



**HAL**  
open science

# Importance de la dispersion dans la structuration génétique et l'évolution du système de reproduction chez une espèce gynodioïque

J.-F. Arnaud

► **To cite this version:**

J.-F. Arnaud. Importance de la dispersion dans la structuration génétique et l'évolution du système de reproduction chez une espèce gynodioïque. *Ecologie, Environnement*. Université des Sciences et Technologie de Lille - Lille I, 2008. tel-00418811

**HAL Id: tel-00418811**

**<https://theses.hal.science/tel-00418811>**

Submitted on 21 Sep 2009

**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.

DOSSIER DE CANDIDATURE

JEAN-FRANÇOIS ARNAUD

EN VUE D'OBTENIR

L'HABILITATION À DIRIGER DES RECHERCHES

**IMPORTANCE DE LA DISPERSION DANS LA  
STRUCTURATION GÉNÉTIQUE ET L'ÉVOLUTION  
DU SYSTÈME DE REPRODUCTION CHEZ UNE  
ESPÈCE GYNODIOIQUE**

05 DÉCEMBRE 2008

Commission d'examen :

Myriam VALERO, DR CNRS, Station Biologique de Roscoff  
Pierre-Henri GOUYON, PR MNHN, Paris  
Jérôme GOUDET, PR, Université de Lausanne  
Joëlle RONFORT, DR INRA, Mauguio  
Xavier VEKEMANS, PR, USTL, Lille  
Joël CUGUEN, PR, USTL, Lille

Rapporteur  
Rapporteur  
Rapporteur  
Examineur  
Examineur  
Examineur





Je tiens à remercier Pascal, Mathilde, Isabelle, Sylvain et Stéphane pour leur lecture attentive de ce document. Toutes les erreurs ou imprécisions qui y subsistent restent de ma seule responsabilité.

## *Remerciements*

Ce document de synthèse n'aurait pas vu le jour sans la présence essentielle des étudiants que j'ai eu la chance d'encadrer. Mes premiers remerciements leurs sont donc adressés : dans l'ordre chronologique, merci à Guillaume, Virgil, Stéphane, Mathilde, Marion, Isabelle et Benjamin pour tout ce que vous m'avez appris, scientifiquement et humainement. Merci à vous du fond du cœur.

Viennent ensuite l'ensemble des membres du jury pour avoir immédiatement accepté avec enthousiasme de participer à cette HDR, pour le temps consacré à la lecture et l'évaluation de ce rapport et pour s'être déplacé sur Lille pour certains d'entre eux : merci à Myriam Valero, Jérôme Goudet, Pierre-Henri Gouyon, Joëlle Ronfort, Xavier Vekemans et Joël Cuguen.

Au sein de l'équipe : un immense merci à toi Pascal pour ton enthousiasme ravageur, ta constante bonne humeur, ton esprit fédérateur et ton excellente gestion d'un groupe de recherche, My Precious... Mathilde, c'est toujours un grand plaisir de travailler avec toi, merci pour ta rigueur scientifique, ton fascisme salvateur sur le terrain, ton enthousiasme et ton caractère à l'extrême opposé du mien, l'alchimie fonctionne de manière très efficace. Enfin, merci à toi Joël pour m'avoir accueilli dans cette équipe et m'avoir soutenu quand et comme il le fallait, pour tes blagues graveleuses, et pour avoir essayé de nous mettre aux pieds de porc...

Une pensée particulière pour celles et ceux qui font tourner le labo BM, merci à Cécile, Adeline, Mathieu, Muriel et Pierre ; une autre pensée pour celles qui font tourner l'administratif : un très grand merci à vous deux Michèle et Sandrine pour tous les billets de train et les bécots au détour d'un couloir ; et enfin, merci au personnel de la serre pour faire tourner efficacement la boutique : Nathalie, Éric, Angélique et Cédric.

Enfin, un très grand merci à l'ensemble des personnes du GEPV pour la bonne ambiance qui y règne, et merci pour toutes les discussions scientifiques ou éthyliques que l'on a pu avoir.

# SOMMAIRE

## CURRICULUM VITAE

1. THÉMATIQUES DE RECHERCHE
2. PUBLICATIONS
3. CHAPITRES D'OUVRAGES
4. PUBLICATIONS SOUMISES
5. COMMUNICATIONS ORALES ET AFFICHÉES
6. ACTIVITÉS ÉDITORIALES D'ARBITRAGE D'ARTICLES
7. COMITÉ DE PILOTAGE ET JURY DE THÈSES
8. EXPERTISES D'APPELS D'OFFRES NATIONAUX
9. CONTRATS, RESPONSABILITÉS OU PARTENARIAT DANS DES PROGRAMMES NATIONAUX
10. ENCADREMENT DE LA RECHERCHE
11. ACTIVITÉS D'ENSEIGNEMENT ET D'ADMINISTRATION À L'UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE LILLE – LILLE 1

## RAPPORT SCIENTIFIQUE – DOCUMENT DE SYNTHÈSE

### INTRODUCTION

#### **I) FLUX DE GÈNES ET AGROSYSTÈMES : INTERACTIONS ENTRE COMPARTIMENTS CULTIVÉS ET SAUVAGES AU SEIN DU COMPLEXE D'ESPÈCE *BETA* ET IMPACT RELATIF SUR L'ÉVOLUTION DE CERTAINS TRAIT D'HISTOIRES DE VIE**

- 1) Présentation du complexe d'espèce cultivées/sauvages *Beta*
- 2) Vers une clarification de la compartimentation génétique des différentes formes sauvages, mauvaises-herbes et cultivées
- 3) Recherche de la signature d'échappement de gènes du compartiment cultivé vers les populations sauvages : mise en évidence du rôle prépondérant des flux de graines
- 4) Au-delà d'une recherche de fuites de gènes cultivés vers les populations sauvages : fonctionnement des populations de betteraves mauvaises-herbes et évolution de certains traits relatifs à l'histoire de vie et au régime de reproduction

#### **II) FLUX DE GÈNES EN POPULATIONS NATURELLES : QUELLES CONSÉQUENCES SUR LA RÉPARTITION DE LA DIVERSITÉ NUCLÉO-CYTOPLASMIQUE ET SUR L'ÉVOLUTION D'UN AUTRE TRAIT RELATIF AU MODE DE REPRODUCTION, LA GYNODIOÉCIE ?**

- 1) Répartition spatiale de la de la diversité nucléo-cytoplasmique dans le golfe Anglo-Normand, quelles leçons en tirer sur la dispersion des graines ?
- 2) Une escapade furtive dans le monde de la généalogie des cytoplasmes : la gynodioécie est-elle un caractère ancestral chez *Beta vulgaris* ?
- 3) ... pour un retour dans le golfe Anglo-Normand : rôles respectifs de la dérive et de la sélection naturelle dans la répartition géographique de la gynodioécie en population naturelle
- 4) Coût de la restauration : réalité ou rêve de théoricien ?
- 5) Identité cytoplasmique et succès reproducteur mâle : les moins virils sont parfois ceux qui s'en sortent le mieux...

### CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

## CURRICULUM VITAE

JEAN-FRANÇOIS ARNAUD

Né le 09.12.1973 à Abidjan (Côte-d'Ivoire)

Célibataire

Nationalité : Française

Adresse : UMR CNRS 8016, Laboratoire de Génétique et Évolution des Populations Végétales, Bât. SN2, Université de Lille 1, 59655 Villeneuve d'Ascq cedex.

Téléphone : 03.20.43.69.72 ; Fax : 03.20.43.69.79 ; E-Mail : jean-francois.arnaud@univ-lille1.fr

### CURSUS

2008/2009 — Délégation CNRS au sein de l'UMR CNRS 8016

2002/- — Maître de Conférences à l'Université de Lille 1

2001/2002 — Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche. Université de Lille 1

2000/2001 — Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche. Université de Rennes 1.

2000 — Doctorat de l'Université de Rennes 1, Sciences Biologiques. Directeur : L. MADEC, UMR CNRS 6553. Sujet de la thèse : Organisation spatiale de la variabilité génétique dans une métapopulation de l'escargot terrestre *Helix aspersa* (Gastropoda : Pulmonata).

1997 — D.E.A. de Biologie des Populations, Génétique et Eco-Ethologie. Universités de Rennes 1-Tours.

1996 — Maîtrise de Biologie des Organismes et des Populations. Université de Rennes 1.

1995 — Licence de Biologie des Organismes. Université de Rennes 1.

1993 — D.E.U.G. B. Université de Rouen.

1991 — Bac C. Lycée Jeanne d'Arc, Rouen.

### 1. THÉMATIQUES DE RECHERCHE :

- Analyse empirique des modèles de structuration spatio-temporelle de la diversité génétique dans le règne animal et végétal ; Influence des facteurs environnementaux (connectivité du paysage, courantologie) et du mode de reproduction (gynodioécie) sur la répartition et l'organisation géographique d'un polymorphisme neutre.
- Étude des interactions entre formes cultivées et sauvages chez les plantes d'intérêt agronomique : étude du fonctionnement et du mode de reproduction des populations de betteraves mauvaises-herbes à l'intérieur d'un agrosystème, approche génétique et démographique.
- Étude de biovigilance dans le contexte des organismes génétiquement modifiés : estimation du niveau de flux géniques et des probabilités d'introgession entre populations sauvages et compartiment cultivé au sein du complexe d'espèce *Beta*.

### 2. PUBLICATIONS DANS DES REVUES INTERNATIONALES À COMITÉ DE LECTURE :

- (1) FÉNART, S., ARNAUD, J.-F., DE CAUWER, I. & CUGUEN, J. (2008) Nuclear and cytoplasmic genetic diversity in weed beet and sugar beet accessions compared to wild relatives: new insights into the genetic relationships within the *Beta vulgaris* complex species. *Theoretical and Applied Genetics*, **116**, 1063-1077.

- (2) DUFAY, M., VAUDEY, V., DE CAUWER, I., TOUZET, P., CUGUEN, J. & ARNAUD, J.-F. (2008) Variation in pollen production and pollen viability in natural populations of gynodioecious *Beta vulgaris* ssp. *maritima*: evidence for a cost of restoration of male function? *Journal of Evolutionary Biology*, **21**, 202-212.
- (3) FÉNART, S., AUSTERLITZ, F., CUGUEN, J. & ARNAUD, J.-F. (2007) Long distance pollen-mediated gene flow at a landscape level: the weed beet as a case study. *Molecular Ecology*, **16**, 3801-3813.
- (4) FIEVET, V., TOUZET, P., ARNAUD, J.-F. & CUGUEN, J. (2007) Spatial analysis of nuclear and cytoplasmic DNA diversity in wild sea beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) populations: do marine currents shape the genetic structure? *Molecular Ecology*, **16**, 1847-1864.
- (5) FÉNART, S., TOUZET, P., ARNAUD, J.-F. & CUGUEN, J. (2006) Emergence of gynodioecy in wild beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima* L.): a genealogical approach using chloroplastic nucleotide sequences. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **273**, 1391-1398.
- (6) EVANNO, G., MADEC, L. & ARNAUD, J.-F. (2005) Multiple paternity and post-copulatory sexual selection in a hermaphrodite: what influences sperm precedence in the garden snail *Helix aspersa*? *Molecular Ecology*, **14**, 805-812.
- (7) ARNAUD, J.-F. & LAVAL, G. (2004) Stability of genetic structure and effective population size inferred from temporal changes of microsatellite DNA polymorphisms in the land snail *Helix aspersa* (Gastropoda: Helicidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **82**, 89-102.
- (8) VIARD, F., ARNAUD, J.-F., DELESCLUSE, M. & CUGUEN, J. (2004) Tracing back seed and pollen flow within the crop-wild *Beta vulgaris* complex: genetic distinctiveness versus hot spots of hybridization over a regional scale. *Molecular Ecology*, **13**, 1357-1364.
- (9) ARNAUD, J.-F., VIARD, F., DELESCLUSE, M. & CUGUEN, J. (2003) Evidence for gene flow via seed dispersal from crop to wild relatives in *Beta vulgaris* (Chenopodiaceae): consequences for the release of genetically modified crop species with weedy lineages. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **270**, 1565-1571.
- (10) ARNAUD, J.-F., MADEC, L., GUILLER, A. & DEUNFF, J. (2003) Population genetic structure in a human-disturbed environment: a case study in the land snail *Helix aspersa* (Gastropoda: Pulmonata). *Heredity*, **90**, 451-458.
- (11) ARNAUD, J.-F. (2003) Metapopulation genetic structure and migration pathways in the land snail *Helix aspersa*: influence of landscape heterogeneity. *Landscape Ecology*, **18**, 333-346.
- (12) BELLIDO, A., MADEC, L., ARNAUD, J.-F. & GUILLER, A. (2002) Spatial structure of shell polychromatism in populations of *Cepaea nemoralis*: new techniques for an old debate. *Heredity*, **88**, 75-82.
- (13) ARNAUD, J.-F., MADEC, L., GUILLER, A. & BELLIDO, A. (2001) Spatial analysis of allozyme and microsatellite DNA polymorphisms in the land snail *Helix aspersa* (Gastropoda: Helicidae). *Molecular Ecology*, **10**, 1563-1576.
- (14) GUILLER, A., ARNAUD, J.-F., VAUTRIN, D. & SOLIGNAC, M. (2000) Highly polymorphic microsatellite markers in the landsnail *Helix aspersa* (Mollusca: Gastropoda). *Molecular Ecology*, **9**, 1191-1193.
- (15) ARNAUD, J.-F., MADEC, L., BELLIDO, A. & GUILLER, A. (1999) Microspatial genetic structure in the land snail *Helix aspersa* (Gastropoda: Helicidae). *Heredity*, **83**, 110-119.
- (16) ARNAUD, J.-F., MADEC, L. & DAGUZAN, J. (1999) Spatial differentiation of allozyme frequencies in a subdivided population of the land snail *Helix aspersa*. *Journal of Molluscan Studies*, **65**, 267-271.

### 3. CHAPITRES D'OUVRAGES :

- (17) CUGUEN, J., ARNAUD, J.-F., DELESCLUSE, M. & VIARD, F. (2004) Crop-wild interaction within the *Beta vulgaris* complex: a comparative analysis of genetic diversity between sea beet and weed beet populations within the French sugarbeet production area. In *Introgression from Genetically Modified Plants into Wild Relatives* (ed. H. C. M. Den Nijs, D. Bartsch & J. Sweet), pp. 183-201. The Netherlands: CABI Publishers, Inc.
- (18) CUGUEN, J., ARNAUD, J.-F., DELESCLUSE, M. & VIARD, F. (2005) Gene flow within the *Beta* species complex: genetic diversity of weed and wild sea beet populations within the French sugar beet production area. In *Advances in Sugar beet Research*, vol. 6 (ed. J. Pidgeon, M. M. Molard, J. D. A. Wevers & R. Beckers), pp. 103-115. Brussels, Belgium: International Institute for Beet Research.



#### 4. PUBLICATIONS SOUMISES :

- (19) DUFAYŠ, M., CUGUEN, J., ARNAUD, J.-F. & TOUZET, P. (2008) Sex ratio variation among gynodioecious populations of sea beet: can it be explained by negative frequency-dependent selection? Accepté pour *Evolution*
- (20) DE CAUWER, I., DUFAYŠ, M., CUGUEN, J. & ARNAUD, J.-F. (2008) Effects of fine-scale genetic structuring and on male mating success in a gynodioecious species, the sea beet (*Beta vulgaris* ssp *maritima*). Soumis pour *Evolution*
- (21) ARNAUD, J.-F., FÉNART, S., GODÉ, C., DELEDICQUE, S. TOUZET, P. & CUGUEN, J. (2008) Fine-scale geographical structure of nuclear and cytoplasmic genetic diversity in wild inland beet populations from south western France: implications for the management of sugar beet seed production. Soumis pour *Molecular Ecology*

#### SYNTHÈSE DES PUBLICATIONS

Journal	Facteur d'impact 2007	Nombre	Premier auteur	Dernier auteur
Mol. Ecol.	5,169	6	1	2
Proc. Roy. Soc. Lond. B	4,112	2	1	
Heredity	4,065	3	2	
J. Evol. Biol.	3,920	1		1
Theor. Appl. Genet.	3,137	1		
Biol. J. Linn. Soc.	2,368	1	1	
Landscape Ecol.	2,061	1	1	
J. Moll. Stud.	1,032	1	1	

#### 5. COMMUNICATIONS (AVEC RÉSUMÉ PUBLIÉ) :

##### Présentations orales :

- (1) HORNOY, B., DE CAUWER, I., DUFAYŠ, M. & ARNAUD, J.-F. (2008) Variation spatio-temporelle de la diversité nucléo-cytoplasmique chez une espèce gynodioïque. *XXème Réunion annuelle du Groupe de Biologie et Génétique des Populations*. Agrocampus Ouest - Rennes.
- (2) DUFAYŠ, M., CUGUEN, J., ARNAUD, J.-F. & TOUZET, P. (2008) Sex ratio variation among gynodioecious populations of wild beet: can it be explained by negative frequency-dependent selection? *21th annual conference of the Plant Population Biology section of the Ecological Society of Germany, Switzerland and Austria*. Luxembourg.
- (1) ARNAUD, J.-F. & DUFAYŠ, M. (2008) Variation du succès reproducteur mâle chez *Beta vulgaris* spp. *maritima* en population naturelle. *Réunion du groupe de contact FNRS POPVEG "Écologie, Biologie et Évolution des Populations Végétales", Louvain-La-Neuve, Belgium*.
- (2) DE CAUWER, I., DUFAYŠ, M., CUGUEN, J. & ARNAUD, J.-F. (2007) Dispersion pollinique et succès reproducteur mâle chez une espèce gynodioïque : importance relative de la restauration de la fertilité mâle. *XXIX<sup>ème</sup> Réunion du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, Université de Poitier*.
- (3) DE CAUWER, I., ARNAUD, J.-F., DUFAYŠ, M. & CUGUEN, J. (2007) Spatial genetic structure and male mating success in the gynodioecious species *Beta vulgaris* ssp. *maritima*: does restoration of male fertility matter? *40<sup>th</sup> Population Genetics Group Meeting 10-12 january, University of Manchester, UK*.

- (4) DUFAY, M., VAUDEY, V., ARNAUD, J.-F., & CUGUEN, J. (2006) Comment la sélection fréquence dépendance peut-elle maintenir des cytoplasmes male-fertiles dans un espèce gynodioïque ? Résultats théoriques et expérimentaux chez *Beta vulgaris* ssp. *maritima* XXVIII<sup>ème</sup> Réunion du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, Université de Lille 1.
- (5) ARNAUD, J.-F., FÉNART, S., CORDELLIER, M. & CUGUEN, J. (2005) Living in an agrosystem: a population genetic approach using weed beets as a case study. *The Evolution Conference 2005, 10-14 juin, Fairbanks, University of Alaska Fairbanks, Alaska (USA)*.
- (6) FÉNART S., CORDELLIER, M., ARNAUD, J.-F. & CUGUEN, J (2005) Structuration génétique et agrosystème: le cas des populations de betteraves mauvaises herbes. XXVII<sup>ème</sup> Réunion du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, INRA-Université de Bordeaux 1.
- (7) FIEVET, V., TOUZET, P., ARNAUD, J.-F. & CUGUEN, J. (2004) Les courants marins influencent-ils la structure génétique de la betterave maritime (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) ? XXVI<sup>ème</sup> Réunion du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- (8) CUGUEN, J., DELESCLUSE, M., ARNAUD, J.-F. & VIARD, F. (2003) Gene flow or not gene flow? A comparative analysis of genetic structure between wild and weedy populations in northern France along the channel. *ESF Congress "Introgression from GM plants into wild relatives" 21-24 January 2003, Universiteit van Amsterdam, Vrije Universiteit, The Netherlands*.
- (9) ARNAUD, J.-F., CUGUEN, J., DELESCLUSE, M. & VIARD, F. (2003) Interactions entre formes sauvages et cultivées au sein du complexe *Beta*. Réunion FNRS du groupe de contact « Ecologie, biologie et évolution des populations végétales », Faculté de Gembloux (Belgique).
- (10) ARNAUD, J.-F. (2001) Fragmentation de l'habitat et organisation spatiale de la variabilité génétique: l'exemple de l'escargot terrestre *Helix aspersa* (Gastropoda, Helicidae). VII<sup>èmes</sup> journées française de l'Association Internationale pour l'Ecologie du Paysage (LALE) : Dynamique des Paysages, Influences Anthropiques d'Hier et d'aujourd'hui, Université de Rouen.
- (11) ARNAUD, J.-F., MADEC, L. & GUILLER, A. (2000) Fine-scale genetic structure and isolation by distance in the land snail *Helix aspersa* (Gastropoda: Pulmonata): deconfounding the relative effects of gene flow and genetic drift. *Molluscs 2000 — Understanding Molluscan Biodiversity in our Region into the 21<sup>st</sup> Century, University of Sydney (AUS)*.
- (12) ARNAUD, J.-F., MADEC, L. & GUILLER, A. (2000) Structure génétique chez l'escargot terrestre *Helix aspersa* (Gastropoda : Helicidae) : influences relatives du flux génique et de la dérive sur une échelle microgéographique. XXII<sup>ème</sup> Réunion du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, Universités de Dijon-Lausanne.

#### Présentations affichées (posters) :

- (1) ARNAUD, J.-F., FÉNART, S., AUSTERLITZ, F. & CUGUEN, J. (2007) Long distance pollen-mediated gene flow at a landscape level: the weed beet as a case study. 70<sup>th</sup> International Institute for Beet Research Congress – Marrakech (MA).
- (2) DE CAUWER, I., ARNAUD, J.-F., DUFAY, M. & CUGUEN, J. (2006) Étude de la structuration génétique en liaison avec la gynodioécie dans une population naturelle de betteraves maritimes, *Beta vulgaris* ssp. *maritima*. I – Organisation spatiale de la diversité génétique. XXVIII<sup>ème</sup> Réunion du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, Université de Lille 1.
- (3) DE CAUWER, I., ARNAUD, J.-F., DUFAY, M. & CUGUEN, J. (2006) Étude de la structuration génétique en liaison avec la gynodioécie dans une population naturelle de betteraves maritimes, *Beta vulgaris* ssp. *maritima*. II – Dispersion du pollen et succès reproducteur mâle. XXVIII<sup>ème</sup> Réunion du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, Université de Lille 1.
- (4) CORDELLIER, M., FÉNART, S., ARNAUD, J.-F. & CUGUEN, J. (2004) Structure génétique intra et inter parcellaires des populations de betteraves mauvaises herbes dans la zone de production de betterave sucrière. XXVI<sup>ème</sup> Réunion du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- (5) ARNAUD, J.-F., FÉNART, S., TOUZET, P. & CUGUEN, J. (2004) Crop-to-wild gene flow in the *Beta vulgaris* complex: the case of the French seed production area. *The Evolution Conference 2004, 26-30 juin, Fort Collins, Colorado State University, Colorado (USA)*.
- (6) FIEVET, V., TOUZET, P., ARNAUD, J.-F. & CUGUEN, J. (2004) Do marine currents shape the genetic structure in the wild sea beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*)? *The Evolution Conference 2004, 26-30 juin, Fort Collins, Colorado State University, Colorado (USA)*.

