen à la Commission Nationale des outils Collectifs de l'INRAE (CNOC), « Illumina iSeq100 et BIO-RAD CHEF-DR III», 13 k€.

#### Structuration des infrastructures de recherche

- 2019 à présent : Membre du Comité de Direction de l'IR INRAE *Genomics*, Infrastructure de Recherche Distribuée regroupant 4 plateformes INRAE dans le domaine de la génomique (Get, Gentyane, PGTB et EPGV). Réunions bimensuelles.
- 2019 : Participation à la création de l'Infrastructure de Recherche Distribuée INRAE Genomics (coordination : Denis Milan et Jérôme Salse, labellisation obtenue fin 2019) regroupant 4 plateformes INRAE dans le domaine de la génomique (Get, Gentyane, PGTB et EPGV).

## Fonctions de représentation

- 2019-présent : membre du Comité de Direction de BIOGECO, réunion bimestrielle.
- 2019-2021 : membre du Conseil d'Unité de BIOGECO, réunion bimestrielle.

## **Encadrements**

Stages BTS / IUT

2020 : Héloïse Delval, BTS Bioanalyses et Contrôles, Lycée Saint Louis, Bordeaux, « Développer une méthode permettant de détecter la présence d'esturgeons européen au sein du bassin versant de Dordogne », co-encadement avec Emilie Chancerel (PGTB UMR BIOGECO), collaboration scientifiques avec Marie-Laure Acolas (UR EABX).

2015 : Nicolas Gagnant, BTS Production Aquacole, Lycée Saint Christophe, Saint-Pée-sur-Nivelle, « Méthodes d'analyses génétiques pour l'étude des poissons migrateurs », coencadrant avec Joëlle Chat (UMR ECOBIOP).

2013 : Sonia Cherkaoui, IUT Université Aix Marseille, « Structure génétique des populations de truites du bassin de l'Adour : incidence du repeuplement », co-encadrant avec Joëlle Chat (UMR ECOBIOP).

# Stages Master 1

2022 : Marie Lapègue, Université de Perpignan Via Domitia, « Caractérisation de la structure génétique spatiale de huit espèces végétales de la dune Atlantique d'Aquitaine : approche à deux échelles spatiales ».

2012 : Kévin Picoulet, Master 1 DYNEA, UPPA, "Consanguinité et compétition entre apparentés chez le saumon Atlantique du bassin de la Nivelle", co-encadrement avec Cédric Tentelier (UMR ECOBIOP).

## Stages Master 2

2022 : Aurélien Tauzin, Master 2 Biodiversité et Ecosystèmes Continentaux, « Simple sequence repeat marker developpement and genetic caracterization of 9 species of macrophytes of Aquitaine littoral lakes », co-encadrement avec Aurélien Jamoneau (UR EABX).

2022 : Yolaine Mounier, Master 2 Sciences de la Vigne et du Vin, Université de Bordeaux, « Estimation by genotyping-by-sequencing of the genetic diversity of *Plasmopara viticola* aerial spore populations, the causal agent of grapevine downy mildew, during one growing season », co-encadrement avec Benoit Laurent et Antonin Douillet (UMT SEVEN).

2021 : Sarah Gentet, Master 2 Biologie végétale, Université de Lyon 1, « Etude de la dispersion des insectes pollinisateurs par caractérisation génétique de leur charge en pollen », co-encadrement avec Rémy Petit et Clément Larue (UMR BIOGECO).

2021 : Marie-Anne Garcia, Master 2 Phytopathologie et mycologie, Université de Bordeaux, « Caractériser la diversité génétique des populations françaises de *Microdochium* spp., champignons pathogènes impliqués dans la fusariose des céréales», co-encadrement avec Marie Foulongne-Oriol (UMR SAVE).

2020 : Lison Zunino, Master 2 Ecologie Evolution, Université de Poitiers, « Effect of history traits and demographic history on genetic diversity and genetic structuration of populations: comparative approach on eight species of herbaceous plants from Aquitaine sand dunes ».

2020 : Aimée Bienvenue, Master 2 Bio-informatique, Université de Bordeaux, « Comparaison de technologies de métagénomique ciblée », co-encadrement avec Benjamin Penaud (PGTB UMR BIOGECO).

#### **Doctorants**

2022-2025 : Estelle Marie Blanquart, doctorante, Université de Bordeaux, ED304, « Diversité génétique et taxonomique des communautés à isoétides des lacs et étangs du littoral aquitain », codirection avec Aurélien Jamoneau (UR EABX).

2013-2016 : Séverine Masson, doctorante, UPPA, ED211, « Continuité écologique et conservation de la diversité génétique et écotypique d'un grand migrateur (*Salmo trutta*) », direction Etienne Prévost (HDR) et Gilles Bareille, co-encadrement avec Joëlle Chat.

2008-présent : Participation à l'encadrement ponctuel de doctorants pour l'analyse de marqueurs moléculaires et de données en génétique des populations (Florian Alberto, Gillian Lye, Ellen Rotheray, Zoé Gauthey).

#### Post-doctorants

2018-2019 : Laura Taillebois, post-doctorante sur le projet Région et Agence de l'Eau Adour Garonne Shadeau / FAUNA.

2016-2017 : Cécile Bacles, post-doctorante sur le projet OFB NombReEff.

2017 : Charlotte Urien, post-doctorante sur le projet Région TrackNat.

#### Visiteurs

14-15 décembre 2022 : Vanina Benoit (ingénieure, UMR BioForA). Formation bioinformatique pour le génotypage de microsatellites par séquençage.

22-24 juin 2022 : Clovis Pawula (doctorant, UMR IRHS). Analyse bioinformatique pour le génotypage de microsatellites par séquençage chez les espèces polyploïdes.

27-28 octobre 2020 : Cécile Ribout (ingénieure, CEBC UMR 7372). Formation analyse de génotypage de microsatellites par séquençage.

4-20 juillet 2018 : Abdeldjalil Aissi (doctorant, Université Batna 1 Hadj Lakhdar, Algérie). Analyse de la diversité génétique des populations marginales des chênes *Quercus canariensis* et *Quercus faginea*.

3-7 novembre 2014 : WeiWei Day (doctorant, UR NuMeA). Analyse de séquençage de transcriptome chez les la truite arc-en-ciel à la Plateforme Génome Transcriptome de Bordeaux.

#### Autres encadrements

2019-présent : Directeur scientifique de la PGTB : en charge de l'animation d'une équipe de 6 ingénieurs (2 permanents INRAE, 2 contractuels CDI Université de Bordeaux et 2 à 3 contractuels CDD INRAE et Université de Bordeaux).

## **Productions scientifiques**

Articles dans des journaux à comité de lecture.

**Lepais O**, Aissi A, Véla E, Beghami Y. 2022. Joint analysis of microsatellites and flanking sequences enlightens complex demographic history of interspecific gene flow and vicariance in rear-edge oak populations. <u>Heredity</u>, <u>https://doi.org/10.1038/s41437-022-00550-0</u>.