- (7) FIEVET, V., TOUZET, P., **ARNAUD, J.-F.** & CUGUEN, J. (2003) Polymorphisme sexuel et cytonucléaire chez la betterave maritime (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) à l'intérieur du golf Anglo-normand : influence des courants marins. *XXV<sup>ème</sup> Réunion du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, Université Paul Sabatier (Toulouse)*.
- (8) FÉNART, S., TOUZET, P., **ARNAUD, J.-F.** & CUGUEN, J. (2003) Occurrence of gynodioecy in wild beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima* L.): a genealogical approach using chloroplast DNA. *IX<sup>th</sup> Congress of the European Society for Evolutionary Biology, University of Leeds (UK)*.
- (9) EVANNO, G., MADEC, L. & **ARNAUD, J.-F.** (2001) Accouplements et paternité multiples chez l'escargot *Helix aspersa* : un père prend-il le dessus ? *XXIII<sup>ème</sup> Réunion du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, Université de Paris XI (Orsay)*.
- (10) **ARNAUD, J.-F.**, MADEC, L. & GUILLER, A. (2000) Metapopulation dynamics and extinction/recolonization processes in a highly human-fragmented environment: evidence from allozyme and microsatellite DNA polymorphisms in the land snail *Helix aspersa* (Gastropoda: Pulmonata). *Molluscs 2000 — Understanding Molluscan Biodiversity in our Region into the 21<sup>st</sup> Century, University of Sydney (AUS)*.
- (11) **ARNAUD, J.-F.**, GUILLER, A. & MADEC, L. (2000) Fine-scale genetic structure and isolation by distance in the land snail *Helix aspersa* (Gastropoda: Pulmonata). *33<sup>rd</sup> Population Genetics Group, University of Exeter (UK)*.
- (12) **ARNAUD, J.-F.**, GUILLER, A. & DEUNFF, J. (2000) Highly polymorphic microsatellite loci in the land snail *Helix aspersa* (Gastropoda: Pulmonata). *33<sup>rd</sup> Population Genetics Group, University of Exeter (UK)*.
- (13) **ARNAUD, J.-F.**, GUILLER, A. & DEUNFF, J. (1999) Organisation génétique à une échelle microgéographique chez l'escargot terrestre *Helix aspersa* : résultats préliminaires obtenus à partir de marqueurs allozymiques et microsatellites. *XXI<sup>ème</sup> Réunion du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, E.N.S.A.R. - Université de Rennes 1*.
- (14) **ARNAUD, J.-F.** & MADEC, L. (1998) Structuration spatiale du polymorphisme enzymatique chez le Mollusque Pulmoné terrestre *Helix aspersa*. *XX<sup>ème</sup> Réunion du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, Université de Lille 1*.

## 6. ACTIVITÉS ÉDITORIALES D'ARBITRAGE D'ARTICLES

Lecteur pour les revues internationales *BMC Evolutionary Biology*, *Biological Journal of the Linnean Society*, *Canadian Journal of Zoology*, *Conservation Genetics*, *Ecology*, *Genetica*, *Heredity*, *Genetical Research* et *Molecular Ecology*.

## 7. COMITÉ DE PILOTAGE ET JURY DE THÈSE

- Examinateur de la thèse de Doctorat de Mathilde Sester intitulée « Modélisation de l'effet des systèmes de cultures sur les flux de gènes entre culture transgénique et adventice apparentée. Cas de la betterave sucrière (*Beta vulgaris* L.) » Université de Dijon, soutenue le 19 mars 2004.
- Examinateur de la thèse de Doctorat de Stéphane Fénart intitulée « Dynamique spatiale et temporelle des populations de betteraves mauvaises herbes (*Beta vulgaris* ssp.). Implications possibles dans la dissémination de transgènes » Université des Sciences et Technologies de Lille 1, soutenue le 16 juin 2006.
- Examinateur de la thèse de Doctorat de Mathieu Siol intitulée « Organisation de la diversité dans les populations autogames : études empiriques chez *Medicago truncatula* et utilisation pour l'analyse des caractères quantitatifs *in natura* » Université de Montpellier 2, soutenue le 10 juillet 2007.
- Membre du comité de pilotage de la thèse d'Aurélié Garnier intitulée « Rôle des espaces non cultivés dans les flux de (trans)gènes à l'échelle de l'agro-écosystème » (directrice Jane Lecomte, Laboratoire Écologie, Systématique et Évolution, Université Paris XI).
- Membre du comité de pilotage de la thèse de Daphné Grulois intitulée « Recrutement et dispersion chez l'algue brune introduite *Undaria pinnatifida* : approches écologique et génétique » (directrice Frédérique Viard, Station Biologique de Roscoff, Université Paris VI).

## 8. EXPERTISE D'APPEL D'OFFRE NATIONAUX

Expert pour l'appel à proposition 2004 ACI « Impact des OGM » (programme incitatif du Ministère délégué à la Recherche).

Expert pour l'appel national à proposition 2003 du BRG.

## 9. CONTRATS, RESPONSABILITÉ OU PARTENARIAT DANS DES PROGRAMMES NATIONAUX

- Partenaire pour l'appel à proposition du CNRS « *Impact des Biotechnologies dans les agro-écosystèmes* » Apport du déséquilibre de liaison pour l'étude des flux géniques entre les plantes cultivées et leurs apparentées sauvages. Montant obtenu pour l'UMR CNRS 8016 : 21 000€, en collaboration avec l'UMR DGPC-INRA. Domaine de Melgueil, Mauguio.
- Partenaire pour le CPER Programme de Recherches Concertées "Interactions entre formes cultivées et sauvages de betteraves: structure génétique et origine des populations de betteraves mauvaises herbes, évaluation des flux géniques vers les populations sauvages en relation avec la diffusion des OGM". Volet agroalimentaire (76 479€ TTC).
- Partenaire pour le projet ANR programme jeune chercheur 2006-2009 « Dynamique évolutive de la gynodioécie chez *Beta vulgaris* ssp *maritima* et *Silene nutans*. Des génomes aux populations ». (120 000€ TTC)
- Porteur du Programme PHC PRAD Maroc 2009-2011, intitulé « Caractérisation de la diversité génétique de betteraves sauvages au Maroc : applications en terme de ressources génétiques »

## 10. ENCADREMENT DE LA RECHERCHE

### THÈSES DE DOCTORAT :

— Co-encadrement (50%) avec Mathilde Dufay (MCF) de **Isabelle De Cauwer**, étudiante en **Thèse de Doctorat** (Université de Lille 1). Décembre 2006 – Décembre 2009. Sujet de thèse : « Flux géniques, organisation de la diversité génétique et succès reproducteur chez la betterave maritime : implications en terme de dynamique de la gynodioécie » (Bourse de Thèse BDI CNRS-Région Nord-Pas-De-Calais).

— Co-encadrement (50%) avec Joël Cuguen (Pr.) de **Stéphane Fénart**, étudiant en **Thèse de Doctorat** (Université de Lille 1). Décembre 2002 – Juin 2006. Sujet de thèse : « Étude des interactions entre compartiments cultivé et sauvage du complexe *Beta vulgaris* (Chenopodiaceae) ; structure génétique et fonctionnement des populations de betteraves mauvaises herbes et rôle dans la dissémination des OGM ». (Bourse de Thèse cofinancée par l'INRA et la Région Nord-Pas-De-Calais).

### MASTERS 2ÈME ANNÉE :

— Co-encadrement (50%) avec Mathilde Dufay (MCF) de **Benjamin Hornoy**, étudiant en **2<sup>ème</sup> année de Master Environnement, option Génétique, Écologie & Évolution**, Université de Lille 1. Décembre 2007 – Juin 2008. Sujet du stage : « Structure génétique à fine échelle : la gynodioécie influence-t-elle la variation spatiale et temporelle de la diversité génétique neutre ? »

— Co-encadrement (50%) avec Mathilde Dufay (MCF) de **Isabelle De Cauwer**, étudiante en **2<sup>ème</sup> année de Master BioPalOc**, Université de Lille 1 (ex D.E.A. de Biodiversité et Écosystèmes Fossiles et Actuels). Décembre 2005 – Juin 2006. Sujet du stage : « Étude de la structuration génétique et analyse du succès reproducteur en liaison avec la gynodioécie dans une population naturelle de betteraves maritimes, *Beta vulgaris* ssp. *maritima* ».

— Encadrement (100%) de **Marion Ballenghien**, étudiante en **2<sup>ème</sup> année de Master BioPalOc**, Université de Lille 1 (ex D.E.A. de Biodiversité et Écosystèmes Fossiles et Actuels). Décembre 2004 – Juin 2005. Sujet du stage : « Influence de l'hydrodynamisme et de la courantologie marine sur les modèles de structuration spatiale de la variabilité génétique nucléaire et cytoplasmique des populations de *Beta vulgaris* ssp. *maritima* de part et d'autre des côtes de la Manche ».

— Encadrement (100%) de **Mathilde Cordellier**, étudiante en **D.E.A. de Biodiversité et Écosystèmes Fossiles et Actuels** (Université de Lille 1). Février 2004 – Septembre 2004. Sujet du stage : « Caractérisation de la structure nucléo-cytoplasmique fine et des flux de gènes intra et inter-parcellaires des betteraves mauvaises herbes dans la zone de production de betteraves sucrières ».

— Co-encadrement (50%) avec Pascal Touzet (MCF) de **Virgil Fievet**, étudiant en **D.E.A. de Biodiversité et Écosystèmes Fossiles et Actuels** (Université de Lille 1). Février 2003 – Septembre 2003. Sujet du stage : « Polymorphisme sexuel et cyto-nucléaire de la betterave maritime (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) au sein du golfe anglo-normand : influence des courants marins ».

— Co-encadrement (50%) avec Luc Madec (Pr.) de **Guillaume Evanno**, étudiant en **D.E.A. d'Éco-Ethologie** (Université de Rennes 1). Février 2001 – Septembre 2001. Sujet de stage : « Accouplements multiples et variabilité génétique de la progéniture chez l'escargot terrestre *Helix aspersa* ».

#### STAGES DE COURTE DURÉE (MAÎTRISE, I.U.P., ÉCOLES D'INGÉNIEURS) :

— Encadrement (100%) de **Isabelle De Cauwer**, étudiante en **1<sup>ère</sup> année de Master mention Environnement** (stage de 1<sup>ère</sup> année obligatoire, option Biologie Évolutive, Université de Lille 1). Mars 2005 – Avril 2005. Objet du stage : « Contribution à la caractérisation moléculaire de la diversité génétique au sein des compartiments "mauvaise herbe", "sauvage" et "cultivé" chez *Beta vulgaris* ».

— Encadrement (100%) de **Laurent Despinoy**, étudiant en **Maîtrise de Biologie des Populations et des Écosystèmes** (stage de Maîtrise obligatoire, option Biologie Évolutive, Université de Lille 1). Avril 2004 – Mai 2004. Objet du stage : « Exploration de la diversité mitochondriale au sein du compartiment *Sulg* chez les betteraves cultivées et mauvaises herbes ».

— Encadrement (100%) d'**Angéla Patatian**, étudiante en **IUP Génomique et Protéomique** (stage obligatoire de 1<sup>ère</sup> année d'IUP, Université de Lille 1). Juillet 2003 – Octobre 2003. Sujet du stage : « Étude de la diversité cytoplasmique des populations de betteraves rudérales de la zone d'Agen, en relation avec la stérilité mâle cytoplasmique ».

— Encadrement (100%) de **Nicolas Czerwinski**, étudiant à l'**École Nationale Agronomique de Paris-Grignon** (stage d'initiation à la recherche, 2<sup>ème</sup> année d'école d'ingénieur). Février 2003 – Avril 2003. Objet du stage : « Analyse statistique de la répartition de la diversité génétique entre compartiments sauvages et cultivés au sein du complexe *Beta* ».

— Encadrement (100%) de **Virgil Fievet**, étudiant en **Maîtrise de Biologie des Populations et des Écosystèmes** (stage de Maîtrise obligatoire, option Biologie Évolutive, Université de Lille 1). Avril 2002 – Mai 2002. Objet du stage : « Caractérisation de la diversité génétique de quelques populations de betterave rudérales (*Beta vulgaris*) dans la zone de production de semences de betteraves sucrières ».

— Encadrement (100%) de **Geoffrey Bansard**, étudiant en **Maîtrise de Biologie Cellulaire** (Université de Rennes 1). Juillet 2000 – Septembre 2000. Objet du stage : « Étude du polymorphisme enzymatique au sein de quelques populations structurées chez l'escargot terrestre *Helix aspersa* ».

#### SYNTHÈSE DES ENCADREMENTS (THÈSES ET MASTERS 2<sup>ÈME</sup> ANNÉE)

Étudiant	Co-encadrant	période	Publications	Manuscrit soumis actuellement	Situation actuelle
<b><i>Masters 2<sup>ème</sup> année</i></b>					
Guillaume Evanno	Luc Madec	2001	1		Chargé de recherche INRA
Virgil Fievet	Pascal Touzet	2003	1		ATER – Université de Rennes 1
Mathilde Cordellier	—	2004			Doctorante – Université de Frankfort
Marion Ballenghien	—	2005			Technicienne de laboratoire, Roscoff
Isabelle De Cauwer	Mathilde Dufaÿ	2006			Doctorante – Université de Lille 1
Benjamin Hornoy	Mathilde Dufaÿ	2008			Doctorant – Université de Rennes 1
<b><i>Thèses de Doctorat</i></b>					
Isabelle De Cauwer	Mathilde Dufaÿ	2006-2009	2	1	Doctorat en cours
Stéphane Fénart	Joël Cuguen	2003-2006	3	1	Ingénieur – GenoScreen

## 11. ACTIVITÉS D'ENSEIGNEMENT ET D'ADMINISTRATION À L'UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE LILLE - LILLE 1 :

Mes domaines d'enseignement portent essentiellement sur des thématiques concernant la Génétique Fondamentale, la Génétique des Populations et les Sciences de l'Évolution, de la 2<sup>ème</sup> année de licence jusqu'au Master 2<sup>ème</sup> année. Je suis coordinateur des TD et TP du module de Génétique des Populations en L3, et responsable du module d'Écologie Moléculaire en M2. Je suis par ailleurs membre depuis 2006 du jury du Master Environnement 2<sup>ème</sup> année Recherche, option « Génétique, Écologie & Évolution ».

Disciplines : (\* : responsable de module)

Génétique fondamentale et moléculaire	L2
Génétique quantitative	<b>L3*</b>
Génétique des Populations	L2 + <b>L3*</b>
Biodiversité	L2 + L3
Écologie et Génétique Évolutive	M1
Écologie moléculaire	<b>M2*</b>
Biologie et génétique de la conservation	M2
Acquisition et gestion de ressources bibliographiques	M2

Nature et volume : (moyenne sur les années 2005-2007)

CM : 13,5h

TD : 185,5h

TP : 26,5h

Je suis également, depuis 2004, membre élu de la commission de spécialistes section 67-68 de l'Université de Lille 1. Enfin, je dispose de l'attribution d'une prime d'Encadrement Doctoral et de Recherche (PEDR) depuis octobre 2006.

---

Les flux de gènes et leurs conséquences dans le cadre théorique de la biologie évolutive ont toujours constitué un thème central dans les problématiques de recherche que j'ai eu la chance d'aborder. Ces flux géniques sont la conséquence du mouvement des gamètes et des individus dans l'espace, autrement dit, de la dispersion de ces derniers. Au regard de la répartition géographique de la diversité du monde vivant qui, observation frappante, n'est jamais organisée de manière aléatoire dans l'espace, la dispersion des individus ou des gamètes apparaît comme un processus structurant majeur. Un constat simple dont les implications théoriques peuvent être très facilement généralisées à une multitude d'autres formes vivantes que l'homme : il y a 10000 ans la diffusion en Europe des populations d'agriculteurs en provenance du Moyen-Orient s'est effectuée à raison d'environ un kilomètre par an, mettant en pratique plus de 4000 ans pour parvenir en Angleterre depuis l'Anatolie (Cavalli-Sforza *et al.* 1994). La dispersion des individus est donc généralement limitée dans l'espace, ce qui suppose que les événements de reproduction vont impliquer des individus géographiquement proches, entraînant alors toute une gamme de conséquences sur des caractéristiques biologiques très diverses comme la structure sociale d'une espèce animale, la capacité d'adaptation, le régime de reproduction, jusqu'à conduire à l'évolution différentielle d'une mosaïque de populations génétiquement très divergentes. "Populations" ? Ce concept est toujours sujet à débat et ne reste ni plus ni moins qu'une construction intellectuelle ne reflétant que de manière imparfaite la réalité (Balding 2006 ; Waples & Gaggiotti 2006). Je me contenterai donc simplement tout au long de cette synthèse de recherches de considérer une population comme étant un regroupement dans le temps et dans l'espace d'individus de la même espèce, interagissant et se reproduisant entre eux au sein d'une aire géographique spécifique.

Comme évoqué précédemment, les mouvements de gamètes ou d'individus vont potentiellement conduire à un flux de gènes, c'est-à-dire à l'échange, la diffusion, voire l'invasion de génomes, autrement dit de gènes ou d'allèles à l'intérieur et entre ces populations. Le canevas empirique et théorique utilisé dans mes travaux de recherche a donc été celui de la génétique des populations dont l'enjeu est de comprendre les quatre forces évolutives structurant la diversité génétique, condition préalable à l'évolution des êtres vivants : la sélection, la mutation, la dérive génétique et les flux géniques.

Dépeindre et quantifier des flux géniques au travers des événements de dispersion peut-être réalisé au moyen de méthodes dites "directes", via une observation par capture-marquage-recapture ou radio-localisation des individus. Un moyen plus indirect de retracer les épisodes passés de ces processus revient aussi à étudier la distribution géographique du polymorphisme génétique neutre à l'intérieur et entre les populations et d'en inférer ensuite le lien entre la structure génétique observée et la dispersion comme un des déterminants évolutifs possibles parmi bien d'autres (Slatkin 1987, 1994 ; Bohonak 1999 ; Raybould *et al.* 2002). Ces méthodes indirectes, toutes fondées sur la signature génétique des allèles introduits par

migration, reposent sur des bases théoriques qui remontent à près d'un siècle lorsque Wright (1931, 1943, 1946) introduisit pour la première fois une relation entre paramètres de la dispersion, taux de migration et différenciation génétique des populations. Je n'entrerai pas ici dans un débat sur la définition stricte des méthodes indirectes ou directes, mais me bornerai à assimiler toute utilisation de marqueurs moléculaires à des fins de visualisation de patrons de dispersion comme étant une méthode indirecte. L'ensemble de cette synthèse traitera donc des résultats obtenus comme étant les aboutissements d'inférences indirectes, incluant l'analyse de paternité ou les tests d'assignation individuels fondés sur les génotypes multilocus des individus.

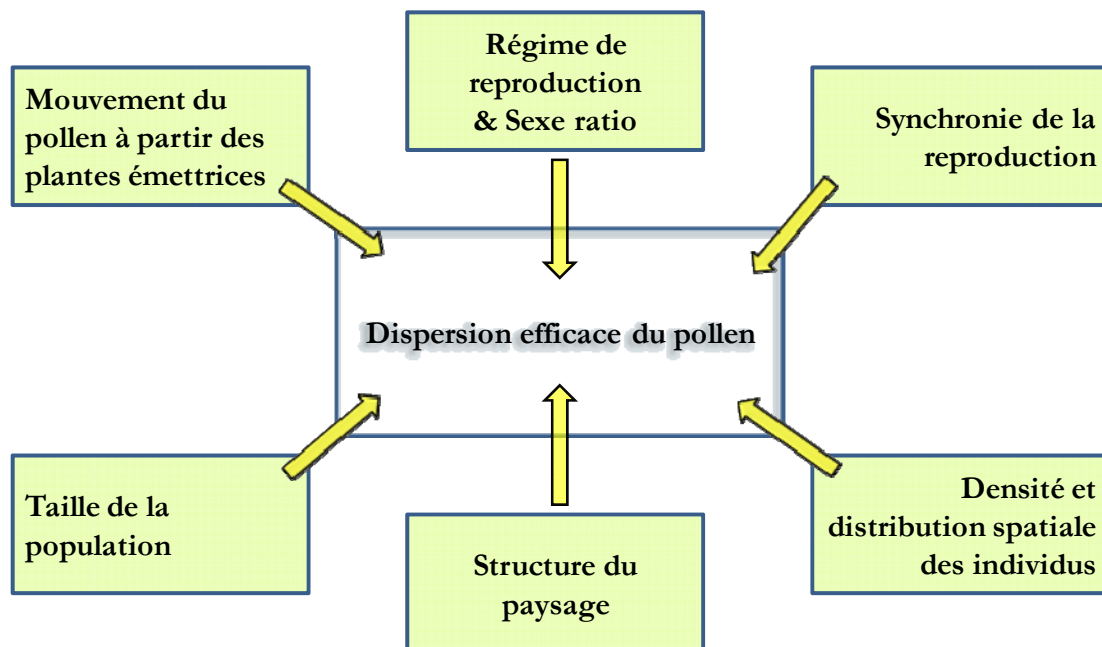
Par soucis de concision, je n'aborderai pas dans ce document mes travaux portant sur la structure génétique chez l'escargot terrestre *Helix aspersa*. Pour autant, la betterave, le nouveau modèle biologique qu'il m'a été proposé d'étudier lors de mon arrivée au laboratoire GEPV, présentait, du point de vue du profane, au moins deux points communs avec cet escargot : l'hermaphrodisme et le peu de propension des individus à se déplacer et donc à disperser... Au-delà de ce lieu commun inexact et après m'être aperçu que j'avais piétiné le long du littoral pendant des années, sans le savoir, l'espèce biologique sur laquelle je travaille maintenant depuis bientôt sept ans, force m'était de constater et découvrir que bien qu'une plante soit immobile durant toute son existence, les modalités de dispersion chez les végétaux impliquent deux vecteurs dont les rôles respectifs dans les flux géniques peuvent être très efficaces : le pollen et les graines.

L'existence de ces deux modalités de dispersion implique, avant d'aller plus loin, plusieurs précisions en termes de patrons de flux géniques attendus. Premièrement, les flux géniques entre populations de plantes peuvent se réaliser au travers des flux de pollen ou des flux de graines pour peu que les graines migrantes germent et se reproduisent avec succès dans la population d'arrivée ; au contraire, la colonisation d'un nouveau site ne peut s'effectuer qu'avec la dispersion et l'installation de graines migrantes (Hamrick & Nason 1996). Cette dichotomie m'a alors paru intéressante à la vision des différents patrons de structuration génétique attendus sous divers modèles théoriques de colonisation impliquant des degrés divers d'apparentement génétique entre individus fondateurs (voir les modèles proposés par Wade & McCauley 1988 et Whitlock & McCauley 1990). Par ailleurs, chez les Angiospermes, le génome nucléaire est transmis à la fois par le pollen et les graines, tandis que le génome cytoplasmique (chloroplastique ou mitochondrial) n'est transmis que par voie maternelle, autrement dit uniquement par les graines. Du double fait de la transmission biparentale du génome nucléaire et de la meilleure capacité de dispersion du pollen comparé aux graines, il en résulte généralement une asymétrie intéressante en termes de signatures génétiques laissées par les patrons de distribution et de différenciation spatiale lorsque ces deux types de polymorphismes sont comparés (McCauley 1994, 1998 ; Ennos 2001 ; Laporte *et al.* 2001 ; Oddou-Muratorio *et al.* 2001 ; Petit *et al.* 2002 ; Bittencourt & Sebbenn 2007 ; García *et al.* 2007).

Lors de mon arrivée sur Lille, mes recherches en génétique des populations se sont donc portées sur l'étude et les modalités de dispersion du pollen et des graines chez la betterave maritime et ses apparentées cultivées. Ces questions m'ont amenées à des hypothèses relatives aux conséquences des flux géniques qui en découlent sur certains traits d'histoire de vie comme la valeur sélective individuelle au travers du succès



reproducteur mâle, la dynamique de la gynodioécie ou l'évolution du régime de reproduction. L'ensemble de ces recherches ont été réalisées en collaboration étroite avec Mathilde Dufaÿ, Pascal Touzet et Joël Cuguen et s'intègre dans la thématique de l'évolution des systèmes de reproduction, menée depuis 25 ans au laboratoire. Aux Antipodes des populations d'escargots étudiées lors de mes travaux de thèse, les populations de betteraves que j'avais observées sur le littoral m'apparaissaient alors comme d'immenses populations, quelque fois continues sur des kilomètres, s'apparentant alors à de vastes unités panmictiques, de taille efficaces énormes, toutes reliées par de forts flux polliniques du fait de la dispersion par le vent. Nous verrons qu'il n'en est rien : la dispersion du pollen est soumise à de nombreux facteurs pouvant fortement battre en brèche cette intuition (Figure 1) ; les graines de betteraves, quant à elles, ne possèdent pas de mécanismes de dispersion particuliers hormis leur capacité à flotter et une dispersion anthropique accidentelle s'effectuant dans un contexte assez particulier : l'agrosystème.



**Figure 1 :** illustration de quelques facteurs écologiques pouvant influencer la dispersion efficace du pollen, *i.e.* conduisant à un événement de fécondation. L'ensemble de ces facteurs peut influencer certains traits évolutifs. A titre d'exemple, Robledo-Arnuncio *et al.* (2004a) décrivent ainsi une relation négative entre le taux d'autofécondation et la corrélation de paternité au sein d'une descendance maternelle, ceci avec la distance géographique au plus proche voisin. De manière élégante, Isagi *et al.* (2007) montrent, quant à eux, une augmentation de la dispersion efficace du pollen sur de longues distances due à la mortalité des descendants résultant d'autofécondation ou de croisements entre individus génétiquement apparentés et géographiquement voisins à la plante mère.

Enfin, j'avais une image assez grossière d'une espèce dont les patrons de flux géniques seraient assez simples, se profilant le long des traits de côte et suivant un modèle classique dit d'isolement par la distance, ou la proximité génétique des populations serait inversement proportionnelle à la distance géographique les séparant. Nous verrons que ce n'est pas aussi simple et que la structure du paysage et les contraintes de l'habitat sur la dispersion des graines et du pollen vont fortement conditionner la connexion entre populations préétablies. La fragmentation de l'habitat peut en effet réduire ou créer des

barrières à la dispersion, la conséquence classique de ces ruptures de flux géniques étant une diminution de la diversité génétique et/ou une augmentation de la consanguinité en populations naturelles (*p.e.* Keller *et al.* 2003 ; Murren 2003 ; Bacles *et al.* 2004). Ces dernières considérations conduisent à une vision de la structuration géographique de la diversité génétique qui ne fait plus appel à une dispersion de type symétrique et/ou isotrope mais qui revient plutôt à considérer l'effet de la connectivité de l'habitat sur les distances de dispersion, *i.e.* la capacité d'un habitat à faciliter ou au contraire à réduire les voies de dispersion, ce pan de recherche étant désormais qualifié de "génétique du paysage" (Arter 1990 ; Petit & Mayer 1999 ; Michels *et al.* 2001 ; Broquet *et al.* 2006 ; McRae 2006 ; revue dans Storfer *et al.* 2007 et Holderegger & Wagner 2008). De même, l'image d'Épinal consistant en une structure en voisinage classique impliquant des populations linéaires et continues chez la betterave maritime sera mis à mal du simple fait de l'injection au milieu d'un système composé essentiellement d'hermaphrodites d'autres individus très particuliers, les "mâles-stériles"...

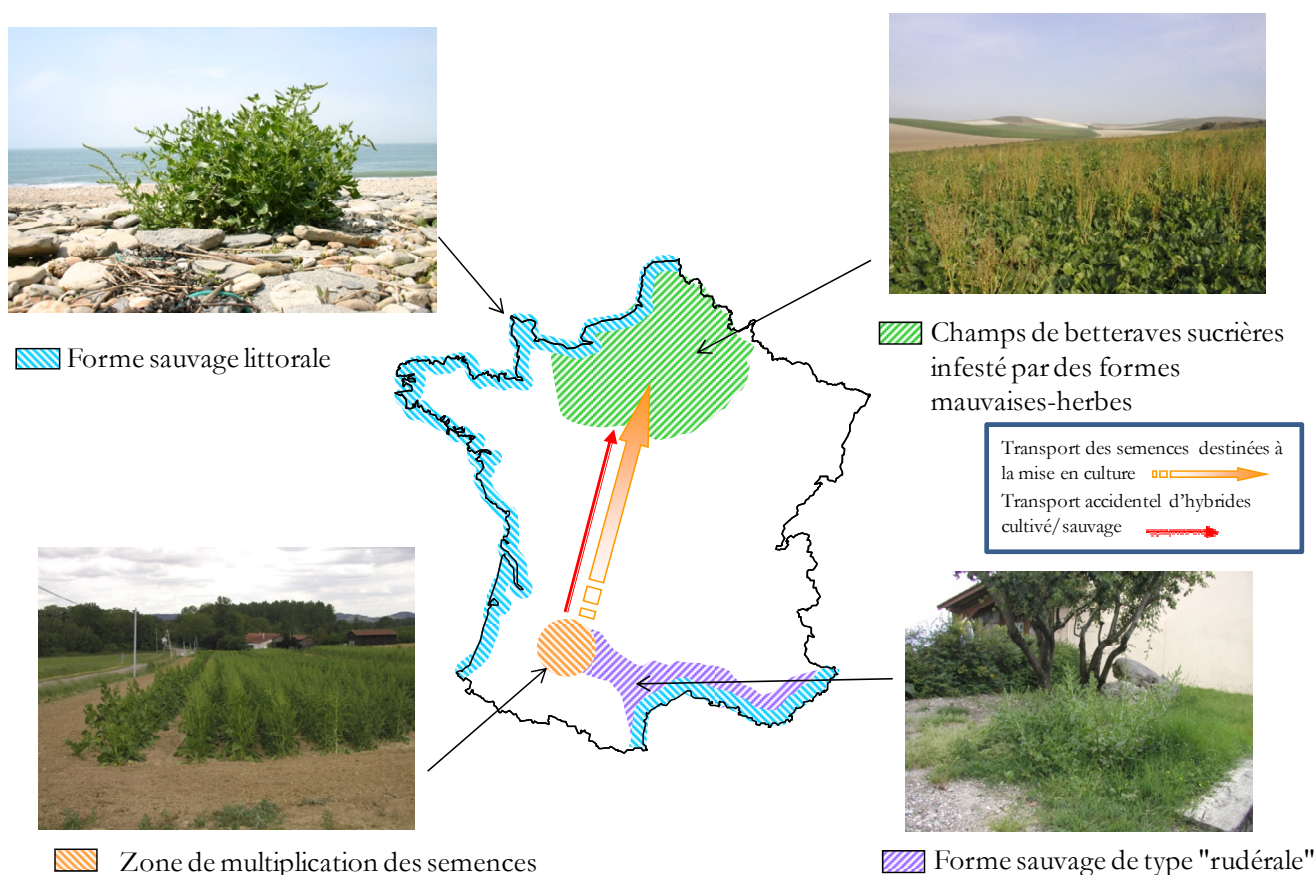
### **I) Flux de gènes et agrosystème : interactions entre compartiments cultivés et sauvages au sein du complexe d'espèce *Beta* et impact relatif sur l'évolution de certains traits d'histoire de vie**

Les ressources génétiques constituées par les formes sauvages apparentées aux espèces cultivées et par les variétés traditionnelles de celles-ci représentent un potentiel fondamental pour l'amélioration génétique des plantes cultivées (Takeda & Matsuoka 2008). La gestion optimale de ces ressources génétiques implique une connaissance détaillée de la diversité génétique qu'elles contiennent ainsi que de sa distribution : une telle information est en effet nécessaire si l'on veut positionner la diversité du compartiment cultivé par rapport à celle du compartiment sauvage (*p.e.* Guillemain *et al.* 2008). Par ailleurs, les formes cultivées et sauvages d'une même espèce peuvent s'hybrider spontanément dans les zones où elles coexistent (Ellstrand *et al.* 1999 ; Stewart Jr. *et al.* 2003). La diffusion de gènes en provenance du compartiment cultivé vers les populations sauvages peut entraîner toute une gamme de conséquences parfois contradictoires, allant de l'érosion de la diversité génétique et l'extinction des populations sauvages par assimilation, jusqu'à l'évolution de formes envahissantes pouvant devenir des mauvaises herbes très agressives (Ellstrand 2003 ; Campbell *et al.* 2006). Enfin, les formes cultivées et sauvages d'une même espèce représentent des modèles pertinents pour l'étude des facteurs régissant l'évolution de la diversité génétique neutre et sélectionnée au sein des complexes d'espèces (Gepts & Papa 2003).

Le complexe d'espèces *Beta* constitue donc un modèle d'étude particulièrement pertinent puisque coexistent au sein de la même espèce différentes formes caractérisées par (i) une inter-fertilité (viabilité et reproduction des hybrides) et l'absence de forts décalages phénologiques entre formes cultivées et sauvages, (ii) la présence en parapatrie des compartiments cultivés et sauvages dans les zones de culture de la betterave sucrière ainsi que dans les zones de production de semences en Europe (Bartsch *et al.* 1999).

## 1) Présentation du complexe d'espèce cultivées/sauvages *Beta*

Au sein du complexe *Beta vulgaris*, différentes formes cultivées ou sauvages peuvent être décrites, à savoir : les différentes formes cultivées dont la betterave sucrière (*Beta vulgaris* ssp. *vulgaris*) cultivée dans le nord de la France, la forme sauvage typique littorale (*B. vulgaris* ssp. *maritima*), une forme sauvage dite "rudérale" (*B. vulgaris* ssp.) plus atypique et rencontrée à l'intérieur des terres dans le sud-ouest de la France, et enfin, une forme de betteraves dites "mauvaises-herbes" (*B. vulgaris* ssp.) infestant les champs de production de betterave sucrière (Figure 2).



**Figure 2 :** Distribution des zones géographiques où les populations sauvages maritimes et sauvages rudérales sont présentes. Les populations de betteraves mauvaises-herbes se retrouvent dans les champs de betteraves sucrières, situés dans le Nord de la France. La zone de production de semences se trouve au sud-ouest de la France, en étroite contact avec l'aire de distribution de la forme sauvage dite "rudérale".

La forme typique sauvage est une espèce à pollinisation anémophile, présentant un système d'auto-incompatibilité gamétophytique. Dans la partie nord-ouest de son aire de répartition, *B. vulgaris* ssp. *maritima* justifie pleinement sa dénomination maritime car elle est rencontrée sur une étroite bande côtière, dans les estuaires, au sommet des vases salées au plus haut niveau atteint par les marées (zone de dépôt organique dite "zone des laisses de mer"), sur les plages de galets ou les falaises rocheuses.

Les betteraves mauvaises herbes, quant à elles, sont issues en première génération d'une pollinisation des porte-graines cultivés par des betteraves sauvages rudérales dans les zones de

multiplication des semences situées dans le Sud-ouest de la France (Figure 2). Ces phénomènes d'hybridation entre les compartiments « sauvage rudéral » et cultivé ont été mis en évidence sur la base de marqueurs cytoplasmiques mitochondriaux à hérédité maternelle (Boudry *et al.* 1993 ; Desplanque *et al.* 1999). Ces hybrides de premières générations sont mélangés aux lots de semences de betteraves sucrières, sont porteurs de l'allèle *B* du gène majeur responsable de la montaison sans vernalisation et hérité des formes rudérales, et montent alors à fleurs dans les rangs de culture des champs de betteraves sucrières de la même façon que les montaisons dites "variétales" (individus cultivés présentant une montaison physiologique, *cf.* Boudry *et al.* 1994 ; Viard *et al.* 2002). Les individus de seconde génération et suivantes au sein des champs de culture seront ensuite le résultat de croisements variés pouvant potentiellement impliquer des individus de populations sauvages avoisinantes (Desplanque *et al.* 2002 ; Viard *et al.* 2002). Sous ce schéma fonctionnel, betteraves mauvaises-herbes et betteraves cultivées vont partager le même cytoplasme, nommé "CMS Owen", caractéristique de la stérilité mâle cytoplasmique utilisée par les sélectionneurs pour l'obtention des portes graines mâle-stérile utilisés lors de la production des semences (Owen 1945).

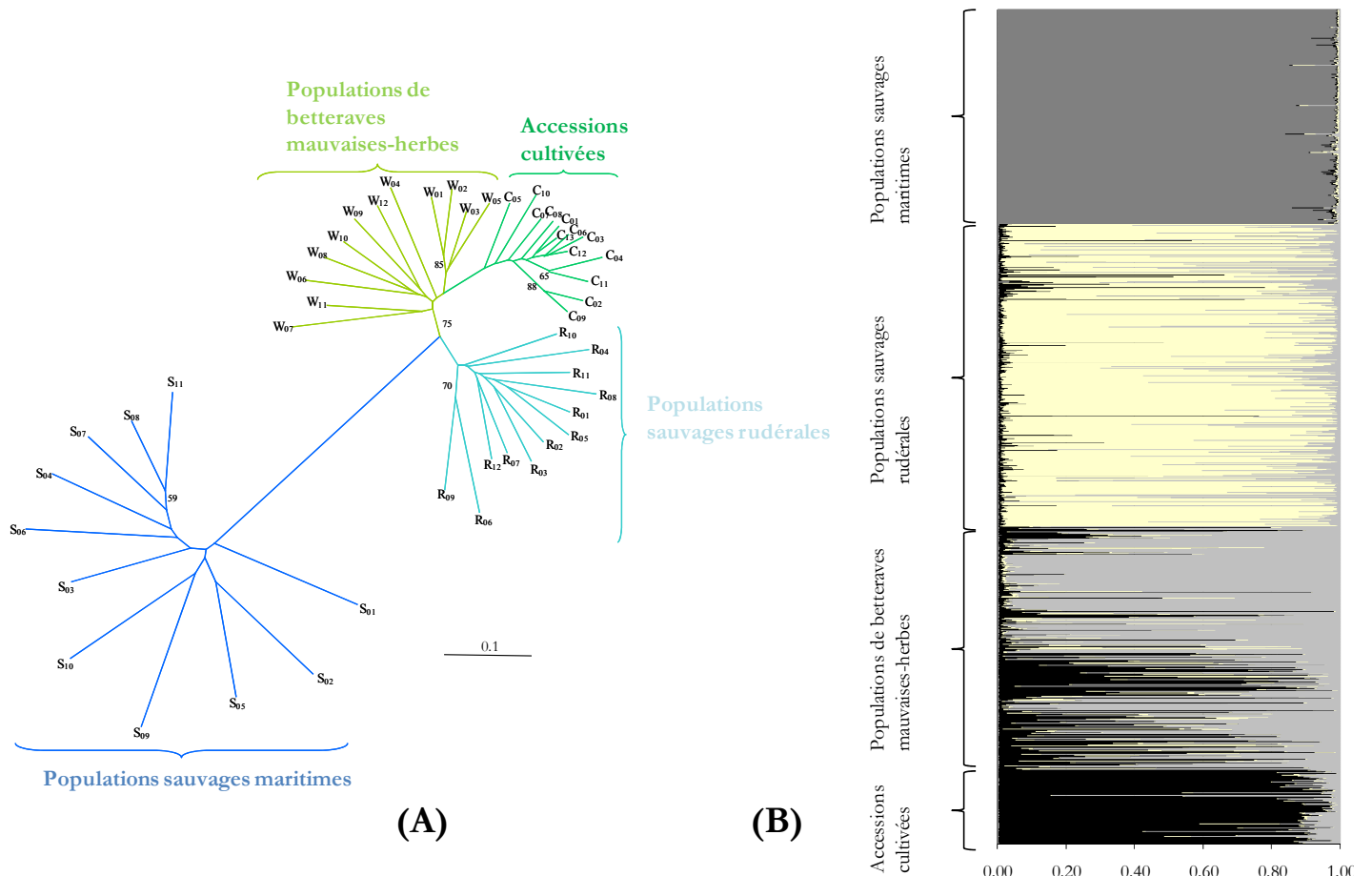
## **2) Vers une clarification de la compartimentation génétique des différentes formes sauvages, mauvaises-herbes et cultivées**

En utilisant un jeu de locus microsatellites nucléaires, de locus minisatellites mitochondriaux et un marqueur chloroplastique spécifique de la stérilité mâle utilisée pour l'obtention des lignées cultivées, un ensemble de populations de betteraves mauvaises-herbes prélevées dans les champs de culture de betteraves sucrières du Nord de la France, ainsi qu'un échantillon représentatif de 35 variétés de cultivars provenant de 13 compagnies européennes productrices de semences furent analysées pour leur variation génétique. Afin de positionner leur divergence génétique face au compartiment sauvage, des populations typiquement maritimes échantillonnées le long du littoral de la Manche ainsi que des populations sauvages rudérales présentes dans le sud-ouest de la France au niveau de la zone de production de semences ont été incluses dans l'analyse.

Il a été ainsi observé que la diversité génétique, tant nucléaire que cytoplasmique, des variétés cultivées est très faible comparativement à celle des betteraves mauvaises-herbes et des betteraves maritimes. Cette perte de diversité reflète le goulot d'étranglement ayant accompagné la domestication de la betterave. Un seul haplotype cytoplasmique, caractéristique de la stérilité mâle de type CMS Owen universellement utilisée par les sélectionneurs, est propre à toutes les variétés cultivées ainsi qu'à la majorité des populations de betteraves mauvaises herbes, attestant l'origine maternelle cultivée de ces dernières. D'autres types cytoplasmiques ont néanmoins été découverts dans trois populations de betteraves mauvaises herbes, impliquant une possible origine sauvage des individus en question.

Les relations existantes entre les différents compartiments du complexe d'espèce *Beta vulgaris* ont également été vérifiées au moyen de marqueurs microsatellites nucléaires, ceci malgré l'absence d'allèles clairement diagnostiques. La classification sur des observations d'ordre phénotypique et géographique

entre cultivars utilisés à des fins agronomiques, betteraves hybrides sauvages/cultivées de type mauvaises-herbes, betterave maritime typique sauvage et betteraves rudérales localisées plus à l'intérieur des terres, est ainsi clairement confortée sur le plan de la divergence génétique nucléaire au regard des probabilités d'appartenance et de l'arbre de populations présentés en Figure 3 ainsi que de la variance génétique ( $F_{CT} = 0.266$ ) existant entre les quatre compartiments.



**Figure 3** : Arbre de populations fondé sur la méthode du neighbor-joining en utilisant la distance génétique de Cavalli-Sforza & Edwards (1967) sur la base du polymorphisme observé pour cinq locus microsatellites **(A)** ; Distribution des probabilités d'appartenance pour un nombre de clusters  $K = 4$  selon la méthode Bayésienne proposée par Pritchard *et al.* (2000) sans utiliser d'informations *a priori* sur l'affiliation des populations **(B)**.

Cette compartimentation nucléaire est d'autant plus étonnante si l'on considère que le processus de domestication est relativement récent chez la betterave, et que l'ensemble des différentes formes sont totalement inter-fertiles. De plus, outre la position intermédiaire des betteraves mauvaises-herbes entre les betteraves cultivées et les betteraves rudérales en termes d'affinités génétiques, la forte diversité génétique observée chez les populations de mauvaises-herbes atteste définitivement de leur origine hybride lors de pollinisation accidentelle entre une plante sauvage de type rudérale (donneuse de pollen) et une femelle porte-graine d'origine cultivée, impliquant, de fait, deux pools génétique fortement différenciés. Au-delà d'effets d'ordre géographique ou liés à un échantillonnage inégal, la faible différenciation ( $F_{ST} = 0.056$ )

entre populations de betteraves mauvaises-herbes relativement aux populations sauvages littorales ou rudérales attesterait de la même manière d'une trajectoire évolutive commune et récente.

Dans un autre ordre d'idée, le statut sauvage des formes rudérales semble aussi indéniable tant du point de vue cytoplasmique que nucléaire ; leur forte divergence vis-à-vis des populations sauvages littorales échantillonnées le long des côtes atlantiques et de la Manche laisse, quant à elle, supposer une origine plus méditerranéenne, hypothèse également évoquée par Desplanque *et al.* (1999, 2002).