Contribution personnelle majeure ; article résultant d'un travail collaboratif avec le doctorant Abdeldjalil Aissi ; implication forte depuis les analyses au laboratoire jusqu'aux analyses de données et l'écriture ; première approche empirique d'intégration de plusieurs types de polymorphismes dans les inférences par coalescent pour l'inférence démographique et mutationnelle.

Revardel E, **Lepais O**. 2022. Development and characterization of microsatellite markers for the French endemic *Angelica heterocarpa* (Apiaceae) and congeneric sympatric species. BMC Research Notes, 15, 15, https://doi.org/10.1186/s13104-021-05903-2.

Contribution personnelle significative ; implication dans l'analyse des données et participation à l'écriture.

Chat J, Lamarins A, **Lepais O**. 2022. Sea trout (*Salmo trutta*) straying rate decreases with distance from river mouth. <u>Journal of Fish Biology</u>, <u>https://doi.org/10.1111/jfb.15152</u>.

Contribution personnelle mineure ; implication dans l'analyse des données et participation à l'écriture.

Breuil M, Schikorski D, Vuillaume B, Krauss U, Daltry JC, Gaymes G, Gaymes J, **Lepais O**, Bech N, Jelić M, Becking T, Grandjean F. 2022. *Iguana insularis* (Iguanidae) from the southern Lesser Antilles: An endemic lineage endangered by hybridization. <u>ZooKeys</u>, 1086, 137–161. <a href="https://doi.org/10.3897/zookeys.1086.76079">https://doi.org/10.3897/zookeys.1086.76079</a>.

Contribution personnelle mineure ; implication dans l'analyse des données génotypiques et dans l'écriture de l'article.

Vallejo-Marin M, Friedman J, Twyford A, **Lepais O**, Ickert-Bond SM, Streisfeld MA, Yant L, van Kleunun M, Rotter MC, Puzey JR. 2021. Population genomic and historical analysis reveals a global invasion by bridgehead processes in *Mimulus guttatus*. Communication Biology, 4, 327, https://doi.org/10.1038/s42003-021-01795-x.

Contribution personnelle significative ; implication dans l'analyse des données (prise en charge des inférences démographiques) et participation à l'écriture.

**Lepais O**, Chancerel E, Boury C, Salin F, Manicki A, Taillebois L, Dutech C, Aissi A, Bacles CFE, Daverat F, Launey S, Guichoux E. 2020. Fast sequence-based microsatellite genotyping development workflow. <u>PeerJ</u>, 8, e9085, <u>https://doi.org/10.7717/peerj.9085</u>.

Contribution personnelle majeure ; fruit de plusieurs années de travail de développement en collaboration avec la plateforme PGTB visant à rendre plus accessible le génotypage de microsatellites par séquençage chez les espèces non modèles ; implication forte lors de toutes les étapes : identification de la problématique scientifique et méthodologique, analyses au laboratoire, conception d'un pipeline d'analyse bioinformatique spécifique documenté, analyses des données et écriture de l'article.

Laurent B, Larue C, Chancerel E, Guichoux E, Petit RJ, Barreneche T, Robin C, **Lepais O**. 2020. Microhaplotype genotyping-by-sequencing of 98 highly polymorphic markers in three chestnut tree species. <u>Conservation Genetics Resources</u>, 12, 567-580, https://doi.org/10.1007/s12686-020-01157-5.

Contribution personnelle significative ; implication dans l'encadrement du post-doctorant Benoit Laurent pour le développement du protocole de génotypage de microsatellite par séquençage chez les châtaigniers ; participation à l'analyse bioinformatique et à l'écriture de l'article.

Taillebois L, Sabatino S, Manicki A, Daverat F, Nachón DJ, **Lepais O**. 2020. Variable outcomes of hybridization between declining *Alosa alosa* and *Alosa fallax*. Evolutionary Applications, 13, 636-651, https://doi.org/10.1111/eva.12889.

Contribution personnelle majeure ; article issu des projets Shadeau-FAUNA ; implication forte lors de toutes les étapes : identification de la problématique scientifique, conception de l'expérience nécessitant la mise en place d'une collaboration avec Stephen Sabatino

(ressources génomiques), analyses au laboratoire et via la plateforme PGTB, analyses des données et écriture de l'article en collaboration avec la post-doctorante Laura Taillebois.

Aissi A; Beghami Y, **Lepais O**, Véla E. 2020. Morphological and taxonomic analysis of the *Quercus faginea* (Fagaceae) complex in Algeria. <u>Botany</u>, 99, 99-113, <a href="https://doi.org/10.1139/cjb-2020-0075">https://doi.org/10.1139/cjb-2020-0075</a>.

Contribution personnelle mineure ; implication dans l'encadrement d'Abdeldjalil Aissi lors de son séjour à BIOGECO ainsi que dans l'écriture de l'article.

Veron V, Marandel L, Liu J, Vélez EJ, **Lepais O**, Panserat S, Skiba S, Seiliez I. 2018. DNA methylation of the promoter region of bnip3 and bnip3l genes induced by metabolic programming. <u>BMC Genomics</u>, 19, 677, <a href="https://doi.org/10.1186/s12864-018-5048-4">https://doi.org/10.1186/s12864-018-5048-4</a>.

Contribution personnelle mineure ; implication dans l'analyse bioinformatique et statistique ainsi que l'écriture de l'article.

Bacles CFE, Bouchard C, Lange F, Manicki A, Tentelier C, **Lepais O**. 2018. Estimating the effective number of breeders from single parr samples for conservation monitoring of wild populations of Atlantic salmon *Salmo salar*. <u>Journal of Fish Biology</u>, 92, 699-726, <a href="https://doi.org/10.1111/jfb.13537">https://doi.org/10.1111/jfb.13537</a>.

Contribution personnelle majeure ; article issu du projet NombReEff; implication forte lors de toutes les étapes : identification de la problématique scientifique, conception du projet et de l'expérience reposant sur la collection historique d'échantillons des saumons de la Nivelle, analyses au laboratoire, analyses des données et écriture de l'article en collaboration avec la post-doctorante Cécile Bacles.

Masson S, **Lepais O**, Manicki A, Prévost E, Chat J. 2018. Disentangling individual movement between populations from effective dispersal in the facultative anadromous *Salmo trutta* L.. <u>Ecology of Freshwater Fish</u>, 27, 323-33, <a href="https://doi.org/10.1111/eff.12349">https://doi.org/10.1111/eff.12349</a>.

Contribution personnelle majeure ; premier article issu des projets truites de mer coordonnés par Joëlle Chat et de la thèse de Séverine Masson ; implication personnelle à toutes les étapes en particulier l'encadrement de la doctorante pour les analyses de laboratoires et les analyses de données ; l'analyse des données et écriture de l'article.

**Lepais O**, Manicki A, Glise S, Buoro M, Bardonnet A. 2017. Genetic architecture of threshold reaction norms for male alternative reproductive tactics in Atlantic salmon (*Salmo salar L.*). <u>Scientific Reports</u>, 7:43552, <a href="https://doi.org/10.1038/srep43552">https://doi.org/10.1038/srep43552</a>.

Contribution personnelle majeure ; deuxième article issu du projet Marie Curie GenEarly ; implication forte lors de toutes les étapes : identification de la problématique scientifique, conception de l'expérience, expérimentation sur le terrain (menée à bien grâce à l'implication du personnel technique de l'unité ECOBIOP), analyses au laboratoire et analyses des données, écriture de l'article.

Gauthey Z, Tentelier C, **Lepais O**, Elosegui A, Royer L, Glise S, Labonne J. 2017. With our power combined: integrating behavioural and genetic data to estimate mating success and sexual selection. <u>Rethinking Ecology</u>, 2, 1-26, <a href="https://doi.org/10.3897/rethinkingecology.2.14956">https://doi.org/10.3897/rethinkingecology.2.14956</a>.

Contribution personnelle mineure ; encadrement de Zoé Gauthey (doctorante) pour la mise au point et l'utilisation d'un protocole de génotypage microsatellite chez la truite, le traitement des données et l'analyse de parenté, participation à la réflexion conceptuelle et analytique.

Tentelier C, Barroso-Gomila O, **Lepais O**, Manicki A, Romero-Garmendia I, Jugo BM. 2017. Testing mate choice and overdominance at MH in natural families of Atlantic salmon Salmo salar. Journal of Fish Biology, 90, 1644-1659, https://doi.org/10.1111/jfb.13260.

Contribution personnelle mineure ; participation à la conception du plan d'expérience et à l'écriture de l'article.

Marandel L, **Lepais O**, Arbenoits E, Véron V, Dias K, Zion M, Panserat S. 2016. Remodelling of the hepatic epigenetic landscape of glucose-intolerant rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) by nutritional status and dietary carbohydrates. <u>Scientific Reports</u>, 6, 32187, <a href="https://doi.org/10.1038/srep32187">https://doi.org/10.1038/srep32187</a>.

Contribution personnelle mineure ; contribution à l'analyse bioinformatique et à l'écriture de l'article.

Tentelier C, **Lepais O**, Larranaga N, Manicki O, Lange F, Rives J. 2016. Sexual selection leads to a tenfold difference in reproductive success of alternative reproductive tactics in male Atlantic salmon. <u>The Science of Nature</u>, 103, 47, <a href="https://doi.org/10.1007/s00114-016-1372-1">https://doi.org/10.1007/s00114-016-1372-1</a>.

Contribution personnelle significative ; analyses au laboratoire et analyse des données génétiques, participation à l'écriture de l'article.

Tentelier C, Larranaga N, **Lepais O**, Manicki O, Rives J, Lange F. 2016. Space use and its effects on reproductive success of anadromous Atlantic salmon. <u>Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences</u>, 73, 1461-1471, <a href="https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0518">https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0518</a>.

Contribution personnelle significative ; analyses au laboratoire et analyse des données génétiques, participation à l'écriture de l'article.

Vuillaume B, Valette V, **Lepais O**, Grandjean F, Breuil M. 2015. Genetic evidence of hybridization between the endangered native species *Iguana delicatissima* and the invasive *Iguana iguana (Reptilia*, Iguanidae) in the Lesser Antilles: management implications. <u>PLoS ONE</u>, e0127575, <a href="https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127575">https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127575</a>.

Contribution personnelle significative ; prise en charge de l'analyse des données génétiques et participation à l'écriture de l'article.

Gauthey Z, Freychet M, Manicki A, Herman A, **Lepais O**, Panserat S, Elosegi A, Tentelier C, Labonne J. 2015. The concentration of plasma metabolites varies throughout reproduction and affects offspring number in wild brown trout (*Salmo trutta*). Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 184, 90-96, <a href="https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2015.01.025">https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2015.01.025</a>.

Contribution personnelle mineure ; encadrement de Zoé Gauthey (doctorante) pour la mise au point et l'utilisation d'un protocole de génotypage microsatellite chez la truite, le traitement des données et l'analyse de parenté, participation à l'écriture de l'article.

Antonecchia G, Fortini P, **Lepais O**, Gerber S, Léger P, Scippa GS, Viscosi V. 2015. Genetic structure of a natural oak community in central Italy: evidence of gene flow between three sympatric white oak species (*Quercus*, Fagaceae). <u>Annals of Forest Research</u>, 58, 205-216, <a href="https://dx.doi.org/10.15287/afr.2015.415">https://dx.doi.org/10.15287/afr.2015.415</a>.

Contribution personnelle mineure ; rôle de conseil lors des différentes étapes du projet (échantillonnage, laboratoire, traitement et analyse des données), implication dans l'analyse des données et l'écriture de l'article.

**Lepais O**, Bacles CFE. 2014. Two are better than one: Combining landscape genomics and common garden for detecting adaptation in trees. <u>Molecular Ecology</u>, 23, 4671-4673. https://doi.org/10.1111/mec.12906.

Contribution personnelle majeure ; article de perspective écrit sur invitation éditoriale à propos du développement récent du domaine de la génomique du paysage pour la mise en évidence de l'adaptation locale des espèces dans un contexte de changements globaux.

**Lepais O**, Weir JT. 2014. SimRAD: an R package for simulation-based prediction of the number of loci expected in RADseq and similar genotyping by sequencing approaches. <u>Molecular Ecology Resources</u>, 14, 1314-1321, <a href="https://doi.org/10.1111/1755-0998.12273">https://doi.org/10.1111/1755-0998.12273</a>.

Contribution personnelle majeure ; premier article résultant du projet Marie Curie GenEarly; implication personnelle dans la création du package à partir d'une fonction centrale crée par Jason Weir, gestion de la mise à disposition de l'outil sur un serveur publique (CRAN) et de sa maintenance, écriture de l'article démontrant la validité et illustrant les utilisations possibles du package R SimRAD.

**Lepais O**, Muller SD, Ben Saad-Limam S, Benslama M, Rhazi L, Belouahem-Abed D, Daoud-Bouattour A, Gammar AM, Ghrabi-Gammar Z, Bacles CFE. 2013. High genetic diversity and distinctiveness of rear-edge climate relicts maintained by ancient tetraploidisation for *Alnus glutinosa*. <u>PLoS ONE</u>, 8, e75029, <a href="https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075029">https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075029</a>.

Contribution personnelle majeure ; article résultant d'un projet collaboratif porté par Cécile Bacles impliquant Serge Muller et son réseau en Afrique du nord ; implication forte depuis les analyses au laboratoire jusqu'aux analyses de données et l'écriture ; première mise en évidence de population tétraploïdes chez l'aulne.

**Lepais O**, Roussel G, Hubert F, Kremer A, Gerber S. 2013. Strength and variability of postmating reproductive isolating barriers between four European white oak species. <u>Tree</u> Genetics & Genomes, 9, 841-853, https://doi.org/10.1007/s11295-013-0602-3.