*Cette étude comparative de diversité génétique a été réalisée dans le cadre de la thèse de Doctorat de Stéphane Fénart et a donné lieu à la publication suivante : Fénart et al., 2008 Theor. Appl. Genet. 116, 1063-1077.*

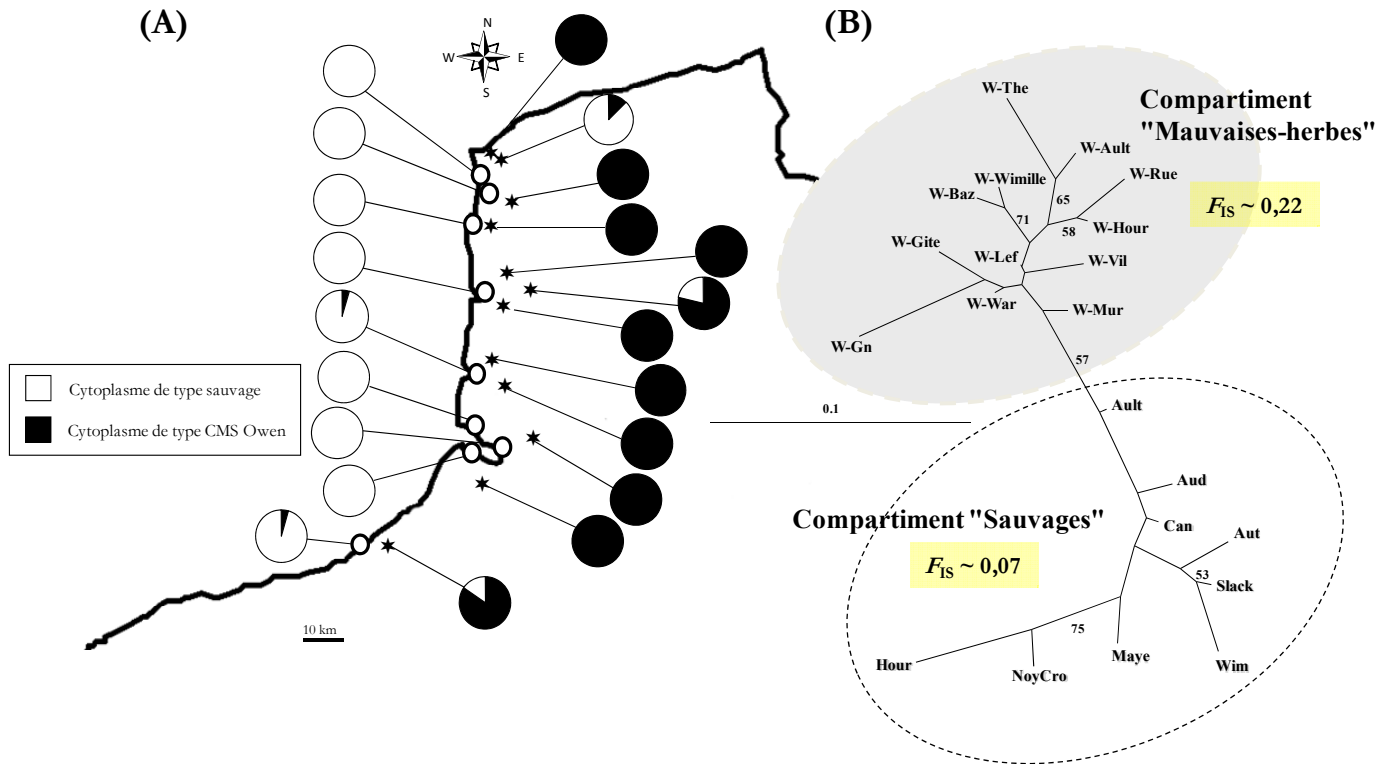
### **3) Recherche de la signature d'échappement de gènes du compartiment cultivé vers les populations sauvages : mise en évidence du rôle prépondérant des flux de graines**

#### **3.1.) Screening régional des situations potentielles de mise en contact entre formes cultivées et apparentées sauvages le long des côtes de la Manche : rôle pivot des formes mauvaises-herbes**

Nous nous sommes ici attachés à étudier le rôle des betteraves mauvaises-herbes dans le transfert de gènes du compartiment cultivé vers les compartiments sauvages littoraux dans la zone de production de betteraves sucrières du Nord de la France. Au travers d'un échantillonnage le plus représentatif possible des situations potentielles de mise en contact entre formes cultivées et apparentées sauvages le long des côtes de la Manche, une différenciation cytoplasmique très tranchée a pu être mise en évidence entre populations sauvages maritimes et populations de betteraves mauvaises-herbes localisées à l'intérieur des champs de betteraves sucrières (Figure 4A). La majeure partie des populations de mauvaises-herbes des champs présentent ainsi un unique haplotype, caractéristique du cytoplasme CMS Owen des betteraves cultivées sucrières, confirmant par la même occasion l'origine maternelle majoritairement cultivée des betteraves mauvaises-herbes. Néanmoins, certaines populations de mauvaises-herbes présentent aussi des proportions importantes de cytoplasmes non CMS Owen : les individus mauvaises-herbes échantillonnés sur ces sites pourraient alors résulter (i) d'un mélange avec une banque de graines d'origine maritime provenant d'anciennes populations naturelles de betteraves littorales et/ou (ii) d'anciennes banques de graines d'origine cultivée lorsque la CMS Owen n'était pas encore universellement utilisée par les producteurs de semences.

La structuration de la diversité génétique nucléaire des compartiments maritimes et mauvaises-herbes, appréhendée au moyen de marqueurs microsatellites, est moins contrastée, mais suggère toutefois un isolement reproducteur des deux compartiments en termes de distance génétique et de structure génotypique. Il ressort globalement de ces résultats une différenciation génétique hautement significative entre les deux compartiments (sauvages *versus* adventices mauvaises-herbes) malgré l'absence d'allèles microsatellites véritablement diagnostiques ; cette relative divergence entre les deux formes étant là encore relativement étonnante au regard de la proximité évolutive des deux compartiments (Figure 4B). Toutefois, parmi les populations sauvages de betteraves maritimes échantillonnées, deux populations renferment une faible fréquence d'individus présentant le cytoplasme CMS Owen, ce qui suggère la

possibilité d'un apport, même minime, de graines en provenance des champs. L'analyse bayésienne des génotypes multilocus fondée sur la méthode proposée par Pritchard *et al.* (2000) montre des niveaux inégaux d'introgression au niveau nucléaire à l'intérieur de ces deux populations sauvages, évoquant des fuites de gènes plus ou moins anciennes, avec dilution subséquente de l'apport nucléaire d'origine cultivé dans le pool génique sauvage.



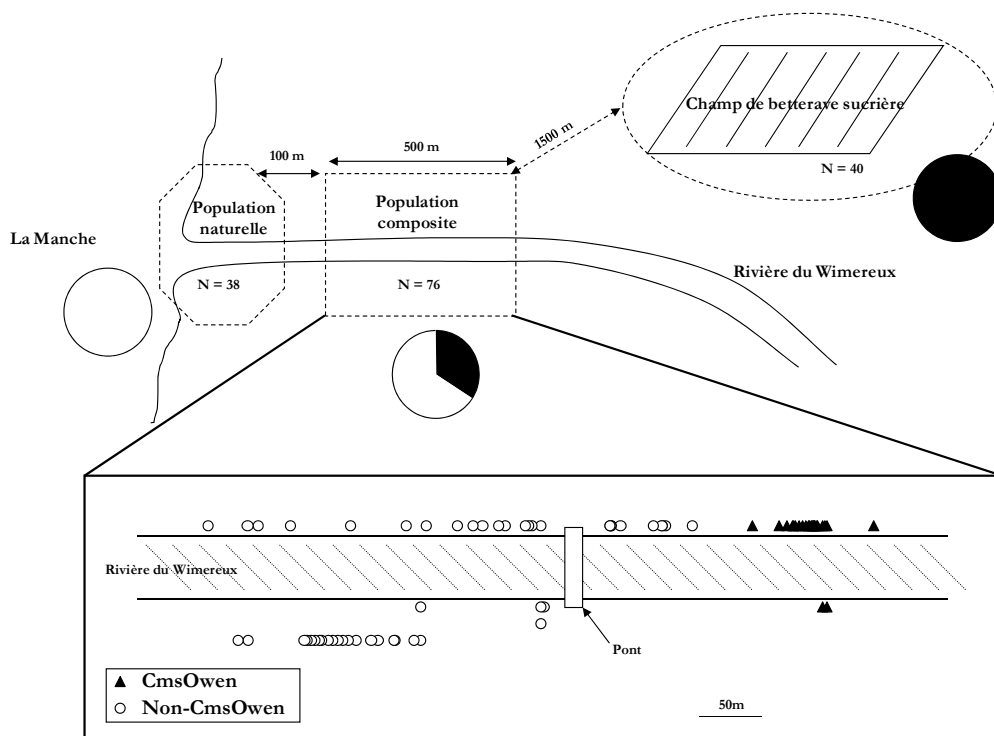
**Figure 4 :** Distribution géographique du cytoplasme de type CMS Owen caractéristique des lignées cultivées au sein des populations naturelles (symbolisées par un rond blanc) et à l'intérieur des populations de betteraves mauvaises-herbes (symbolisées par une étoile noire) (A) ; Arbre de populations fondé sur la méthode du neighbor-joining en utilisant la distance génétique de Reynolds *et al.* (1983) sur la base du polymorphisme observé pour sept locus microsatellites (B). Les valeurs moyennes de  $F_{IS}$  à l'intérieur des deux compartiments sont également affichées.

Par ailleurs, les profils particuliers en termes de diversité et structure génotypique des populations de betteraves mauvaises-herbes souligneraient plus singulièrement la complexité de l'histoire de ces populations adventices au regard de leurs apparentées sauvages. En effet, les populations de mauvaises-herbes, outre une divergence génétique très nette comparée aux formes sauvages, présentent aussi un déficit en hétérozygotes quasi-systématique, résultat étonnant pour une espèce allogame et auto-incompatible. Ceci suggère une hétérogénéité de la banque de semences des mauvaises herbes dans les champs vraisemblablement liée à un mélange de pools génétiques différenciés lors de la contamination des lots de semence, et/ou le reflet de la présence d'allèles d'auto-compatibilité utilisés chez les géniteurs des variétés cultivées et par conséquent diffusés dans les populations de mauvaises herbes (Owen 1942). Ces deux dernières hypothèses font l'objet d'une partie des travaux de thèse de Stéphane Fénart, exposés plus en aval de ce document de synthèse.

*Cette étude a été réalisée en collaboration avec Frédérique Viard et Joël Cuguen lors de mon arrivée au laboratoire et a donné lieu aux publications suivantes : Viard et al., 2004 Mol. Ecol. 13, 1357-1364 ; 2 chapitres d'ouvrages, Cuguen et al. (2004, 2005).*

### 3.2.) Évidence sur une échelle locale : coexistence éphémère des apparentées cultivé/sauvage le long de l'estuaire du Wimereux

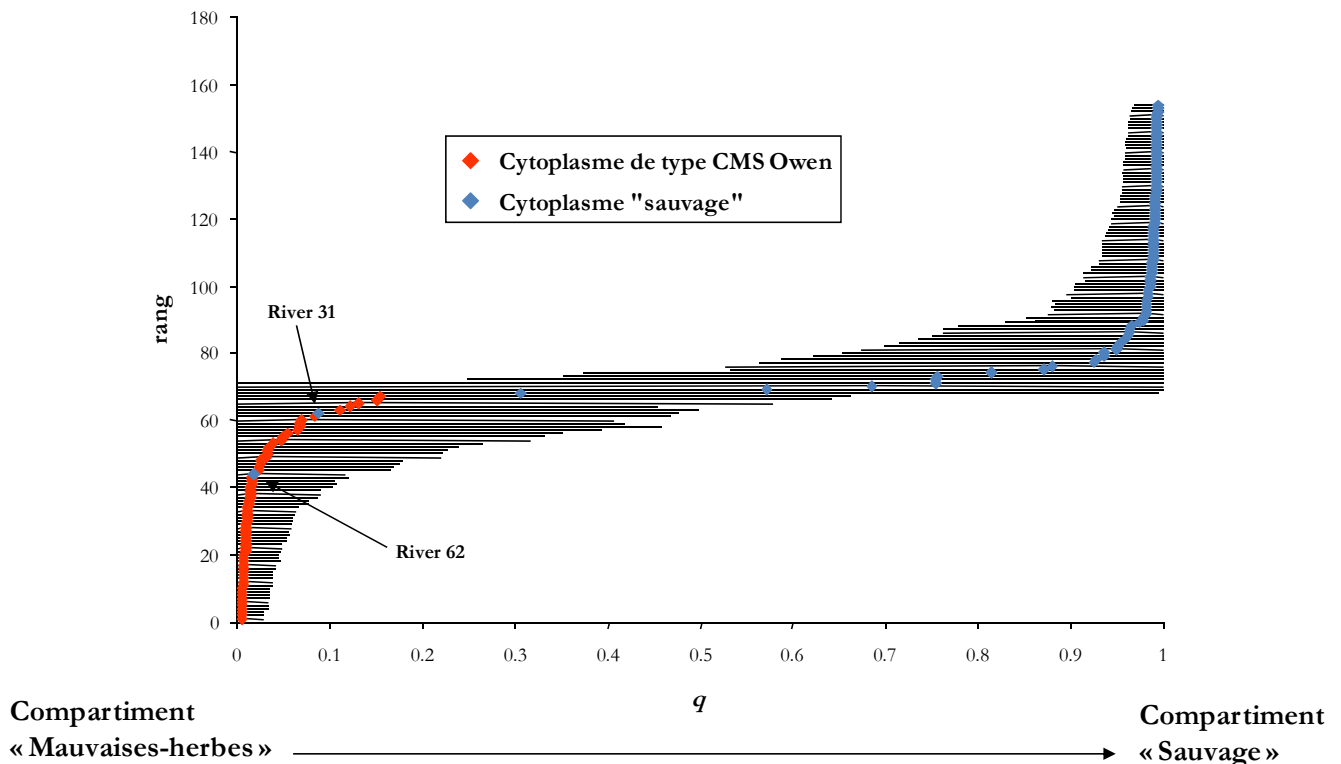
L'ensemble des résultats précédemment décrits montre l'existence d'un très faible niveau d'introgression contemporaine entre les deux compartiments, avec toutefois certaines populations sauvages caractérisées par quelques évènements d'hybridation d'après le génotype multilocus nucléaire des individus sauvages et/ou la présence du cytoplasme CMS Owen spécifique des lignées cultivées. A ce titre, nous nous sommes donc placés à une échelle beaucoup plus locale et l'utilisation conjointe des marqueurs nucléaires et chloroplastiques nous ont permis de détecter très précisément, en dehors de l'agrosystème, l'existence d'une population composite formée de betteraves sauvages et d'individus apparentés aux mauvaises-herbes. En effet, une situation de contact étroit a été identifiée le long de la rivière de Wimereux, très précisément au niveau de l'estuaire où une population naturelle de betterave maritime y est implantée (Figure 5). Au vu de la morphologie de certains individus qui présentaient des symptômes caractéristiques de formes cultivées, nous avons soupçonné la possibilité, de l'existence d'individus de type mauvaises-herbes mis en contact direct avec cette population sauvage littorale, suite à des travaux d'aménagement ayant remis en surface des graines provenant de la banque de semences du sol. En incluant en guise de référence une population de betteraves mauvaises-herbes située un peu plus à l'intérieur des terres et après examen des cytoplasmes et des génotypes multilocus nucléaires, il est clairement démontré qu'une partie des individus récoltés le long du Wimereux provient de l'agrosystème.



**Figure 5 :** Composition cytoplasmique pour une population de betteraves maritimes échantillonnée à l'embouchure du Wimereux, une population suspectée être un mélange de formes sauvages et mauvaises-herbes, et une population référence de betteraves mauvaises-herbes échantillonnée dans un champ de betteraves sucrières située à un peu plus d'un kilomètre en amont. Les couleurs noire et blanche symbolisent la présence du cytoplasme CMS Owen d'origine cultivée et celle d'un cytoplasme d'origine sauvage, respectivement.



En revanche, les deux compartiments présents semblent rester génétiquement très distincts au niveau cytoplasmique et nucléaire et le niveau d'introgression quasi-nul (Figure 6). De rares phénomènes d'introgression ont pu toutefois être décelés pour quelques individus ayant un cytoplasme de type sauvage mais qui se branchent au sein du cluster de la lignée mauvaises-herbes sur la base de leur génotype nucléaire (individus symbolisés par "river 62" et "river 31"). Ceci indique ainsi des phénomènes très locaux d'admixture au travers d'évènements de pollinisation d'une plante mère sauvage par un donneur de pollen de type "mauvaise-herbe".



**Figure 6 :** Distribution des probabilités individuelles  $q$  d'appartenir ( $q = 1$ ) ou non ( $q = 0$ ) à la forme sauvage, d'après l'information génotypique apportée par 7 locus microsatellites pour 154 individus. Les lignes horizontales indiquent l'intervalle de confiance à 95 % des valeurs de probabilité. Les individus symbolisés (ex. River 62) sont des betteraves de type cytoplasmique sauvage mais s'apparentant plus aux mauvaises herbes d'après leur génome nucléaire.

Cette signature d'un événement de colonisation des populations sauvages par la forme mauvaise herbe infestant les champs de production de betterave sucrière nous révèle clairement que des populations sauvages peuvent être en contact très étroit avec les formes "mauvaises herbes", augmentant du même coup la probabilité d'échappement de gènes d'origine cultivé *via* ces formes hybrides cultivées/sauvages. L'existence en dehors des agrosystèmes de cette population composite indique donc l'impossibilité d'un confinement strict des betteraves cultivées et soulève ainsi les risques associés à l'utilisation de lignées génétiquement modifiées. Comme le souligne également Gray (2005), cette vision doit toutefois être fortement nuancée en raison (i) du niveau très faible d'échange génétique entre les deux compartiments lorsqu'ils sont mis en contact direct, ceci vraisemblablement en raison d'une asynchronie de floraison ; et (ii) du caractère très éphémère de cette situation de proximité directe entre les deux formes : en effet,

l'année suivant l'échantillonnage de ce site d'étude, ce regroupement d'individus mauvaises-herbes ne se retrouva plus en raison d'une extinction liée aux activités humaines (travaux de remembrement le long de la rivière).

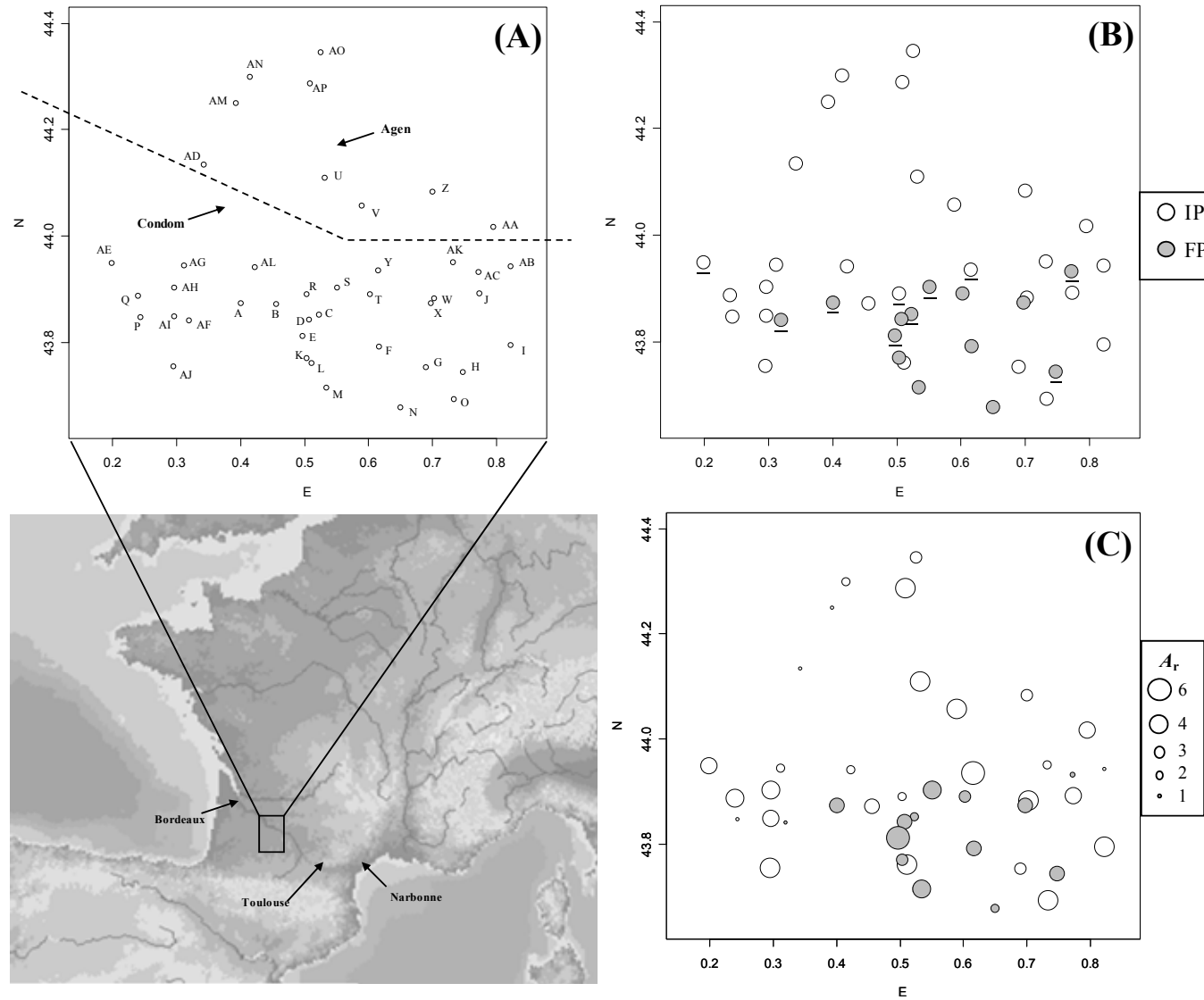
*Cette étude a été réalisée en collaboration avec Frédérique Viard et Joël Cuguen lors de mon arrivée au laboratoire et a donné lieu à la publication suivante : Arnaud et al., 2003 Proc. Roy. Soc. Lond. B 270, 1565-1571.*

### **3.3.) Qu'en est-il dans la zone de production de semences ? Un message cytoplasmique différent de celui provenant du génome nucléaire...**

Rappelons que la zone de production de semences de betteraves à sucre, située dans le sud ouest de la France, est le théâtre d'événements d'hybridation entre les portes-graines cultivés et les betteraves sauvages rudérales avoisinantes. Cette pollinisation accidentelle entraîne la formation d'un hybride qui sera semé dans les champs de production de betteraves sucrières où il pourra fleurir et se reproduire et être à l'origine des formes mauvaises-herbes de betterave évoquées précédemment. Il nous est alors apparu intéressant d'obtenir des informations sur les flux de gènes reliant ces populations rudérales via les flux de pollen et de graines, mais surtout de voir si des fuites accidentelles de graines produites pour les lots de semences pouvaient former des populations spontanées et ainsi « polluer » par la même occasion les populations sauvages rudérales avoisinantes.