Contribution personnelle majeure ; cinquième et dernier article issu de ma thèse ; implication à toutes les étapes de la réalisation en s'appuyant sur les compétences expérimentales et techniques de l'unité BIOGECO ; approche expérimentale validant des hypothèses issues d'observations en populations naturelles décrits dans les articles précédents.

Rotheray EL, **Lepais O**, Nater A, Krützen M, Greminger M, Goulson D, Bussière LF. 2012. Genetic variation and population decline of an endangered hoverfly *Blera fallax* (Diptera: Syrphidae). Conservation Genetics, 13, 1283-1291, <a href="https://doi.org/10.1007/s10592-012-0371-9">https://doi.org/10.1007/s10592-012-0371-9</a>.

Contribution personnelle mineure ; encadrement ponctuel d'Ellen Rotheray (doctorante) pour l'analyse des données génétiques et prise en charge personnelle de l'analyse démographique, participation à l'écriture.

Darvill B, **Lepais O**, Woodall LC, Goulson D. 2012. Triploid bumblebees indicate a direct cost of inbreeding in fragmented populations. <u>Molecular Ecology</u>, 21, 3988-3995, https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05679.x.

Contribution personnelle significative ; prise en charge des analyses au laboratoire, participation à l'analyse des données et à l'écriture de l'article.

Viscosi V, Antonecchia G, **Lepais O**, Fortini P, Gerber S, Loy A. 2012. Leaf shape and size differentiation in white oaks: assessment of allometric relationships among three sympatric

species and their hybrids. <u>International Journal of Plant Sciences</u>, 173, 875-884, <a href="https://doi.org/10.1086/667234">https://doi.org/10.1086/667234</a>.

Contribution personnelle mineure ; rôle de conseil lors des différentes étapes du projet (échantillonnage, laboratoire, traitement et analyse des données), implication dans l'analyse des données et l'écriture de l'article.

**Lepais O**, Bacles CFE. 2011. De novo discovery and multiplexed amplification of microsatellite markers for black alder (*Alnus glutinosa*) and related species using SSR-enriched shotgun pyrosequencing. <u>Journal of Heredity</u>, 102, 622-626, <a href="https://doi.org/10.1093/jhered/esr062">https://doi.org/10.1093/jhered/esr062</a>.

Contribution personnelle majeure ; article résultant des recherches menées lors du premier semestre de la Fellowship de la Leverhulme Trust ; implication à toutes les étapes ; développement des premiers marqueurs microsatellites et mise au point d'une méthode de génotypage rapide et peu coûteuse utilisant la méthode développée précédemment chez une espèce écologique majeure : l'aulne glutineux.

Vallejo-Marin M, Solis-Montero L, Bacles CFE, **Lepais O**. 2011. Thirteen microsatellites developed by SSR-enriched pyrosequencing for *Solanum rostratum* (Solanaceae) and related species. American Journal of Botany, 98, E296-E299, <a href="https://doi.org/10.3732/ajb.1100159">https://doi.org/10.3732/ajb.1100159</a>.

Contribution personnelle significative ; collaboration avec Mario Vallejo-Marin pour transférer la méthode développée précédemment chez une autre espèce ; implication forte dans l'encadrement technique (avec l'objectif d'un transfert de compétence) et l'écriture de l'article.

Lye GC, **Lepais O**, Goulson D. 2011. Reconstructing demographic events from population genetic data: the introduction of bumblebees to New Zealand. <u>Molecular Ecology</u>, 20, 2888-2900, <a href="https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05139.x">https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05139.x</a>.

Contribution personnelle significative ; encadrement de Gillian Lye (doctorante) pour l'analyse des données génétiques et prise en charge personnelle de l'estimation des paramètres démographiques par Approximate Bayesian Computation (ABC), participation à l'écriture.

Guichoux E, Lagache L, Wagner S, Chaumeil P, Léger P, **Lepais O**, Lepoittevin C, Malausa T, Revardel E, Salin F, Petit RJ. 2011. Current trends in microsatellite genotyping. <u>Molecular Ecology Resources</u>, 11, 591-611, <a href="https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03014.x">https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03014.x</a>.

Contribution personnelle mineure ; article de synthèse s'appuyant sur plusieurs années d'expérience en génotypage de marqueurs microsatellites au sein de l'unité BIOGECO ; implication de par ma longue expérience dans la conception de protocoles de multiplexage de microsatellites, conseils pour certains aspects techniques et méthodologiques en particulier l'application des nouvelles technologies de séquençage, participation à l'écriture.

**Lepais O**, Bacles CFE. 2011. Comparison of random and SSR-enriched shotgun pyrosequencing for microsatellite discovery and single multiplex PCR optimisation in *Acacia harpophylla* F. Muell. Ex Benth. Molecular Ecology Resources, 11, 711-724. https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03002.x.

Contribution personnelle majeure ; article illustrant l'apport des nouvelles technologies de séquençage pour le développement de marqueurs microsatellites mais surtout détaillant une méthode permettant simultanément d'optimiser un protocole de génotypage en multiplexe, rapide et peu coûteux ; implication à toutes les étapes, des analyses bioinformatiques, aux expériences de laboratoire, à l'écriture de l'article.

Goulson D, Kaden J, **Lepais O**, Lye GC, Darvill B. 2011. Population structure, dispersal and colonization history of the garden bumblebee *Bombus hortorum* in the Western Isles of Scotland. Conservation Genetics, 12, 867-893, https://doi.org/10.1007/s10592-011-0190-4.

Contribution personnelle significative ; prise en charge de l'analyse des données utilisant une approche de génétique du paysage et participation conséquente à l'écriture de l'article.

**Lepais O**, Gerber S. 2011. Reproductive patterns shape introgression dynamics and species succession within the European white oak species complex. <u>Evolution</u>, 65, 156-170, https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01101.x.

Contribution personnelle majeure ; quatrième article de thèse; implication à toutes les étapes : échantillonnage sur le terrain (avec l'aide des collègues techniciens), expériences de laboratoire, analyse des données et écriture de l'article.

Goulson D, **Lepais O**, O'Connor S, Osborne JL, Sanderson RA, Cussans J, Goffe L, Darvill B. 2010. Effects of land use at a landscape scale on bumblebee nest density and survival. <u>Journal of Applied Ecology</u>, 47, 1207-1215, <a href="https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01872.x">https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01872.x</a>.

Contribution personnelle majeure ; prise en charge des analyses de laboratoire et de l'analyse des données, implication forte dans l'écriture de l'article.

Alberto F, Niort J, Derory J, **Lepais O**, Vitalis R, Galop D, Kremer A. 2010. Population differentiation of sessile oak at the altitudinal front of migration in the French Pyrenees. Molecular Ecology, 19, 2626-2639, https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04631.x.

Contribution personnelle mineure ; encadrement de Florian Alberto (doctorant) lors du génotypage, participation à l'analyse des données et à l'écriture.

**Lepais O**, Darvill B, O'Connor S, Osborne J L, Sanderson R A, Cussans J, Goffe L, Goulson D. 2010. Estimation of bumblebee queen dispersal distances using sibship reconstruction method. Molecular Ecology, 19, 819-831, <a href="https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04500.x">https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04500.x</a>.

Contribution personnelle majeure ; prise en charge des analyses de laboratoire et de l'analyse des données, implication forte dans l'émergence de la problématique scientifique et dans l'écriture de l'article.

Darvill B, O'Connor S, Lye GC, Waters J, **Lepais O**, Goulson D. 2010. Cryptic differences in dispersal lead to differential sensitivity to habitat fragmentation in two bumblebee species. <u>Molecular Ecology</u>, 19, 53-63, <a href="https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04423.x">https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04423.x</a>.

Contribution personnelle mineure ; participation à l'analyse des données et à l'écriture de l'article.

**Lepais O**, Petit RJ, Guichoux E, Lavabre J, Alberto F, Kremer A, Gerber S. 2009. Species relative abundance and direction of introgression in oaks. <u>Molecular Ecology</u>, 18, 2228-2242, <a href="https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04137.x">https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04137.x</a>.

Contribution personnelle majeure; troisième article de thèse, article collaboratif rendu possible en partie grâce à mon implication dans l'encadrement de stagiaires et doctorants permettant au final la mise en commun des données génétiques acquises lors de plusieurs projets utilisant un protocole de génotypage identique; implication personnelle forte à toutes les étapes, de l'identification de la problématique scientifique à l'échantillonnage, au génotypage, à l'analyse des données et à l'écriture de l'article.

Viscosi V, **Lepais O**, Gerber S, Fortini P. 2009. Leaf morphological analyses in four European oak species (*Quercus* spp.) and their hybrids: a comparison of traditional and geometric morphometric methods. <u>Plant Biosystems</u>, 143, 564-574, <a href="https://doi.org/10.1080/11263500902723129">https://doi.org/10.1080/11263500902723129</a>.

Contribution personnelle significative ; deuxième article de thèse issue d'une collaboration avec Vincenzo Viscosi, alors doctorant spécialiste de l'analyse morphométrique pour la caractérisation de la variabilité phénotypique chez les chênes ; implication à de nombreuses étapes de l'échantillonnage aux analyses au laboratoire, de l'analyse des données à l'écriture de l'article.

Terrab A, Hampe A, **Lepais O**, Talavera S, Vela E, Stuessy T F. 2008. Phylogeography of North African Atlas cedar (*Cedrus atlantica*, Pinaceae): Combined molecular and fossil data reveal a complex Quaternary history. <u>American Journal of Botany</u>, 95, 1262-1269, <a href="https://doi.org/10.3732/ajb.0800010">https://doi.org/10.3732/ajb.0800010</a>.

Contribution personnelle mineure ; participation à l'analyses des données et à l'écriture de l'article.

Rekik I, Salimonti A, Kamoun N G, Muzzalupo I, **Lepais O**, Gerber S, Perri E, Rebai A. 2008. Characterisation and identification of Tunisian olive tree varieties by microsatellite markers. HortScience, 43, 1371-1376, https://doi.org/10.21273/HORTSCI.43.5.1371.

Contribution personnelle mineure ; participation à l'analyses des données et à l'écriture de l'article.

**Lepais O**, Leger V, Gerber S. 2006. High throughput microsatellite genotyping in oak species. <u>Silvae Genetica</u>, 55, 238-240, <u>https://doi.org/10.1515/sg-2006-0031</u>.

Contribution personnelle majeure ; premier article de thèse présentant des mises au point techniques ; implication personnelle à toutes les étapes de la mise au point au laboratoire à l'écriture de l'article ; bien que publié dans un journal peu spectaculaire, ces développements seront déterminants pour le déroulement de ma thèse et utiles à plusieurs projets de recherche au sien de l'unité ; cet article ouvre la voie à plusieurs générations de protocoles de génotypage.

## Publications en préparation

Chancerel E, Guichoux E, **Lepais O**. 2023. Development of sequenced-based microsatellite genotyping protocol. Chapitre d'ouvrage soumis pour un numéro special de Methods in Molecular Biology intitulé "Short Tandem Repeats: Methods and Protocols", éditeur Andrew Bagshaw.

Davies P, Britton JR, Andreou D, Crundwell C, Dodd JR, **Lepais O**, Nunn A, Sabatino S, Velterop, Randolph B, Jonathan D. 2023. Tracking iteroparous anadromous fish and their hybrids across successive freshwater migrations suggests spawning philopatry and sex-linked differences in space use. Soumis.

Allegue H, Guinet C, Patrick SC, Ribout C, Bichet C, **Lepais O**, Réale D. 2023. Offspring sex ratio increases with male reproductive success in the polygynous southern elephant seals. Soumis.

## **Rapports**

**Lepais O**. 2017. Estimation du nombre de reproducteurs efficaces : un nouvel indicateur de l'état des populations. Rapport final du projet NombReEff (financement Agence Française

pour la Biodiversité) incluant un Guide méthodologique d'échantillonnage et un Protocole d'analyse génétique à destination des utilisateurs.

Chat J, Manicki A, Guéraud F, **Lepais O**. 2015. Continuité écologique et conservation de la diversité génétique et écotypique d'un grand migrateur (*Salmo trutta*). Rapport final projet ONEMA.

## Outils informatiques

**Lepais O**. 2021. PGTBsi : Système d'information basé sur Redmine pour la gestion et le suivi de projets et de l'activité de la Plateforme Génome Transcriptome de Bordeaux compatible avec la certification qualité ISO 9001 et NF X50-900. Installé sur une machine virtuelle Linux hébergée sur le <u>Datacenter INRAE</u>. <a href="http://l47.100.175.60/">http://l47.100.175.60/</a>

**Lepais O**. 2019. Automated pipeline for sequence-based microsatellite genotyping, <a href="https://doi.org/10.15454/HBXKVA">https://doi.org/10.15454/HBXKVA</a>, <a href="https://doi.org/10.15454/HBXKVA">Portail Data INRAE</a>, <a href="https://doi.org/10.15454/HBXKVA">V3</a>

**Lepais O**, Weir JT. 2014. R package SimRAD: Simulations to predict the number of loci expected in RAD and GBS approaches. The <u>Comprehensive R Archive Network</u>. <a href="http://cran.r-project.org/web/packages/SimRAD/index.html">http://cran.r-project.org/web/packages/SimRAD/index.html</a>

#### Données de recherche

Lepais O, Chancerel E, Guichoux E. 2022. Development of sequence-based microsatellite genotyping methods at the Bordeaux Genome Transcriptome Facility PGTB. Recherche Data Gouv, https://doi.org/10.15454/FOIFCN.

Lepais O, Aissi A, Véla E, Beghami Y. 2022. Data from: Joint analysis of microsatellites and flanking sequences enlightens complex demographic history of interspecific gene flow and vicariance in rear-edge oak populations, <a href="mailto:Dryad">Dryad</a>, <a href="https://doi.org/10.5061/dryad.8cz8w9gth">https://doi.org/10.5061/dryad.8cz8w9gth</a>.