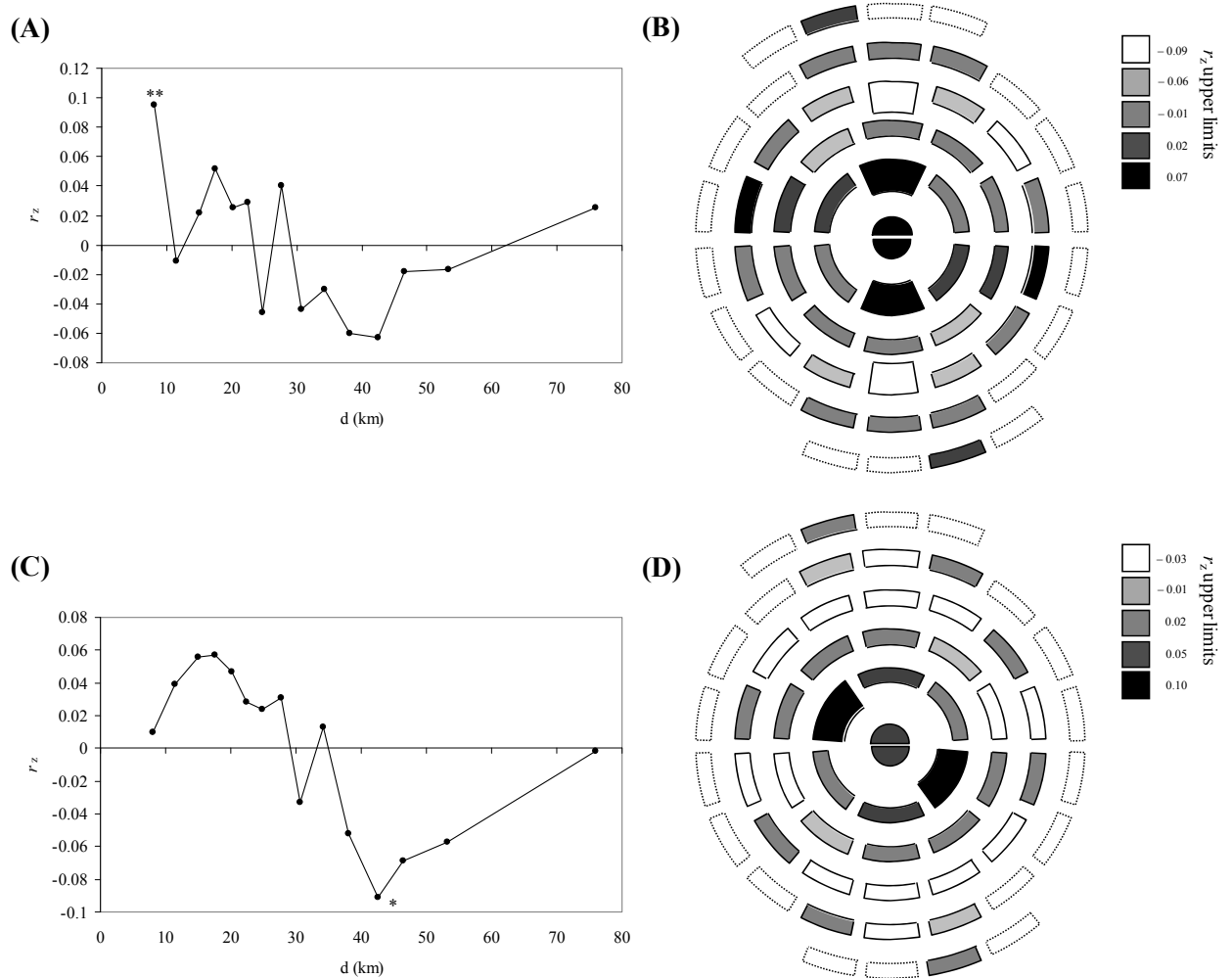
Un ensemble de 42 populations rudérales a donc été échantillonné, soit directement en bordure d'anciens champs de multiplication, soit dans des zones où cette forme est communément trouvée, à savoir des zones anthropisées à l'intérieur de villages comme des bordures de routes, des jardins publics ou des dépotoirs. De plus, la prospection s'est réalisée de manière à avoir une vision détaillée de deux zones différant par leur historique : l'ancienne zone de multiplication de semence, abandonnée au début des années 2000 en raison de l'apparition récurrente de populations spontanées de betteraves, et l'actuelle zone de production de semence, située plus au nord de la région d'Agen (Figure 7).

Sur ces 42 populations de betteraves rudérales échantillonnées, neuf populations, toutes présentes dans l'ancienne zone de production de semences, sont caractérisées par des proportions non négligeables de cytoplasme de type CMS Owen, *i.e.* provenant vraisemblablement du compartiment cultivé (Figure 7). Par ailleurs, la présence de ce cytoplasme est beaucoup plus marquée dans les populations échantillonnées à proximité directe d'anciens champs de multiplication. En revanche, parallèlement à l'absence de populations rudérales à proximité directe des lieux de culture, aucune trace de ce cytoplasme d'origine cultivé n'a été trouvé dans l'actuelle zone de production de semences de betteraves sucrières ou fourragères, ce qui suggère l'efficacité et la rigueur des sélectionneurs pour éradiquer toute population sauvage ou spontanée dans un rayon de 1000 mètres autour des champs de multiplication (*cf.* Alibert *et al.* 2005). La présence du cytoplasme CMS Owen à l'intérieur des populations rudérales laisse vraisemblablement penser qu'il s'agit (i) de populations spontanées issues de fuites de graines échappées d'anciens champs de multiplication de semences ou (ii) d'une conséquence de la résurgence de banque de graines liée à l'abandon des champs de multiplication de semences.



**Figure 7** : Localisation des populations de betteraves sauvages rudérales échantillonnées dans la zone de multiplication de semences ; le trait pointillé délimite l'ancienne zone de production de semences betteravières au sud, et l'actuelle zone de production située plus au nord **(A)** ; les populations symbolisées par des ronds blancs sont des populations sauvages typiques prélevées à l'intérieur de villages (IP) tandis que les ronds gris indiquent des populations prélevées en bordure directe de champs de production de semences (FP), le surlignage indiquant, quant à lui, la présence du cytoplasme CMS Owen **(B)** ; la distribution de la richesse allélique à un locus minisatellite mitochondrial est également affichée, les couleurs blanche et grise ayant la même signification que précédemment **(C)**.

Concernant la structuration génétique de ces populations, une différenciation génétique extrêmement faible sur le plan nucléaire a été observée, suggérant une histoire évolutive récente et/ou de forts flux de gènes entre populations à l'intérieur de cette région via l'apport de pollen. Au contraire, la différenciation spatiale du polymorphisme cytoplasmique est nettement plus accentuée lorsque l'on considère la variation d'un locus minisatellite mitochondrial (Figure 7), cette répartition en patch suggérant un flux de graines extrêmement limité entre populations. De plus, quel que soit le type de polymorphisme étudié, la structuration géographique de la variabilité génétique ne s'accorde aucunement avec un isolement classique par la distance, suggérant un système instable en métapopulation combinant une relative connexion entre populations grâce à de fort flux de pollen uniquement (Figure 8).



**Figure 8** : Corrélogrammes de Mantel uni- et bidirectionnels développés selon la méthode proposée par Oden & Sokal (1986). La signification des valeurs de corrélation  $r_z$  est indiquée par des étoiles pour l'analyse isotropique, ou par des secteurs pleins pour l'analyse anisotropique. Les figures (A) et (D) décrivent l'arrangement spatial de la variabilité pour 7 microsatellites nucléaires ; les figures (C) et (D) concernent la variabilité observée pour un locus minisatellite mitochondrial.

Par ailleurs, autant le message cytoplasmique était clair pour montrer des traces de fuites en provenance du compartiment cultivé, autant la signature de cette fuite n'est absolument pas visible au niveau nucléaire. En effet, aucune différence significative n'a pu être montrée en terme de différenciation

génétique, de structure génotypique ou de niveau de diversité allélique lorsque les populations en bordure de champs et/ou porteuses du cytoplasme de type CMS Owen étaient comparées aux populations typiquement rudérales échantillonnées dans les villages. De plus, l'absence de signes d'introgression nucléaire *via* l'utilisation de tests d'assignations fondés sur les génotypes multilocus laisse penser à de très anciennes fuites de graines en termes de générations, le génome d'origine cultivé ayant très probablement été dilué par plusieurs événements de reproduction successifs impliquant les formes sauvages rudérales. Ce phénomène est vraisemblablement accru par le caractère éphémère des populations rudérales qui sont généralement associées à des habitats très perturbés par l'homme (Desplanque 1999).

*Cette étude a été réalisée lors de mon arrivée au laboratoire, en collaboration avec Joël Cuguen, et a donné lieu à une publication actuellement soumise à Mol. Ecol.*

#### **4) Au-delà d'une recherche de fuites de gènes cultivés vers les populations sauvages : fonctionnement des populations de betteraves mauvaises-herbes et évolution de certains traits relatifs à l'histoire de vie et au régime de reproduction**

Les populations de betteraves mauvaises-herbes évoquées précédemment avaient la particularité de présenter de façon quasi-systématique des déficits en hétérozygotes à la différence des populations sauvages maritimes qui illustraient des patrons de fréquences génotypiques compatibles à ceux attendus sous la panmixie chez une espèce allogame, anémophile et auto-incompatible (voir aussi Viard *et al.* 2002). Nous avons alors émis deux hypothèses pour expliquer ce résultat : (1) l'introduction d'un gène d'auto-fertilité (gène *Sf*) dans les variétés cultivées par les sélectionneurs afin de maintenir des lignées pures (Owen, 1942 ; Mackay *et al.* 1999). Si ce caractère se retrouve dans les populations de mauvaises-herbes au travers d'évènements d'hybridation dans la zone de production de semence, l'autofécondation conduirait alors naturellement à un excès d'homozygotes ; (2) un effet Wahlund à la fois spatial et temporel lié à la formation de différentes cohortes génétiquement différenciées et émergeant de banques de graine spatialisées à l'intérieur d'un même champ de betterave sucrière.

Par ailleurs, le maintien des populations de betteraves mauvaises-herbes dans l'agrosystème constitue un modèle d'étude particulièrement pertinent pour plusieurs raisons : chaque infestation de champs est susceptible de provenir d'une ou plusieurs contaminations d'hybrides cultivés-sauvages en provenance des lieux de multiplication de semences ; ces populations de mauvaises herbes sont soumises à plusieurs pressions de sélection incluant l'arrachage systématique pendant la période de récolte à l'automne ; enfin, la rotation des cultures empêche l'émergence nouvelle de populations d'adventices sur des périodes de 2-3 ans (Viard *et al.* 2002 ; Sester *et al.* 2006). Ces populations de betteraves mauvaises herbes, soumises à des processus déterministes d'extinctions propre à l'agrosystème, peuvent néanmoins resurgir grâce à la présence d'une banque de graines dont la dynamique dépendra de la récurrence de contamination et des événements de reproduction *via* les flux de pollen intra et/ou inter champs (Sester *et al.* 2007, 2008). Cette dynamique de population en éclipse s'apparente donc à un système en métapopulation original conduisant à des questionnements sur l'évolution au cours du temps de certains

caractères liés à la reproduction et l'évolution de l'arrangement spatial de la variabilité génétique des différentes parcelles contaminées (Encadré 1).

Une partie de la thèse de Stéphane Fénart s'est donc inscrite dans la continuité de cette thématique de recherche. Une étude détaillée de la structure génétique intra et inter champs des populations de mauvaises herbes, couplée à une analyse du système de reproduction, a été menée afin (1) d'étudier le devenir chez les hybrides mauvaises-herbes de caractères hérités des compartiments sauvage et cultivé et (2) de quantifier les parts respectives de l'autofécondation et/ou du mélange d'entités génétiques différenciées dans l'élaboration des profils complexes obtenus en terme de structure génotypique observée à l'intérieur de ces populations mauvaises-herbes.

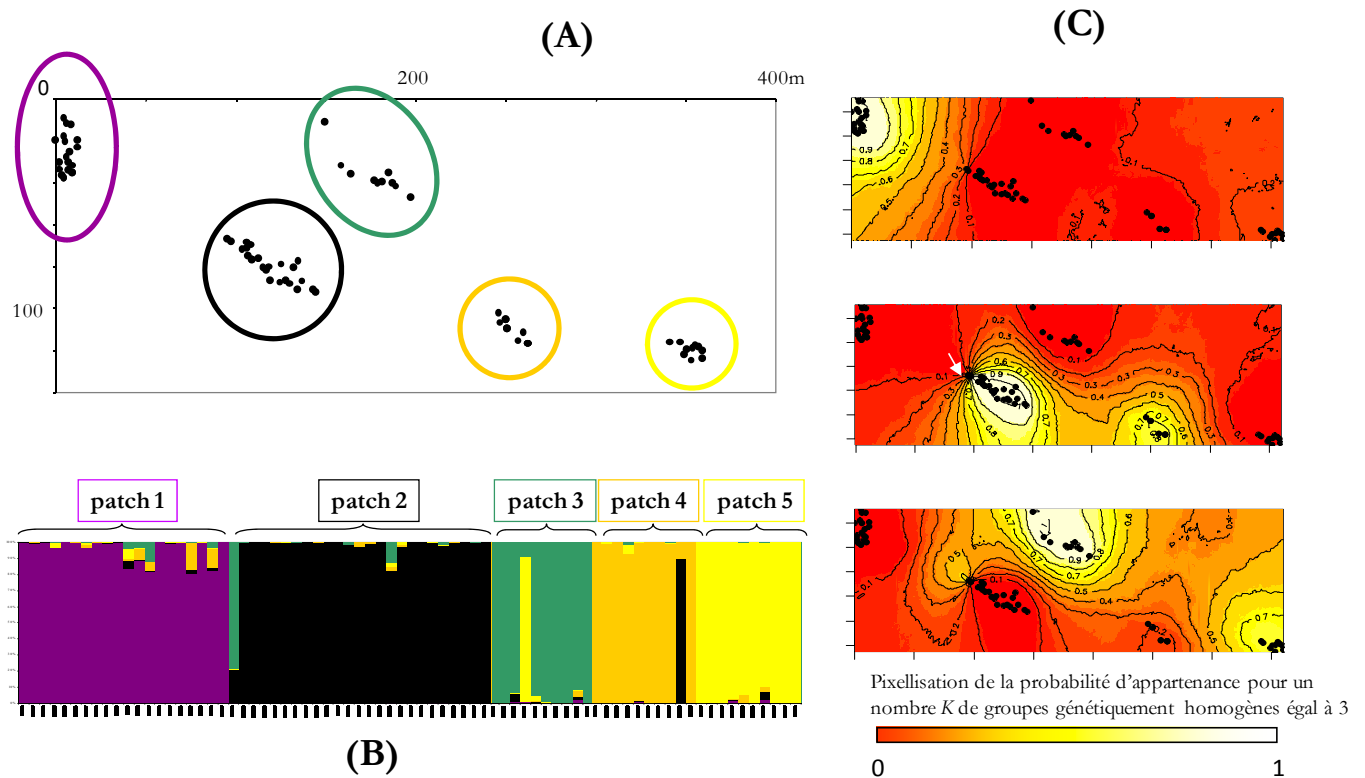
#### **4.1) De l'importance du degré d'infestation des champs cultivés par les betteraves mauvaises-herbes dans l'élaboration d'une structure génétique reflétant une dynamique de métapopulation sur une échelle géographique très fine...**

La vision simplifiée de l'émergence et l'évolution d'une population de betteraves mauvaises-herbes était la suivante : lors de la première année d'une "contamination", les hybrides cultivés/sauvages apparaissent ponctuellement dans la parcelle en question et fleurissent. Sous réserve qu'il y'ait eu des événements de reproduction et une formation de graines viables, ces dernières peuvent constituer une banque de graines à longue durée de vie et resurgir au cours des années suivantes lors d'une remise en culture de betteraves sucrières (Sester *et al.* 2006). La dispersion des glomérules contenant les graines de betteraves se faisant essentiellement par gravité, il devrait alors se former des taches concentrées de betteraves mauvaises-herbes, centrées sur les positions de ces premiers hybrides cultivé/sauvage lors de la contamination initiale du champ. Pour tester ces hypothèses et évaluer leur impact sur la structuration spatiale et le niveau de diversité génétique, l'échantillonnage de quatre populations de betteraves mauvaises-herbes s'est donc effectué sur la base de leur degré d'infestation croissante (Encadré 1).

Un contraste assez flagrant a alors vu le jour concernant la structuration de la diversité génétique entre parcelles faiblement et fortement infestées. Les deux populations de mauvaises-herbes de très faible densité et essentiellement composées d'individus prélevés à l'intérieur des rangs de semis étaient ainsi caractérisées par (i) l'absence totale de déficit en hétérozygotes, (ii) l'absence totale d'une quelconque structuration géographique de la diversité nucléaire, ainsi que par (iii) une forte richesse allélique comparée aux deux autres populations caractérisées par une densité d'infestation plus élevée. Ces observations plaident en faveur d'une colonisation de ces deux parcelles cultivées par des hybrides de première génération provenant de deux pools génétiques sauvage et cultivé très différenciés.

Les deux autres populations de betteraves mauvaise-herbe étant caractérisées par une densité d'infestation beaucoup plus élevée et des morphologies d'individus évoquant plus un syndrome de "weediness", une histoire d'infestation beaucoup plus ancienne était donc soupçonnée. Une relation significative entre apparemment génétique et distance géographique entre individus voit effectivement le jour, et les déficits en hétérozygotes précédemment évoqués disparaissent lorsque l'on se place, non plus à l'échelle de la parcelle cultivée, mais à l'échelle des patchs géographiquement structurés d'individus

mauvaises-herbes (Figure 9). Il apparaît alors que ces deux parcelles sont en réalité constituées de dèmes relativement bien structurés, organisés géographiquement et génétiquement selon des groupes bien homogènes constitués d'individus génétiquement apparentés, et que l'état d'équilibre serait donc atteint à l'échelle de ces patches génétiquement différenciés. L'effet Wahlund temporel lié à la résurgence de différentes cohortes serait peu à peu gommé par les flux polliniques et les flux de graines établissant une relative connectivité entre patches d'individus géographiquement distincts pour finalement céder le pas à une différenciation spatiale due à un faible remaniement de la banque de graines de la parcelle cultivée.



**Figure 9** : Position spatiale des individus géotypés à l'intérieur d'une parcelle fortement infestée par des betteraves mauvaises-herbes (A) et visualisation de la structuration génétique au moyen des analyses bayésiennes d'assignation d'individus proposées par Pritchard *et al.* 2000 (B) et Guillot *et al.* (2005) (C). Même si l'inclusion de la spatialisation des individus dans l'analyse donne des résultats légèrement différents, la concordance entre appartenance génétique et regroupement géographique des individus est flagrante. L'on observe néanmoins quelques individus migrants résultant vraisemblablement de flux de graines à l'intérieur de la parcelle.

Enfin, ces résultats peuvent être reliés aux différents modes de colonisation proposés par Wade & McCauley (1988) et Whitlock & McCauley (1990). L'arrivée récurrente d'hybrides cultivé/sauvage lors des premiers stades d'infestation s'apparenterait à un modèle de type "migrant pool" injectant une forte diversité génétique répartie de manière homogène entre populations, tandis que les résurgences de banques de graines dans les stades d'infestations plus avancés impliqueraient plus un modèle de type "propagule pool" entraînant une différenciation génétique à l'échelle de la métapopulation (voir McCauley 1995b pour une revue). L'analyse temporelle sur deux années consécutives de la parcelle la plus infestée plaide en faveur de cette dernière hypothèse, avec un recrutement inégal de la banque de graines se traduisant par une faible taille efficace ( $N_e \sim 25$ ) de cette population de betteraves mauvaises-herbes.