Chat J, Lepais O, Lamarins A. 2022. Qualifying, quantifying and modelling dispersal in sea trout, Recherche Data Gouv, https://doi.org/10.15454/JO0KP9.

Lepais O, Revardel E. 2021. Angelica microsatellite genotype for marker development, Recherche Data Gouv, https://doi.org/10.15454/LFMP64.

Lepais O. 2021. Bash and R scripts to perform ABCtoolBox analysis and Random forest ABC, Recherche Data Gouy, https://doi.org/10.15454/VUMC1P.

Lepais O, Boury C, Chancerel E, Salin F, Guichoux E. 2019. Random shotgun sequencing reads from one *M. variegatipes* individual for microsatellite discovery. ENA, ERR3255838.

Lepais O, Taillebois L, Sabatino S, Manicki A, Daverat F, Nachón DJ. 2019. Data from: Variable outcomes of hybridization between declining *Alosa alosa* and *Alosa fallax*, v2, <u>Dryad</u>, <a href="https://doi.org/10.5061/dryad.ht76hdr9t">https://doi.org/10.5061/dryad.ht76hdr9t</a>.

Lepais O, Manicki A, Glise S, Buoro M, Bardonnet A. 2018. Data from: Genetic architecture of threshold reaction norms for male alternative reproductive tactics in Atlantic salmon (*Salmo salar L.*). Dryad, https://doi.org/10.5061/dryad.4h0d0.

Bacles CFE, Bouchard C, Lange F, Manicki A, Tentelier C, Lepais O. 2018. Data from: Estimating the effective number of breeders from single parr samples for conservation

monitoring of wild populations of Atlantic salmon *Salmo salar*. <u>Dryad</u>, https://doi.org/10.5061/dryad.f5229.

Lepais O, Manicki A, Glise S, Buoro M, Bardonnet A. 2016. Genotyping by Sequencing of *Salmo salar* families. NCBI, Short Read Archive, SRP087385.

Lepais O, Muller SD, Ben Saad-Limam S, Benslama M, Rhazi L, Belouahem-Abed D, Daoud-Bouattour A, Gammar AM, Ghrabi-Gammar Z, Bacles CFE. 2013. Data from: High genetic diversity and distinctiveness of rear-edge climate relicts maintained by ancient tetraploidisation for *Alnus glutinosa*. <u>Dryad</u>, <u>https://doi.org/10.5061/dryad.3801d</u>.

Lepais O, Roussel G, Hubert F, Kremer A, Gerber S. 2013. Data from: Strength and variability of postmating reproductive isolating barriers between four European white oak species. <u>Dryad</u>, <a href="https://doi.org/10.5061/dryad.fg500">https://doi.org/10.5061/dryad.fg500</a>.

Lepais O, Bacles CFE. 2011. SSR marker discovery for *Alnus glutinosa* using 454 sequencing technology (17855 reads). <u>NBCI</u>, Short Read Archive, SRX041482.

Lepais O, Bacles CFE. 2011. 48 microsatellite sequences for *Alnus glutinosa* and related species. NCBI, JF313802–JF313849.

Lepais O, Bacles CFE. 2011. Data from: De novo discovery and multiplexed amplification of microsatellite markers for black alder (*Alnus glutinosa*) and related species using SSR-enriched shotgun pyrosequencing. <u>Dryad</u>, <a href="https://doi.org/10.5061/dryad.gg0jm">https://doi.org/10.5061/dryad.gg0jm</a>.

Lepais O, Bacles CFE. 2011. Random shotgun sequencing of *Acacia harpophylla* genomic DNA (454 GS FLX Titanium, 172820 reads). NCBI, Short Read Archive, SRX028940.

Lepais O, Bacles CFE. 2011. Shotgun sequencing of *Acacia harpophylla* microsatellite enriched library (454 GS FLX Titanium, 28088 reads). <u>NBCI</u>, Short Read Archive, SRX028941.

Lepais O, Bacles CFE. 2011. 96 microsatellite sequences for *Acacia harpophylla*. NCBI, HQ413172-HQ413267.

Lye GC, Lepais O, Goulson D. 2011. Data from: Reconstructing demographic events from population genetic data: the introduction of bumblebees to New Zealand. <u>Dryad</u>, https://doi.org/10.5061/dryad.sk22v.

Vallejo-Marin M, Solis-Montero L, Bacles CFE, Lepais O. 2011. 48 microsatellite sequences for *Solanum rostratum*. EMBL, FR846142- FR846189.

Lepais O, Darvill B, O'Connor S, Osborne J, Sanderson R, Cussans J, Goffe L, Goulson D. 2010. Data from: Estimation of bumblebee queen dispersal distances using sibship reconstruction method. <u>Dryad</u>, <a href="https://doi.org/10.5061/dryad.1113">https://doi.org/10.5061/dryad.1113</a>.

Rekik I, Salimonti A, Kamoun N G, Muzzalupo I, Lepais O, Gerber S, Perri E, Rebai A. 2008. 10 microsatellite sequences for *Olea europea*. NCBI, EU376384- EU376393.

# Communications orales à des conférences, colloques et séminaires Orateur(s) souligné(s).

<u>Lepais O.</u>, Jamoneau A. ISO-SGDC : Étude combinée de la diversité génétique et taxonomique pour la gestion et la préservation des communautés végétales des lacs du littoral aquitain. Assemblée Générale du Métaprogramme INRAE BIOSEFAIR, 17-19 octobre 2022, Orléans.

- <u>Lepais O</u>, Aissi A, Véla E, Beghami Y. Apports de l'analyse de polymorphismes liés pour l'inférence de l'histoire démographique. Réunion du réseau de génétique du Département INRAE ECODIV, 13-14 octobre 2022, Bordeaux.
- <u>Lepais O</u>, Chancerel E, Boury C, Salin F, Manicki A, Taillebois L, Dutech C, Aissi A, Bacles FCE, Vaerat F, Launey S, Guichoux E. 2022. Fast sequence-based microsatellite genotyping development workflow for any non-model species. 5th European Conservation Genetics Meeting, 30 août 1er septembre 2022, Edimbourg (GB).
- <u>Lepais O</u> (invité). 2022. Hybridization between *Alosa alosa* and *A. fallax*: causes and consequences for conservation. Conférence finale du projet européen DiadES, *local and global initiatives: how science supports management actions on diadromous fish*, 5-8 juillet 2022, Bordeaux.
- <u>Donnadieu C, Faivre Rampant P, Gautier V, Guichoux E, Hinsinger D, Kuchly C, Lepais O, Lluch G, Lopez Roques C, Poncet C, Salse J, Milan D.</u> 2022. INRAE Genomics, l'infrastructure INRAE de génomique. Colloque INRAE Genomics, 16-18 mai 2022, Orléans.
- <u>Lepais O.</u>, Jamoneau A. Étude combinée de la diversité génétique et taxonomique pour la gestion et la préservation des communautés végétales des lacs du littoral aquitain. Séminaire INRAE, ARB NA et 3R Futurs-ACT « Indicateurs de fragilité génétique pour l'anticipation des changements climatiques », 6 mai 2022, en ligne.
- <u>Lepais O</u>, Guichoux E. 2021. Développements à la Plateforme Génome Transcriptome de Bordeaux (PGTB). Assemblée Générale de France Génomique, 15 juin 2021, en ligne.
- <u>Lepais O</u>. 2019. Approches moléculaires pour étudier l'effet de l'utilisation des terres d'un paysage agricole sur les populations de bourdons. Rencontre d'écologie des paysages, 5-7 novembre 2029, Bordeaux, https://hal.inrae.fr/hal-02791503.
- <u>Lepais O</u>. 2019. Développements à la Plateforme Génome Transcriptome de Bordeaux (PGTB). Assemblée Générale de France Génomique, 25-26 juin 2019, Paris.
- <u>Lepais O</u>, Bacles C, Lange F, Manicki A. 2019. Estimation du nombre de reproducteurs efficaces: un nouvel indicateur de l'état des populations. Journée scientifique et technique du Pôle Migrateurs INRA AFB, 12 juin 2019, Paris, https://hal.inrae.fr/hal-02791159.
- <u>Lepais O, Petit EJ</u>. 2019. NGS: New-genotyping strategies. Réunion du réseau de génétique du Département INRAE EFPA, 16-17 mai 2019, Montpellier, https://hal.inrae.fr/hal-02791697.
- Lepais O, <u>Taillebois L</u>. 2019. Hybridation entre l'alose vraie et la grande alose sur la façade Atlantique Française : causes et conséquences pour leur conservation. Réunion du réseau de génétique du Département EFPA, 16-17 mai 2019, Montpellier, https://hal.inrae.fr/hal-02791213
- <u>Lepais O, Delhaes L.</u> 2019. PGTB: Genome Transcriptome Facility of Bordeaux. Journée Oxford Nanopore Technologies de Bordeaux, 18 mars 2019, Bordeaux.
- <u>Lepais O</u>, Boury C, Chancerel E, Manicki A, Salin F, Taillebois L, Bacles C, Guichoux E. 2018. Génotypage de microsatellites par séquençage : aspects méthodologiques et analytiques. Réunion du réseau de génétique du Département EFPA, 14-15 mai 2018, Avignon, https://hal.inrae.fr/hal-02791698.
- Bacles CFE, Lange F, Manicki A, <u>Lepais O</u>. 2017. Estimation du nombre de reproducteurs efficaces (NombReEff): Un nouvel indicateur de l'état des populations. Réunion du réseau de génétique du Département EFPA, 22-23 juin 2017, Orléans.

- <u>Bardonnet A</u>, Lepais O, Bolliet V, Panserat S, Salvado JC, Prévost E. 2017. Impact of low flow on y-o-y Atlantic salmon: density-dependent and density-independent factors interact to decrease population resilience. Fisheries Society of the British Isles Annual Symposium, 3-7 juillet 2017, Exeter, Royaume-Uni, https://hal.inrae.fr/hal-02735125
- <u>Lepais O</u>, Lange F, Manicki A, Bacles C. 2017. Cost-efficient estimation of effective population size from single parr sample for Atlantic salmon conservation monitoring of rearedge populations in southern France. Fisheries Society of the British Isles Annual Symposium, 3-7 juillet 2017, Exeter, Royaume-Uni, https://hal.inrae.fr/hal-01605318
- <u>Lepais O</u> (invité). 2016. Planification d'expérience RADseq : approche par simulation. Journée RADseq organisée par le Museum d'Histoire Naturelle et le GDR Génomique Environnementale, 24 novembre 2016, Paris.
- <u>Lepais O</u>, Manicki A, Glise S, Bardonnet A. 2016. Population genomics of early male parr maturation in Atlantic salmon natural populations. Symposium of the Fisheries Society of the British Isles, 18-22 juillet 2016, Bangor, Royaume-Uni.
- <u>Lepais O</u>, Glise S, Gueraud F, Rives J, Manicki A, Bardonnet A. 2016. Génomique de la maturation précoce chez les tacons mâles. Séminaire scientifique de l'UMR ESE, 8 juin 2016, Rennes.
- <u>Lepais O</u>, Glise S, Gueraud F, Rives J, Manicki A, Bardonnet A. 2015. Aspects génomiques de la maturation précoce chez les tacons mâles. Réunion du réseau SPAM du Département EFPA, 17-18 novembre 2015, Thonon-les-Bains.
- <u>Lepais O</u>, Glise S, Gueraud F, Rives J, Manicki A, Bardonnet A. 2015. Génétique de la maturation précoce chez le saumon Atlantique. Réunion du réseau de génétique du Département EFPA, 8-9 octobre 2015, Rennes.
- <u>Bardonnet A</u>, Lepais O. 2015. Interactions and effects of density, environment and parental origin on young-of-the-year Atlantic salmon survival, growth and maturation. Advances in the Population Ecology of Stream Salmonids IV International Symposium, 25-29 mai 2015, Girona, Espagne.
- <u>Tentelier C</u>, Lepais O, Larranaga N. 2015. Individual reproductive success of Atlantic salmon male alternative mating tactics in the wild. Advances in the Population Ecology of Stream Salmonids IV International Symposium, 25-29 mai 2015, Girona, Espagne.
- <u>Lepais O</u>, Glise S, Gueraud F, Rives J, Manicki A, Bardonnet A. 2014. Paternal inheritance of alternative mating tactics in male Atlantic salmon: Toward an integrated population genomics perspective. 2nd International Conference on Integrative Salmonid Biology, 9-12 juin 2014, Vancouver, Canada.
- <u>Lepais O</u>, Glise S, Gueraud F, Rives J, Manicki A, Bardonnet A. 2014. Paternal inheritance of alternative mating tactics in male Atlantic salmon. British Ecological Society Société Française d'Ecologie Joint 2014 Annual Meeting, 9-12 décembre 2015, Lille, France.
- <u>Lepais O</u>. 2014. SimRAD : simulation pour la prévision du nombre de locus ciblés par les approches de Génotypage par Séquençage. Réunion du réseau de génétique du Département EFPA, 17-18 novembre 2014, Nancy.
- <u>Lepais O</u>, Glise S, Gueraud F, Rives J, Manicki A, Bardonnet A. 2013. Maturation mêle précoce chez les saumon Atlantique : héritabilité et effet du phénotype paternel. Réunion du réseau SPAM du Département EFPA, 12-13 novembre 2013, Rennes.
- <u>Viscosi V</u>, Antonecchia G, Fortini P, Gerber S, Lepais O, Loy A. 2011. Leaf shape and size differentiation in white oaks: assessment of the allometric relationships among three

sympatric species and their hybrids. 8th National Conferences of the Italian Society of Sylviculture (SISEF), 4-7 octobre 2011, University of Calabria, Italie.

<u>Bacles CFE</u>, Lepais O, Dwyer J, Buckley YM. 2011. Land disturbance and evolution of reproductive strategies in *Acacia harpophylla* (Brigalow). British Ecological Society Annual Meeting, 12-14 septembre 2011, University of Sheffield, Grande Bretagne.