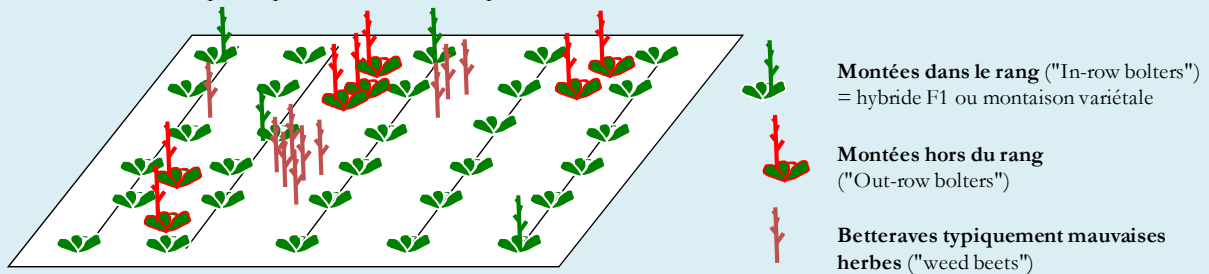
### Encadré 1 : naissance et devenir d'une population de betteraves "mauvaises-herbes"

La comparaison de traits d'histoire de vie entre des betteraves mauvaises-herbes dans le rang de culture et hors du rang dans des champs de betteraves sucrières a mis en évidence une perte rapide du syndrome de domestication (Desplanque *et al.* 2002 ; Van Dijk *et al.* 2004). Ainsi, suivant la terminologie de Viard *et al.* (2002), trois morphologies et situations différentes de betteraves mauvaises-herbes peuvent être trouvées à l'intérieur des parcelles cultivées, la densité des individus et la proportion relative de chacune de ces trois catégories pouvant rendre compte de l'âge relatif ou ancienneté d'infestation de la parcelle cultivée :

1. Betteraves montées à l'intérieur du rang ("in row bolters") : les plantes qui montent à fleur dans les rangs des betteraves cultivées et qui présentent des caractéristiques morphologiques proches des cultivées peuvent être assimilées à des hybrides de première génération ou à des betteraves cultivées ayant subi une montaison physiologique ;

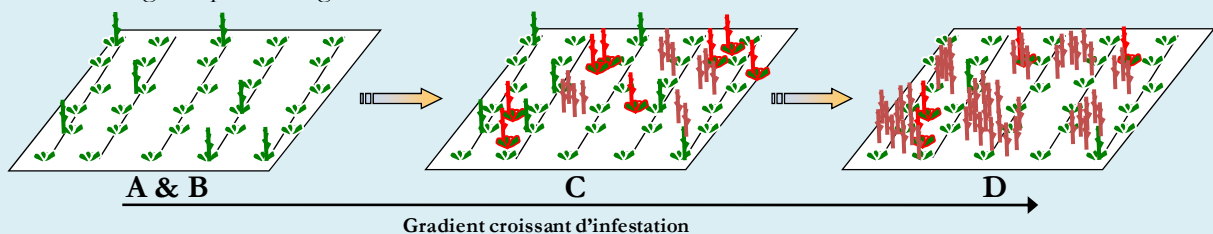
2. Betteraves montées hors du rang ("out row bolters") : il s'agit ici de plantes ayant la même morphologie que celles qui fleurissent à l'intérieur des rangs de betteraves sucrières, mais que l'on trouve, de fait, en dehors du rang de semis ;

3. Betteraves typiquement mauvaises-herbes ("weeds") : essentiellement des petites plantes présentant une morphologie typiquement "mauvaise-herbe", *i.e.* avec très peu de feuilles, des tiges ramifiées et axées principalement vers la reproduction.



Chaque infestation de champs est susceptible de provenir d'une ou plusieurs contaminations d'hybrides cultivés-sauvages en provenance des lieux de multiplication de semences. Lors de la première année d'une "contamination", les hybrides cultivés/sauvages apparaissent ponctuellement dans la parcelle en question et au cours des années suivantes, il devrait se former des "taches" de betteraves mauvaises-herbes, conséquence de la résurgence de banques de graines géographiquement spécialisées.

Le taux et la répartition des plantes de chacune de ces trois catégories dans les parcelles peuvent donc, sous certaines réserves relatives à la différence de soins apportés aux champs concernant l'éradication des mauvaises-herbes, rendre compte de l'"histoire d'infestation" et des âges relatifs de ces parcelles. La thèse de Stéphane Fénart s'est donc attachée à étudier 4 parcelles symbolisées de A à D et présentant un gradient croissant d'infestation. Ainsi, la présence quasiment exclusive de plantes de la première catégorie suggérerait que l'infestation en est à son premier stade pour les parcelles A et B. La présence de plantes typiquement mauvaises-herbes en forte densité et organisées en taches bien délimitées montrerait au contraire que la parcelle D serait à un stade très avancé d'infestation. Enfin, la parcelle C présentant les trois types de plantes en proportions identiques peut être considérée comme à un stade intermédiaire et rend compte de la récurrence des contaminations des lots de semences par des hybrides cultivé/sauvage de première génération.



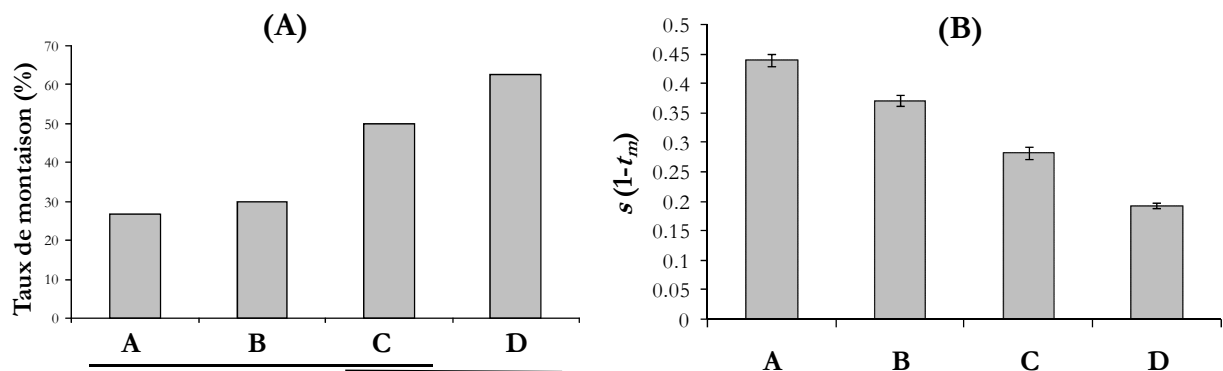
Les questions posées sont donc : (1) ces "taches" constituent-elles autant d'unités de reproduction isolées ou, au contraire, peuvent-elles être reliées génétiquement entre elles ainsi qu'entre parcelles différentes ? (2) Quid de la dynamique d'invasion du gène *B* impliqué dans la montaison à fleur sans besoin de vernalisation et du gène *Sf* d'auto-compatibilité dans le cadre très particulier de l'agrosystème ?



#### 4.2) ... vers une évolution différentielle du taux d'allogamie et du taux de montaison à fleur sans besoin de vernalisation

Les contrastes révélés en termes d'arrangement spatial et de niveaux de diversité génétique se sont alors trouvés confortés sur plusieurs autres points par l'étude de traits relatifs à la reproduction chez ces mêmes populations. L'âge relatif des populations de betteraves mauvaises-herbes pouvant *a priori* être relié au degré d'infestation des champs de betteraves sucrières par ces individus de type mauvaises-herbes, l'étude s'est donc portée sur l'évaluation de la dynamique d'invasions de facteurs génétiques sélectionnables dans le cadre très particulier de l'agrosystème, à savoir (i) l'évolution du gène *B* impliqué dans la montaison à fleur sans besoin de vernalisation, ceci au travers d'une étude de descendance élevée en serre en conditions contrôlées non vernalisantes, et (ii) le devenir du gène *Sf* d'auto fertilité dans un écosystème où une plante, devant absolument se reproduire avant la récolte, n'a pas forcément l'opportunité de se faire féconder par de l'allopollen.

Au regard de la Figure 10, deux résultats opposés se dessinent. La capacité des betteraves mauvaises-herbes à coloniser une parcelle cultivée apparaît principalement liée à la montaison sans besoin de vernalisation ; en effet, celle-ci augmente de manière significative avec le degré d'infestation des parcelles étudiées et semble donc, de fait, positivement sélectionnée. En revanche, une diminution significative du taux d'autofécondation est observée à l'intérieur de ces quatre populations de betteraves mauvaises-herbes. Ces deux constats amènent à différentes conclusions relatives à la dynamique d'invasions de ces deux caractères hérités de deux compartiments différents.



**Figure 10** : Évolution du taux de montaison à fleur sans besoin de vernalisation sur des descendance de plantes mères échantillonnées sur le terrain (A) et de l'estimateur multilocus du taux d'autofécondation  $s$  (B) à l'intérieur de quatre parcelles étudiées et présentant un gradient d'infestation par les betteraves mauvaises-herbes, gradient croissant de A vers D. La signification statistique des différences de taux de montaison à fleur entre les 4 parcelles est indiquée par les lignes sous chaque graphique (test STP). Les intervalles de confiance à 95% obtenus par bootstrap selon la méthode de Ritland (2002) sont également indiqués concernant les estimations du taux d'autofécondation.

Le besoin ou non de vernalisation est sous contrôle du système mendélien B/b. L'allèle B supprime tout besoin de vernalisation et permet donc à la plante de monter à graine dès la première année. Cet allèle *B* est hérité chez les hybrides cultivé/sauvage de 1<sup>ère</sup> génération d'un pollinisateur sauvage provenant des populations rudérales à proximité des champs de multiplication de semences (Boudry *et al.* 1993 ; Desplanque *et al.* 2002). Face à la nécessité de se reproduire la première année avant la phase de

récolte qui se déroule à l'automne, il est donc assez facile de comprendre qu'une sélection très forte soit exercée sur cet allèle pour une floraison rapide dans l'agrosystème. Notons toutefois que cette sélection n'est pas complète car il s'avère qu'un faible besoin quantitatif de vernalisation, sous le contrôle d'autres gènes que B/b, suffit pour faire fleurir les betteraves, au moins celles qui germent dans la période du semis de la culture (Van Dijk 2004).

Au regard du régime de reproduction, force est de constater des niveaux d'allogamie très faibles chez les populations de betteraves mauvaises-herbes et d'en déduire la présence effective du gène *Sf* conduisant à une rupture d'auto-incompatibilité. Néanmoins, on observe une diminution significative de la propension à s'autoféconder avec le degré d'infestation, et donc avec la densité d'individus mauvaises-herbes à l'intérieur d'une parcelle cultivée. Cette variation apparente de la capacité à s'autoféconder peut-être reliée à une dépression de consanguinité importante chez cette espèce, et l'accumulation d'allèles semi-délétères chez ces hybrides cultivé/sauvage. En effet, la maintenance de lignées variétales au moyen de ce gène d'auto-fertilité a pu conduire à une purge du génome par élimination progressive des allèles délétères. Cette diminution du fardeau génétique ne se retrouve toutefois plus chez les hybrides mauvaises-herbes de première génération car ceux-ci héritent aussi du génome de leurs parents sauvages auto-incompatibles et potentiellement porteurs d'allèles délétères récessifs (Lande 1994 ; Charlesworth *et al.* 2003). On assisterait ainsi vraisemblablement à une contre-sélection indirecte de l'autofécondation par l'élimination de génotypes homozygotes porteurs d'un très fort fardeau génétique chez ces formes mauvaises-herbes. Il est aussi intéressant de noter que le gène *Sf*, supposé comme étant un allèle d'auto-fertilité à un des locus d'auto-incompatibilité (Owen 1942), pourrait aussi être un gène régulant en amont l'action de ces locus d'auto-incompatibilité. Les approches théoriques montrent en effet que l'invasion d'un gène d'auto-compatibilité dépend de la dépression de consanguinité, mais que cette invasion est beaucoup plus aisée si ce gène est directement un allèle au locus d'auto-incompatibilité que s'il s'agit d'un gène indépendant (*p.e.* Porcher & Lande 2005).

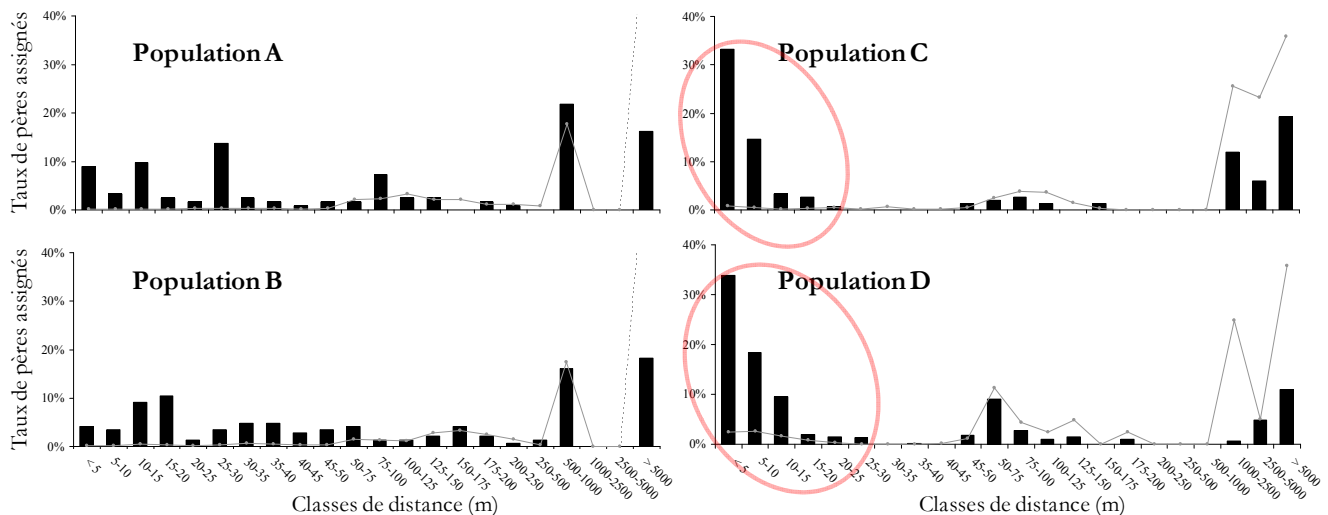
Au final, l'autofécondation héritée des cultivées ne se retrouve principalement que dans les stades d'infestation les moins avancés et semble contre sélectionnée au cours du temps, l'hypothèse avancée pour étayer ce fait étant probablement l'existence d'une importante dépression de consanguinité. Au contraire, la montaison sans vernalisation, héritée des formes rudérales du sud-ouest de la France, contribue au syndrome de mauvaise-herbe et est, de fait, très vite sélectionnée dans l'agrosystème.

#### **4.3) ... en passant par une première évaluation directe des flux de pollen en paysage agricole**

Contrairement aux formes de betteraves cultivées qui sont bisannuelles, les formes mauvaises-herbes peuvent donc monter à fleur et se reproduire durant la saison de culture. Toutefois, l'étendue des flux polliniques résultant de la formation de ces populations de betteraves mauvaises-herbes n'était absolument pas connue (voir toutefois Alibert *et al.* 2005 ; Darmency *et al.* 2007). Nous avons alors effectué une analyse de la dispersion pollinique entre formes mauvaises-herbes à l'échelle du paysage agronomique impliquant les champs de betteraves sucrières précédemment évoqués. Parallèlement à

l'analyse du taux d'autofécondation, une analyse de paternité a donc été menée sur les descendance provenant des mêmes plantes-mères utilisées pour l'évolution du régime de reproduction en fonction de l'âge relatif des populations de betteraves mauvaises-herbes. Les résultats indiquent que même si la plupart des événements de pollinisation se font à l'intérieur d'un même champ, des flux de pollen à longue distance ont pu être répertoriés, certains donneurs de pollen pouvant être localisé à plusieurs kilomètres de distance (jusqu'à 9,6km). Le taux d'échange pollinique entre champs s'échelonne entre 11,3% et 17,5%. Par ailleurs, les flux de pollen sont plus réduits lorsque les betteraves mauvaises-herbes sont agrégées en patchs denses d'individus car la plupart des événements de reproduction qui y sont détectés se font sur de faibles classes de distance (Figure 11). Par ailleurs, les courbes de dispersion pollinique s'ajustent sur une fonction géométrique à queue lourde pour les champs présentant de faible densité d'infestation de betteraves mauvaises-herbes, et sur une fonction de Weibull à queue courte pour les champs fortement infestés. Ainsi, les populations de betteraves mauvaises-herbes à faible densité sont difficiles à détecter mais jouent potentiellement le rôle de récepteur à pollen émis par des individus en provenance d'autres champs. Il apparaît donc évident que les flux de pollen entre betteraves mauvaises-herbes situées dans des champs différents sont inévitables et peuvent potentiellement contribuer à la diffusion de (trans)gènes à l'échelle d'un paysage agronomique.

*Cette analyse de flux de pollen dans l'agrosystème a été réalisée dans le cadre de la thèse de Doctorat de Stéphane Fénart en collaboration avec Frédéric Austerlitz (Université Paris-Sud) et a donné lieu à la publication suivante : Fénart et al., 2007 Mol. Ecol. 16, 3801-3813.*



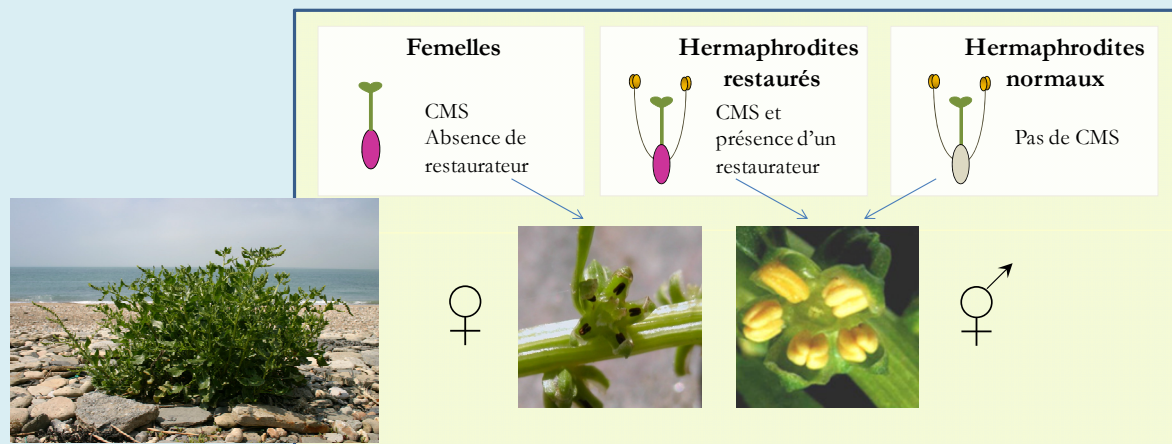
**Figure 11** : Visualisation du taux de pères assignés à une plante mère en fonction de la distance géographique du donneur de pollen. Une des conséquences flagrantes de la structuration géographique de plantes mauvaises-herbes résulte en des échanges polliniques à courte distance en raison d'un effet densité dans les parcelles fortement infestées (populations C et D).

## Encadré 2 : la gynodioécie, un système de reproduction particulier

Les flux de gènes sont affectés par le système de reproduction, particulièrement par la façon dont vont se répartir les fonctions mâles et femelles, tant au niveau de la population qu'à l'échelle de l'individu lui-même. Chez les Angiospermes, une grande diversité de systèmes de reproduction est rencontrée entre les deux extrêmes que sont l'hermaphroditisme et la dioécie. La gynodioécie est ainsi caractérisée par la coexistence en population naturelle d'individus hermaphrodites et d'individus mâles-stériles ayant perdu leur capacité à produire du pollen viable et fertile, et qui sont donc fonctionnellement femelles. Il s'agit du système de reproduction le plus fréquent après l'hermaphroditisme chez les angiospermes puisqu'il concerne environ 7% des espèces de la flore européenne.

Parfois considérée comme une étape évolutive intermédiaire entre l'hermaphroditisme et la dioécie (Barrett 2002), la gynodioécie est chez *B. vulgaris* le résultat d'interactions entre le génome mitochondrial, codant pour des facteurs qui bloquent la production de pollen viable (cytoplasme de type "CMS" pour Cytoplasmic Male Sterility) et le génome nucléaire qui restaure spécifiquement la fonction mâle, en réprimant l'action de ces facteurs stérilisants par le biais d'allèles dits de restauration.

Ce système à déterminisme nucléo-cytoplasmique illustre ainsi les conflits d'intérêts qui existent entre deux compartiments d'information génétique ne partageant pas la même hérédité, le génome nucléaire étant transmis à la fois par le pollen et les graines tandis que le génome mitochondrial n'est transmis que par la voie femelle au travers des graines (Saumitou-Laprade *et al.* 1994 ; McCauley 1995a ; Ennos 2001).



Chez les populations gynodioïques de betteraves maritime (*Beta vulgaris ssp. maritima*) vont alors se rencontrer trois phénotypes sexuels distincts sur le plan cytoplasmique : des hermaphrodites dits normaux et porteurs d'un cytoplasme non-stérilisant ; des femelles porteuses d'un cytoplasme stérilisant, et des hermaphrodites fonctionnels dits restaurés car porteurs d'un cytoplasme stérilisant.

### Encadré 3 : modèles théoriques permettant d'expliquer la dynamique évolutive de la gynodioécie et son maintien en population naturelle

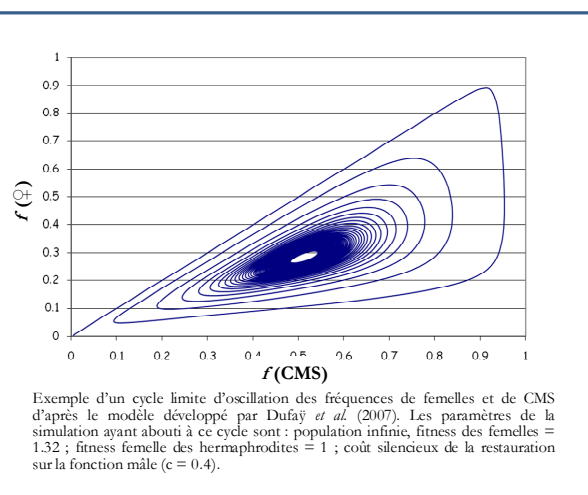
Afin d'expliquer le maintien dans les populations naturelles de plantes d'une gynodioécie à déterminisme nucléo-cytoplasmique, deux familles de modèles théoriques ont été proposées :

(1) L'association entre un avantage sélectif des facteurs stérilisants et un coût des facteurs de restauration permettrait un régime de sélection négative fréquence-dépendante maintenant un polymorphisme dynamique nucléo-cytoplasmique. Ces modèles font ainsi appel à des différences de fécondité entre sexes, différences appelées *compensation*, via un meilleur succès reproducteur femelle des individus mâles-stériles au travers d'une réallocation des ressources non utilisées dans la fonction mâle et d'un évitement de la consanguinité. Le *coût de la restauration* représente quant à lui des différences de valeurs sélectives entre différentes classes d'hermaphrodites, affectant la production de pollen et/ou la production de graines (voir la revue de Bailey & Delph 2007). Ce coût est associé à des effets pléiotropiques négatifs dont l'action peut varier suivant le fond cytoplasmique, un *coût silencieux* s'exprimant par exemple lorsque, chez un individu donné, l'allèle restaurateur ne coïncide pas avec le cytoplasme stérilisant correspondant.

(2) La structuration en populations et les flux de gènes entre ces populations peut générer des apports réguliers de facteurs stérilisants et des allèles de restauration (Couvet *et al.* 1998). Ceci peut entraîner une phase d'invasion des cytoplasmes stérilisant avec la mise en place transitoire d'individus mâles-stériles dans les populations. Une fois arrivés par migration, il s'ensuit ensuite une sélection rapide des facteurs de restauration, ce qui s'apparente à une dynamique de type épidémique. Dans ces modèles, les différences de fécondité entre sexes sont prises en compte mais le coût de la restauration n'intervient pas.

D'autre part ces deux types de dynamiques sont prédits comme générant un patron de diversité cytoplasmique différent au sein des espèces gynodioïques, un modèle épidémique conduisant à une purge sélective et une diminution de la diversité nucléotidique comparée à un modèle de sélection balancée qui lui, au contraire, favorisera une augmentation de la diversité nucléotidique par rapport à un modèle neutre (revue dans Delph *et al.* 2007).

Au final, selon ces modèles théoriques l'évolution et le maintien de la gynodioécie sont fortement influencés par (i) le déterminisme de la stérilité mâle, la diversité des sources de stérilité et le mécanisme de leur restauration (ii) les liens évolutifs qui existent entre les différentes sources de stérilité mâle et (iii) la répartition et la variation des facteurs génétiques de la gynodioécie à l'intérieur et entre les populations naturelles. Les patrons de flux géniques intra- et inter-populations vont donc influencer sur la dynamique de la gynodioécie, en ce qu'ils sont directement impliqués dans la probabilité de migration de cytoplasmes stérilisant dans les populations et des allèles de restauration correspondants, au travers des flux de graines et de pollen. En retour, ce système de reproduction, au travers de succès reproducteurs différentiels, va avoir une profonde répercussion sur le niveau de diversité génétique et son arrangement spatial.



Un modèle récent proposé par Dufäy *et al.* (2007) permet ainsi, dans une situation simple de population de taille infinie suivant la panmixie, d'expliquer la coexistence d'un cytoplasme stérilisant et d'un cytoplasme fertile pour de larges gammes de valeurs de paramètres n'impliquant pas forcément de fortes différences de valeurs sélectives entre les différents phénotypes ou génotypes. Les observations empiriques réalisées au cours du master 2<sup>ème</sup> année d'Isabelle De Cauwer dévoilent que ce modèle de type sélection fréquence-dépendante peut-être compliqué par des effets d'ordres spatiaux modifiant les sexe-ratios intra-population.

## **II) Flux de gènes en populations naturelles : quelles conséquences sur la répartition de la diversité nucléo-cytoplasmique et sur l'évolution d'un autre trait relatif au mode de reproduction, la gynodioécie ?**

La première partie de ce document de synthèse se plaçait dans un contexte assez particulier, à savoir l'étude des patrons de flux géniques à l'intérieur d'un paysage très anthropisé, l'agrosystème. Il en résulte, on l'a vu, des flux de graines essentiellement liés aux activités humaines et des flux de pollen assez tributaires de la structure paysagère en zone agricole. Par ailleurs, lors de mon arrivée au laboratoire, certaines conclusions émises quant à la constitution génotypique des populations de betteraves mauvaises-herbes reposaient, de mon point de vue, sur des hypothèses ou postulats qui méritaient d'être vérifiés concernant le fonctionnement des populations de betteraves typiquement maritimes. Je pensais à l'époque essentiellement au niveau de consanguinité et au taux d'allogamie que l'on pouvait rencontrer en situation naturelle, allogamie supposée stricte sur la base d'une auto-incompatibilité gamétophytique (Letschert 1993). Par ailleurs, aucune étude n'avait été menée à grande échelle chez *Beta vulgaris* ssp. *maritima* dans l'optique d'évaluer les niveaux de diversité nucléo-cytoplasmique ou les patrons de différenciation génétique sur la base d'un échantillonnage populationnel conséquent et l'utilisation de marqueurs moléculaires en nombre suffisant. Les travaux de Raybould *et al.* (1996, 1997) représentaient une première tentative mais reposaient essentiellement sur une analyse populationnelle très locale, sur peu de marqueurs polymorphes, et sur une vision sélectionniste quelque peu critiquable lorsque la variation allozymique était comparée à celle de locus microsatellites (Raybould *et al.* 1998). Par ailleurs, en dehors des travaux de Laporte *et al.* (2001) la variation de la diversité génétique n'avait pas été reliée à la dynamique évolutive d'un aspect très particulier du système de reproduction de l'espèce, la gynodioécie. La gynodioécie est définie comme la coexistence en population naturelle de plantes mâle-stériles, *i.e.* incapables de produire du pollen viable, et de plantes hermaphrodites (Encadré 2). Ce type de système de reproduction repose sur un déterminisme nucléo-cytoplasmique impliquant un conflit entre les deux génomes, et la clé de voute invoquée dans les modèles théoriques expliquant le maintien de la gynodioécie fait appel, de près ou de loin, à la dispersion des individus ou des gamètes (Encadré 3). Il paraissait donc important de quitter l'agrosystème et de revenir à la source, à savoir de réellement disséquer les patrons de structuration spatiale du polymorphisme génétique en populations naturelles situées le long du littoral, et d'en inférer de manière indirecte les modalités de dispersion du pollen et des graines.

### **1) Répartition spatiale de la diversité nucléo-cytoplasmique en population naturelle dans le golfe Anglo-Normand, quelles leçons en tirer sur la dispersion des graines ?**

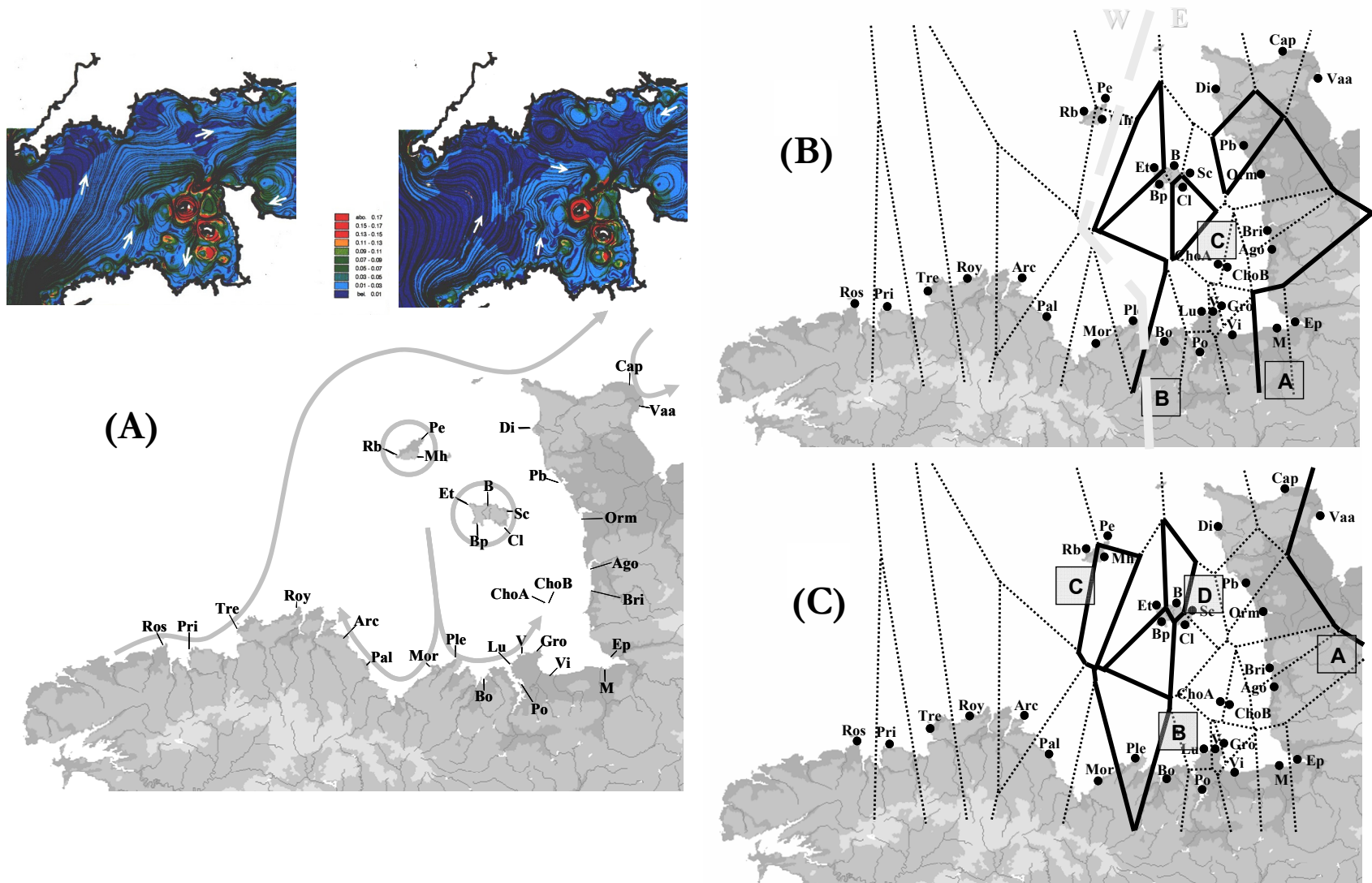
Cette étude part d'un constat très simple : les glomérules liégeux contenant les graines de betteraves peuvent flotter, résister à l'immersion et germer après plusieurs jours de flottaison (Wagmann, 2008). Dans la partie nord-ouest de son aire de répartition, *B. vulgaris* ssp. *maritima* justifie pleinement sa dénomination maritime car elle est rencontrée sur une étroite bande côtière dans la zone de dépôt organique dite "zone des laisses de mer". Les flux de graines sont donc potentiellement affectés par les

courants marins lors des grandes marées (voir aussi Bond *et al.* 2005). Il nous est alors apparu que le golfe Anglo-Normand constituerait un site d'étude particulièrement intéressant pour retracer de manière indirecte, *via* l'utilisation de marqueurs génétiques, l'influence potentielle des courants marins sur la connectivité des populations. En effet, les modèles d'hydrodynamisme prédisent (i) un isolement important de ce golfe par rapport à la dynamique générale du système Manche et (ii) des courants tourbillonnants sur les îles de Jersey, Guernesey et Chausey isolant apparemment chaque île du reste du golfe (Salomon & Breton 1993 ; Figure 12). A cette fin, 23 populations continentales et 10 populations insulaires ont été échantillonnées. Deux types de marqueurs ont été utilisés afin de mettre en évidence les flux de pollen/graines (marqueurs à hérédité biparentale) et les flux de graines (marqueurs à hérédité uniparentale) : 7 locus microsatellites nucléaires et 4 locus minisatellites mitochondriaux. Le lien entre la divergence génétique des populations, les courants marins et la topographie de la côte a été étudié au moyen d'analyses hiérarchiques de différenciation couplées avec les techniques d'autocorrélation spatiale sur différents regroupements de populations.

Les résultats montrent une forte asymétrie entre les niveaux de différenciation des génomes cytoplasmique et nucléaire, résultat assez courant que ce soit chez les gymnospermes ou les angiospermes. A l'échelle de l'ensemble des populations échantillonnées, le calcul du ratio  $r$ , proposé par Ennos (1994, 2001) et fondé sur le rapport de la variance génétique exprimé par les deux types de marqueurs, impliquerait des flux de pollen effectifs deux fois plus élevés que les flux de graines. Une structure classique en voisinage, reflétée par un isolement par la distance, est décelée au niveau des populations continentales, structuration d'autant plus prononcée lorsque les distances géographiques entre populations sont calculées en suivant le trait de côte. Cette relation entre affinité génétique et éloignement géographique des populations disparaît toutefois lorsque les populations insulaires sont incluses dans l'analyse. En effet, l'utilisation de l'algorithme de Monmonier (détection de ruptures géographiques dans les fréquences alléliques) et l'assignation des individus à partir de leur génotype multilocus suggèrent un comportement très différent des populations insulaires, certaines semblant fortement isolées génétiquement, d'autres au contraire reliées avec des populations continentales relativement éloignées. L'identité cytoplasmique de ces populations insulaires laisse, de plus, soupçonner des événements de fondation indépendants impliquant une ou plusieurs populations sources. Enfin, bien que le processus sous-jacent ne soit pas clairement expliqué, une asymétrie significative existe dans les flux de gènes entre l'Est et l'Ouest de la baie Anglo-normande, la partie Est semblant beaucoup plus perméable à l'arrivée d'individus migrants (Figure 12).

Au final et de manière générale les grandes tendances courantologiques se reflètent dans l'identité génétique des populations, mais les résultats de cette étude suggèrent aussi (i) des événements épisodiques de dispersion à très longue distance des graines, (ii) la nécessité d'une approche à une échelle plus locale pour certaines populations soumises à des régimes tourbillonnants et/ou qui apparaissent structurées très localement. Cette dernière piste de recherche fait actuellement l'un des objets de la thèse d'Isabelle De Cauwer, évoquée en dernière partie de cette synthèse de recherche.





**Figure 12** : Localisation des 33 populations échantillonnées dans la baie Anglo-normande et visualisation des grandes tendances courantologiques selon le modèle de courantologie proposé par Salomon & Breton 1993 **(A)**. Les barrières génétiques décrites au moyen de l'algorithme de Monmonier peuvent être visualisées en **(B)** et **(C)** pour la variation cytoplasmique et nucléaire, respectivement.





par parcimonie statistique illustre que les différentes stérilités mâles identifiées chez *Beta vulgaris* ssp. *maritima* sont apparues indépendamment à partir de cytoplasmes n'exprimant pas la stérilité et ne correspondent donc pas à une seule lignée accumulant au cours du temps de nouvelles mutations stérilisantes. Par ailleurs, les processus historiques de sélection sur la stérilité mâle cytoplasmique peuvent impliquer soit un scénario de type "expansion épidémique" avec un turn-over rapide des lignées stérilisantes (réduisant du même coup la variation génétique par purge sélective), soit un modèle de sélection balancé (impliquant une forte diversité nucléotidique) par rapport au modèle neutre (Ingvarsson & Taylor 2002 ; Städler & Delph 2002). La faible résolution du réseau haplotypique ne nous a malheureusement pas permis d'établir un distinguo entre ces deux processus. Pour la même raison il n'a pas été possible d'estimer un âge relatif des différents cytoplasmes. Une manière indirecte et intuitive de contourner ce problème serait alors de supposer que plus un cytoplasme stérilisant est restauré en population naturelle, plus ce cytoplasme serait susceptible d'être apparu tôt lors de l'évolution, laissant ainsi la possibilité pour l'apparition et l'invasion progressive d'un restaurateur de la fertilité mâle. En partant de l'observation que le cytoplasme stérilisant de type E est directement relié à la lignée ancestrale non stérilisante (cf. Figure 13) au contraire du cytoplasme stérilisant de type G, nous nous sommes alors intéressés à la répartition géographique de ces deux sources de stérilité mâle et à leur taux de restauration respectifs à l'intérieur des populations maritimes décrites précédemment.

*Cette généalogie cytoplasmique a été réalisée dans le cadre du stage de Master 2ème année de Stéphane Fénart en collaboration avec Joël Cuguen et Pascal Touzet et a donné lieu à la publication suivante : Fénart et al., 2006 Proc. Roy. Soc. Lond. B 273, 1391-1398.*

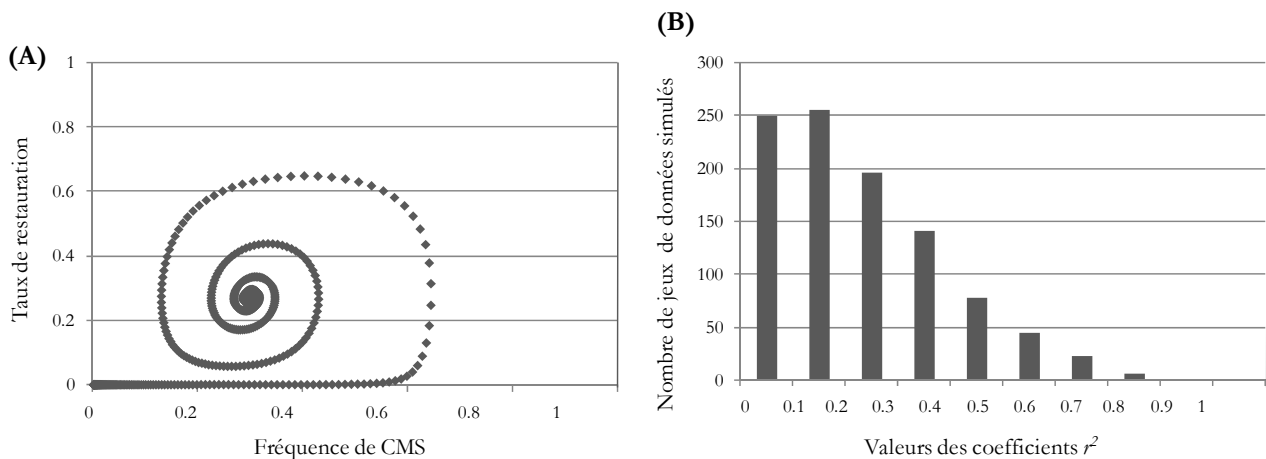
### **3) ... pour un retour dans le golfe Anglo-Normand : rôles respectifs de la dérive et de la sélection naturelle dans la répartition géographique de la gynodioécie en population naturelle.**

Les évènements de fondation, on l'a vu, vont structurer la diversité cytoplasmique. Au contraire, les évènements de migration entre populations vont réinjecter de la diversité génétique, notamment l'introduction de nouveaux cytoplasmes stérilisants et la diffusion d'allèles nucléaires de restauration au moyen de la dispersion du pollen et des graines. L'étude de la répartition géographique des cytoplasmes stériles (CMS) et des phénotypes sexuels a donc été réalisée à l'échelle de la Baie du Mont Saint-Michel sur les 33 populations précédemment décrites sur la base de leur polymorphisme génétique neutre, en se focalisant cette fois ci sur l'information détaillée de leur polymorphisme sexuel et sur l'étude de descendances de femelles prélevées sur le terrain. Ce travail a mis en évidence que trois CMS distinctes (E, G et, de manière plus anecdotique, la stérilité de type CMS Owen) coexistent dans les populations naturelles de cette région, constituant ainsi trois sources indépendantes de stérilité mâle (Figure 14). Ces trois CMS se retrouvent à des fréquences très différentes les unes des autres, et diffèrent également largement pour leurs niveaux de restauration, le cytoplasme de type E étant significativement plus fréquent mais aussi plus restauré que le cytoplasme de type G. De manière intuitive ces différences peuvent donc refléter une histoire démographique et une apparition plus récente concernant le cytoplasme de type G,



ne seraient pas la cause majeure de la variation observée. En revanche, une confrontation entre observations et prédictions théoriques fondées sur le modèle de Dufaÿ *et al.* (2007) montrent que les variations de sexe ratio entre populations ainsi que l'absence de corrélation entre taux de restauration et proportion de femelles sont compatibles avec un processus de sélection fréquence-dépendante conduisant à des oscillations déterministes (Figure 15). Enfin, la comparaison à des attendus théoriques des taux de restauration observés dans les descendance de femelles militent (i) en faveur d'un coût silencieux ou constitutif modéré des allèles restaurateurs, mais aussi (ii) sur la possibilité de flux de pollen relativement restreints dans l'espace. Il nous fallait donc tester ces deux hypothèses au travers d'une étude de traits liés à la valeur sélective des individus porteurs ou non de cytoplasmes stérilisants. Ces considérations font l'objet des deux volets de recherche décrits ci-dessous.

*Cette étude sur la répartition géographique de la gynodioécie a été réalisée en collaboration avec Mathilde Dufaÿ, Pascal Touzet et Joël Cuguen et a donné lieu à une publication acceptée pour Evolution.*



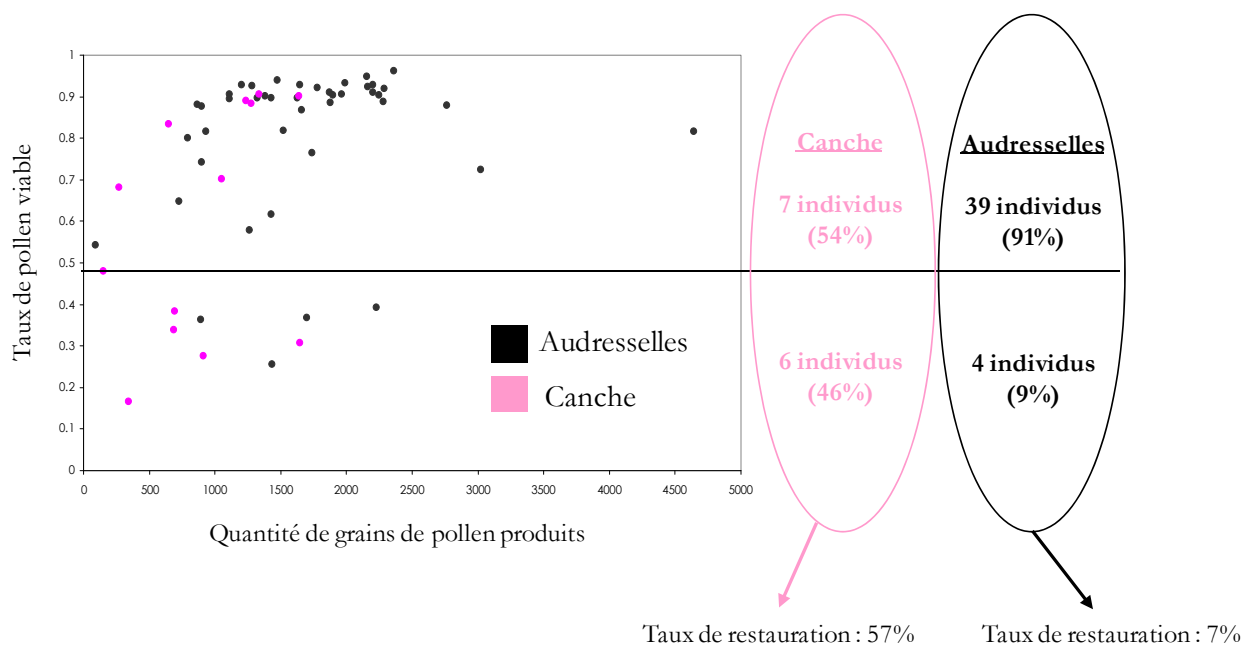
**Figure 15** : Exemple d'évolution temporelle du taux de restauration avec la proportion de femelles dans une population gynodioïque de taille infinie et vérifiant la panmixie, selon le modèle proposé par Dufaÿ *et al.* 2007 **(A)** ; 1000 jeux de données ont alors été générés en échantillonnant aléatoirement 30 points parmi les 500 illustrés en **(A)** ; le coefficient de détermination  $r^2$  entre taux de restauration et fréquence de CMS a ensuite été calculé sur ces 1000 jeux de données, la figure **(B)** illustrant alors la distribution obtenue de l'ensemble des valeurs de  $r^2$ .

#### 4) Coût de la restauration : réalité ou rêve de théoricien ?

Bien qu'un coût de la restauration soit le présupposé de certaines études théoriques visant à expliquer la dynamique évolutive de la gynodioécie, très peu de résultats empiriques ont conforté ces prédictions (Bailey 2002 ; Dufaÿ *et al.* 2007). Le coût de la restauration peut impliquer une diminution de la valeur sélective femelle, mais aussi et surtout une diminution de traits associés à la valeur sélective mâle (Bailey & Delph 2007 ; Delph *et al.* 2007). Nous nous sommes alors focalisés sur l'étude d'un trait en lien direct avec le succès reproducteur mâle : la quantité et la viabilité du pollen produit chez les individus hermaphrodites restaurés ou non. L'étude a été réalisée dans deux populations gynodioïques de *Beta vulgaris* ssp. *maritima*, situées sur le littoral du Nord-Pas-de-Calais et choisies sur la base d'une forte proportion de femelles caractérisées par un cytoplasme stérilisant de type E.

Présentant un sexe ratio similaire (environ 30% de femelles), ces deux populations correspondaient toutefois à deux situations très contrastées en terme de dynamique de la gynodioécie. En effet, tandis que les hermaphrodites de la première population étaient presque tous porteurs d'un cytoplasme fertile, ceux de la seconde population étaient majoritairement des hermaphrodites restaurés (*i.e.* porteurs d'une CMS et d'un ou plusieurs allèles de restauration). Au moyen d'un compteur à particules, l'analyse de la production et de la viabilité du pollen de ces différentes catégories d'hermaphrodites a permis de montrer : (i) une moindre qualité du pollen des hermaphrodites restaurés en terme de viabilité, vraisemblablement due à une restauration parfois incomplète de la fertilité mâle et (ii) une moindre qualité du pollen en terme de quantité et de viabilité des hermaphrodites non porteur d'une CMS, mais toutefois susceptibles de porter un allèle (silencieux) restaurateur dans la population ou le cytoplasme stérilisant était le plus fréquent (Figure 16). Cette étude constitue donc l'une des rares mises en évidence d'un coût silencieux de la restauration, condition nécessaire au maintien de la gynodioécie en population naturelle par la sélection fréquence-dépendante. Notons toutefois que ces résultats portent sur une stérilité bien spécifique, le cytoplasme stérilisant de type E, et ne peuvent donc pas être généralisés à l'ensemble des sources de stérilité mâle rencontrée chez l'espèce.

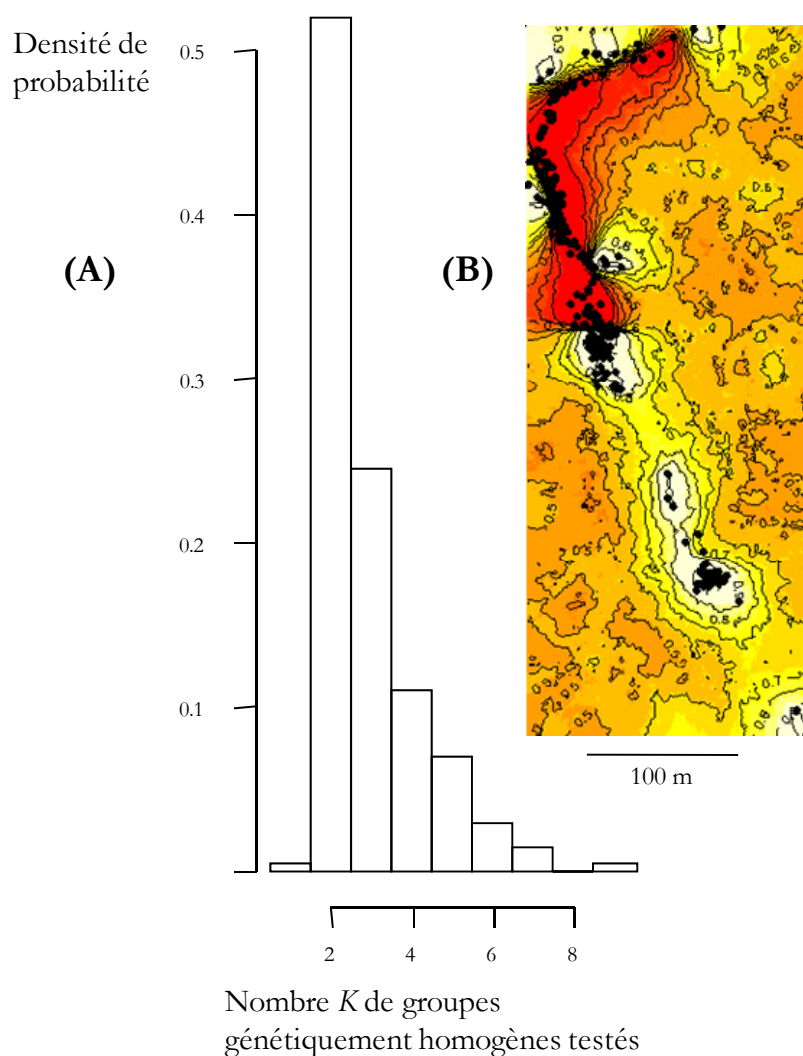
*Cette étude sur le coût de la restauration a été réalisée dans le cadre des stages de Master 2ème année de Valentine Vaudey et Isabelle De Cammer en collaboration avec Mathilde Dufajj et a donné lieu à la publication suivante : Dufajj et al., 2008 J. Evol. Biol. 21, 202-212.*



**Figure 16** : Un coût silencieux de la restauration ? Le graphique représente le taux de pollen viable en fonction de la quantité de grains de pollen produits pour des hermaphrodites porteurs d'un cytoplasme non-stérilisant dans deux populations situées à Audresselles et en Baie de Canche (Nord-Pas-de-Calais). Ces deux populations présentent la particularité intéressante d'avoir des niveaux de restauration très contrastés ce qui semble se répercuter sur le taux de viabilité des grains de pollen produits.

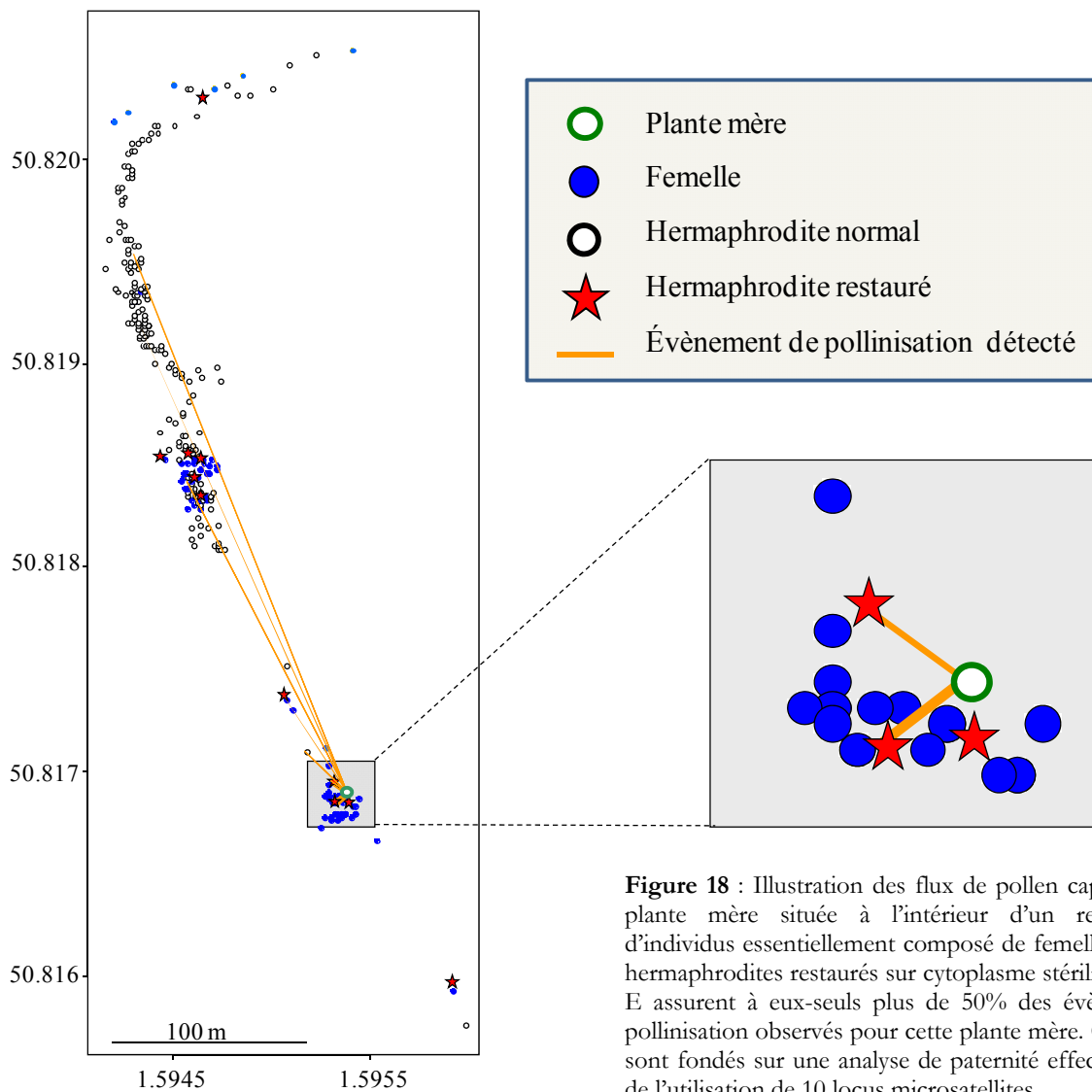
## 5) Identité cytoplasmique et succès reproducteur mâle : les moins virils sont parfois ceux qui s'en sortent le mieux...

Ce constat étant établi, il s'agissait d'avoir une image réelle du succès reproducteur mâle de ces individus hermaphrodites restaurés vis-à-vis de leurs congénères non porteurs de cytoplasmes stérilisant, spécialement au regard des évènements de pollinisation en condition naturelle. Une étude de structuration génétique à fine échelle et une analyse de paternité a donc été réalisée dans une des deux populations naturelles de *Beta vulgaris* ssp. *maritima* évoquées précédemment, la population d'Audresselles. Il a pu ainsi être clairement mis en évidence qu'il existait effectivement une très forte structuration de la diversité nucléo-cytoplasmique, générant par la même occasion une forte structuration des phénotypes sexuels, et ce, sur une échelle géographique étonnamment très restreinte (cf. Figure 17). Ceci justifie ainsi pleinement la prise en compte des évènements de fondation, de la structuration nucléo-cytoplasmique et des patrons de flux de gènes sur la dynamique de la gynodioécie.



**Figure 17** : Densité de probabilité associée à un nombre de clusters  $K$  variant entre 1 et 9 selon la méthode développée par Guillot *et al.* 2005 (A). La pixellisation de la probabilité postérieure d'appartenir à l'un des deux groupes génétiquement homogènes les plus probables est visualisée en (B).

Par ailleurs, outre une allogamie stricte, l'analyse de paternité réalisée conjointement dans cette population a montré que les flux de pollen s'effectuaient majoritairement sur de courtes distances, impliquant un flux génique relativement limité entre les différents dèmes de la population. Cette dispersion pollinique limitée dans l'espace serait liée, en partie, à des effets de densité d'individus. Au-delà de ce résultat assez inattendu chez une espèce anémophile, une conséquence marquante qui en découle est que les hermaphrodites restaurés, pourtant dotés d'une plus faible viabilité de pollen, ont en moyenne dans cette population un meilleur succès reproducteur mâle que les hermaphrodites non porteurs d'un cytoplasme stérilisant. En effet, du fait de la forte structuration spatiale des phénotypes sexuels, les plantes porteuses de cytoplasmes stérilisants sont regroupées dans les mêmes dèmes. En conséquence, les hermaphrodites restaurés bénéficient d'un voisinage essentiellement constitué de femelles, subissent une moindre compétition vis-à-vis des autres hermaphrodites, et pollinisent ainsi un grand nombre de partenaires (Figure 18).



**Figure 18** : Illustration des flux de pollen captés par une plante mère située à l'intérieur d'un regroupement d'individus essentiellement composé de femelles. Ici, deux hermaphrodites restaurés sur cytoplasme stérilisant de type E assurent à eux-seuls plus de 50% des événements de pollinisation observés pour cette plante mère. Ces résultats sont fondés sur une analyse de paternité effectuée à l'aide de l'utilisation de 10 locus microsatellites.

Ce travail démontre que la structuration de la diversité génétique et du polymorphisme sexuel, même au niveau intra-population, peut avoir des conséquences très importantes sur le succès reproducteur des individus et sur la dynamique de la gynodioécie. Par ailleurs se pose le problème de la définition de l'échelle à laquelle se placer pour étudier les patrons de flux géniques entre populations chez *Beta vulgaris* ssp. *maritima*. Certains auteurs ont ainsi suggéré, suscitant par la même occasion une certaine polémique, que, chez les plantes, les véritables phénomènes de flux de gènes et de fonctionnement en métapopulation pouvaient en réalité s'opérer entre dèmes très structurés d'une même population plutôt qu'entre populations relativement éloignées (Freckleton & Watkinson 2002, 2003 ; voir toutefois Ehrlén & Eriksson, 2003). Ces questions font actuellement l'objet de la thèse d'Isabelle De Cauwer.

*Cette étude sur l'évaluation du succès reproducteur mâle a été réalisée dans le cadre du stage de Master 2ème année d'Isabelle De Cauwer en collaboration avec Mathilde Dufaj et a donné lieu à une publication actuellement soumise à Evolution.*

## Conclusions et perspectives

L'étude de la dispersion en soi ne devient réellement intéressante qu'à la lumière des conséquences qui en découlent en biologie évolutive. Cette synthèse a essayé de mettre en relief les conséquences de la dispersion du pollen et des graines dans deux situations bien contrastées, l'agrosystème et le milieu naturel dans lequel vit cette espèce. Concernant le volet de recherche interactions "cultivées-sauvages", la recherche de fuites de gènes du compartiment cultivé vers le compartiment sauvage a donné des résultats clairs en ce qui concerne les rôles respectifs des flux de pollen et de graines chez la betterave : la dispersion accidentelles des graines via les transports liés aux activités humaines semble le déterminant majeur dans la possibilité d'introgression entre les deux compartiments. Les flux de pollen semblent au contraire avoir un effet plus anecdotique, à l'exception notable des échanges polliniques qui peuvent s'effectuer à l'intérieur et entre parcelles cultivées au travers des formes mauvaises-herbes. Cette observation n'est pas sans conséquences majeures si des lignées génétiquement modifiées sont mises en culture ; l'emploi d'un gène de résistance aux herbicides qui se transmettrait au sein des formes betteraves mauvaises-herbes rendrait ainsi inefficace son utilisation et pourrait éventuellement conduire à l'évolution de formes beaucoup plus agressives (Desplanque *et al.* 2002).

La véritable question maintenant est de savoir ce qu'il advient d'un gène d'origine cultivé sorti du contexte agronomique. Bien qu'un coût soit généralement associé à l'introduction de traits sélectionnés lors du processus de domestication à l'intérieur d'un "background" génétique sauvage, leurs conséquences évolutives sur la valeur sélective d'un individu restent encore mal connues (Mercer *et al.* 2006 ; Sørensen *et al.* 2007). Une voie de poursuite intéressante serait de se focaliser sur les différences de valeurs sélectives associées aux formes mauvaises-herbes hybrides, génétiquement modifiées ou non, vis-à-vis de leur apparentées sauvages en condition de compétition en environnements contrôlés. Plusieurs études récentes ont ainsi montré chez le radis, le navet ou le tournesol une valeur sélective supérieure pour des hybrides cultivés-sauvages dans des environnements stressants en condition de compétition vis-à-vis de leurs apparentés sauvages, voire la persistance sur plusieurs années d'un trait relatif à une résistance à l'herbicide



même en l'absence d'une pression de sélection liée à l'utilisation de cet herbicide (Campbell *et al.* 2006 ; Mercer *et al.* 2006 ; Campbell & Snow 2007 ; Warwick *et al.* 2008). Il s'agit certes d'un sujet de recherche très en vogue et appelant à des applications diverses mais, à court et moyen terme, ma vocation ne se tourne pas véritablement vers cette thématique.

Deux autres aspects intéressants se sont dégagés des travaux de thèse de Stéphane Fénart concernant le fonctionnement génétique et démographique des populations de betteraves mauvaises-herbes : l'évolution observée du taux d'autofécondation et les attendus en termes de diversité génétique et de structure génotypique selon le stade d'infestation. La dépression de consanguinité soupçonnée pourrait-être vérifiée au moyen de mesures directes de paramètres liés à la valeur sélective sur des hybrides cultivés/sauvages de 1<sup>ère</sup> génération et leurs descendances. Ce travail nécessiterait une lourde approche de suivi de parcelles infestées à divers stades, de génotypage et de mesures en serres sur des traits pertinents comme la viabilité et la germination des graines, la production de pollen ou la réponse à un stress environnemental, ce qui ne me paraît guère réalisable à court terme. Au contraire, la faisabilité d'une étude théorique sur les attendus en termes de structuration génétique au travers de la dynamique des populations de betteraves mauvaises-herbes me semble envisageable à la vue du corpus théorique qui existe déjà sur l'importance du mode de colonisation dans le fonctionnement d'une métapopulation (revue dans Pannell & Charlesworth 2000). La différenciation des populations est en effet dépendante du modèle retenu pour la recolonisation de populations éteintes dans une dynamique d'extinction/recolonisation et les modèles de Wade & McCauley (1988) et Whitlock & McCauley (1990) tenant compte de la diversité d'échantillonnage du groupe d'individus migrants peuvent facilement s'intégrer à la dynamique d'infestation des parcelles cultivées : une colonisation de type "migrant-pool" peut s'appliquer pour les migrants hybrides cultivés-sauvages de 1<sup>ère</sup> génération ; au contraire la résurgence de différentes banques de graines dormantes implique très probablement une origine commune de nouveaux migrants génétiquement apparentés, correspondant à un modèle dit "propagule-pool", tendant alors à augmenter la différenciation génétique des populations relativement à un modèle classique en îles (Hastings & Harrison 1994 ; McCauley *et al.* 1995 ; Ingvarsson *et al.* 1997). Ce volet de recherche nécessiterait, pour ma part, une collaboration étroite avec un théoricien en génétique des populations afin de confronter les données empiriques obtenus et les attendus sous divers modèles d'apparementement génétique entre individus lors de la colonisation d'une parcelle.

En dehors de l'agrosystème, le projet de recherche qui me tient le plus à cœur porte sur l'étude du lien étroit qui existe entre les patrons de flux de gènes et l'évolution de la gynodioécie chez cette espèce. De nombreux facteurs écologiques peuvent affecter la dynamique des flux de pollen et de graines qui sont déterminants dans la distribution géographique des cytoplasmes stérilisants ou des allèles nucléaires de la restauration (McCauley 1998 ; Olson & McCauley 2002). En retour, ce système de reproduction va modifier les patrons de flux de gènes et conduire à l'élaboration d'une structure génétique à très fine échelle. Toutefois, même si les approches classiques de structure génétique des populations constituent le cœur de mon activité de recherche, celles-ci ne donnent évidemment qu'une information très partielle sur la dynamique de ce système de reproduction. Je souhaiterais donc à court et moyen terme mener une approche complémentaire de biologie des populations, impliquant des mesures directes sur le terrain de

traits phénotypiques couplées avec la prise en compte de facteurs écologiques. Ce projet, mené actuellement en collaboration avec Mathilde Dufaÿ, me semble indispensable pour répondre à certaines questions restées en suspens et présentées ci-dessous.

Nous avons ainsi pu voir que le succès reproducteur mâle des individus est dépendant du fond cytoplasmique mais que cet effet peut-être contrecarré en raison d'effet d'ordre géographique sur le sexe ratio. Qu'en est-il lorsque les hermaphrodites restaurés sont réellement mis en compétition avec des hermaphrodites non porteurs de cytoplasmes stérilisant ? Au-delà du succès reproducteur mâle, le coût de la restauration porte-t-il sur d'autres traits que la viabilité ou la quantité de pollen ? Comment véritablement montrer un coût silencieux de la restauration au-delà d'une observation indirecte fondée sur la différence du taux d'hermaphrodites restaurés observée entre deux populations ?

Parallèlement, nous avons aussi découvert que la dispersion pollinique n'était pas aussi efficace qu'on aurait pu l'attendre chez une espèce où la pollinisation est anémophile, et qu'une forte densité d'individu limitait la dispersion du pollen sur de faibles distances. Sur ce constat d'un écart manifeste à l'hypothèse simplificatrice de la panmixie, quelle en serait alors la résultante dans la dynamique d'invasion d'allèles restaurateurs de la fertilité mâle dans le cas particulier de la population d'Audresselles où quelques hermaphrodites restaurés fertilisent toutes les femelles avoisinantes ? Existe-t-il une véritable structuration géographique des allèles de restauration au sein du nuage pollinique fertilisant les individus d'une population ? Une manifestation géographiquement structurée d'un coût silencieux de la restauration voit-elle parallèlement le jour ? De manière plus générale, la variance dans le succès reproducteur mâle estimée au moyen d'une analyse de paternité pourrait aussi, en dehors de l'identité cytoplasmique, être mis en rapport avec des caractéristiques morphologiques, phénologiques et écologiques pour estimer le nombre efficace de donneur de pollen (*p.e.* Dyer *et al.* 2004 ; Robledo-Arnuncio *et al.* 2004b ; García *et al.* 2005 ; Nakanishi *et al.* 2005 ; Oddou-Muratorio *et al.* 2006 ; Gérard *et al.* 2006). A cet égard, l'approche Bayésienne développée par Klein *et al.* (2008) semble ainsi être très prometteuse pour estimer de manière conjointe la courbe de dispersion pollinique et la variance dans le succès reproducteur mâle en utilisant un jeu d'informations phénotypiques ou écologiques géo-référencées (voir aussi Goto *et al.* 2006 ; Robledo-Arnuncio & Austerlitz 2006).

Ces dernières questions amènent aussi à la clarification de l'appellation "population" lorsque l'échantillonnage est effectué. A quelle échelle doit-on se placer pour définir une unité de reproduction chez cette espèce ? La notion de population doit-elle se définir au niveau d'un patch d'individus, où peut-on définir la limite et à quelle échelle placer en pratique un modèle d'évolution de la dynamique d'invasion ou de récession de facteurs