<u>Bacles CFE</u>, Lepais O, Dwyer J, Buckley YM. 2011. Génétique de la restauration des populations forestières fragmentées: impact de la gestion agricole sur l'évolution des stratégies de reproduction chez *Acacia harpophylla* au Queensland (Australie). 33ème Réunion Annuelle du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, 29-31 août 2011, Université Toulouse III, France.

<u>Lepais O.</u> 2010. Ecological genetics beyond population genetic structure: Using molecular markers to study the impact of land use in an agricultural landscape on bumblebee nest density. The 54th Ecological Genetics Group Annual Meeting, 6-8 avril 2010, University of Stirling, Grande Bretagne.

<u>Lepais O</u>, Gerber S. 2010. Reproductive patterns shape introgression dynamics and species succession within the European white oak species complex. The 43rd Population Genetics Group Annual Meeting, 5-8 janvier 2010, University of Liverpool, Grande Bretagne.

Lepais O, <u>Gerber S</u>. 2009. Diversité et hybridation des espèces des chênes blancs dans les Coteaux de Gascogne. Réunion finale des projets inter-régionaux Aquitaine Midi-Pyrénées, 27 mai 2009, Toulouse, France.

<u>Bacles CFE</u>, Lepais O, Dwyer JM, Buckley YM. 2009. Restoration thinning and clonality in regrowth brigalow in sub-tropical Queensland. The 53rd Ecological Genetics Group Annual Meeting, 31 mars - 2 avril 2009, University of Birmingham, Grande Bretagne.

<u>Lepais O</u>, Roussel G, Willm J, Hubert F, Gerber S. 2007. Dynamique d'hybridation au sein du complexe des chênes blancs européens. 29ème Réunion Annuelle du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, 27-30 août 2007, Université de Poitiers, France.

Lepais O, Gonzalez M, Lavabre J, Cabanettes A, <u>Gerber S</u>. 2006. Impact de l'écologie, de l'histoire et de la gestion des populations sur la diversité et la structure génétique en forêt fragmentées. 6th Réunion Nationale du Bureau des Ressources Génétique, 2-4 octobre 2006, La Rochelle, France.

<u>Lepais O</u>. 2006. Hybridization dynamics in European white oak species complex. 12th European Meeting of PhD Students in Evolutionary Biology, 4-9 septembre 2006, St Andrews, Grande Bretagne.

<u>Lepais O</u>. 2006. Dynamique d'hybridation au sein du complexe des chênes blancs européens. Journée Jeunes Chercheurs du département INRA Génétique et Amélioration des Plantes, 4-5 avril 2006, Bordeaux, France.

## Communications grand public

Prévost E, **Lepais O**, Bardonnet A. 2015. Salmoclim, étudier l'impact du changement climatique sur les saumons. Documentaire dans le cadre de « Science on tourne! », décembre 2015, 48 min 56 sec. A destination d'un public de scolaires, suivi d'une session de questions posées par des écoliers. http://event.vodalys.com/Datas/edsdm/494068\_5631e663f2ab1/

**Lepais O**, Mitch J. 2014. Qui cherche... cherche. Film (avril 2014, 2 min 41 sec) présentant de façon originale mes recherches menées au sein de l'UMR ECOBIOP et plus

particulièrement au sein du projet GenEarly. Ce film fait partie d'une série de film ayant pour but de démystifier le métier de chercheur auprès du grand public. https://www.youtube.com/watch?v=XTGwRqdLCGQ

Saurel J, **Lepais O**. 2008. Véhicule de gènes en bois de chêne. Plume!, Numéro 6, mai 2008, publication du Réseau de Vulgarisation Scientifique.

**Lepais O**. 2014. Animation d'un atelier "A la recherche des parents saumons de la Nivelle" lors de la Journée Portes Ouvertes de l'Aquapole "Le Poisson à la loupe", 18 mai 2014. Création d'un jeu pédagogique.

## Evaluations et expertises

## Publications scientifiques

2008-présent : relecteur — évaluateur de 90 articles pour Molecular Ecology, Molecular Ecology Resources, Tree Genetics & Genomes, Conservation Genetics, Plant Systematics and Evolution, New Phytologist, Ecology and Evolution, Evolutionary Ecology, Journal of Biogeography, Journal of Systematics and Evolution, Molecular Biology and Evolution, Plos One, Royal Society Open Science, ...

2014-2016 : Membre de l'*editorial board* d'Axios Review (service international de peerreview indépendant des journaux) : gestion du processus de relecture par les pairs d'une dizaine d'articles (sélection des relecteurs, synthèse des rapports, prise de décision, identification des journaux cibles potentiels).

## Jury et comité de thèse

2018 : Examinateur dans le jury de thèse de Florianne Marandel « Evaluation de l'état des populations de raie bouclée », soutenue à Nantes le 19 septembre 2018, direction : Verena M Trenkel et Pascal Lorance, IFEMER, Université Bretagne Loire, Agro Campus Ouest, ED 598.

2015-2019 : Membre du comité de thèse de Chrystelle Delors « Gestion des ressources halieutiques du Haut-Maroni : impact de la pression de pêche et des traits d'histoire de vie des espèces sur la diversité génétique intra- et interpopulations », direction : Pierre-Yves Le Bail, Jean-Marc Roussel & Sophie Launey, Université Bretagne Loire, Agro Campus Ouest, ED 600.

2014 : Membre du jury pour sélection du prix du meilleur poster lors du *British Ecological Society* - Société Française d'Ecologie *Joint Annual Meeting* 2014, 9-12 décembre 2014, Lille, France.

# Evaluation de projets

2022 : Evaluation d'un projet pour la Région Île-de-France.

2016, 2017 : Evaluation de 2 projets scientifiques pour le Czech Science Foundation.

2014 : Evaluation d'un projet scientifique pour EST *Program Scientific and technological exchange grants*, IRD.

2013, 2017 : Evaluation de 2 projets scientifiques pour le *Polish National Science Centre* (appels à projet Preludium et Sonata), Pologne.

2011 : Evaluation d'un projet scientifique pour ECOS-Sud: Comité Evaluation Orientation de la Coopération Scientifique, *French Foreign Affairs Ministry and Education and Research Ministry*.

# Organisation d'événements scientifiques

2022 : Membre du comité scientifique du Colloque INRAE Genomics, 16-18 mai 2022, Orléans, France.

2005 : Membre du comité d'organisation du *11th European Meeting of Ph.D. Students in Evolutionary Biology* (EMPSEB), 4 – 9 septembre 2005, Bordeaux, France.

2005: Membre du comité d'organisation de la  $28^{i\`{e}me}$  rencontre du groupe français de Biologie et génétique des populations (Petit Pois Déridé), 29 aout  $-1^{er}$  septembre 2005, Bordeaux, France.

# Autres expertises

2021-2030 : Membre du Comité de Pilotage du Plan National d'Actions en faveur des végétations de bords d'étangs arrière-littoraux des Landes et de Gironde, coordination : Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique.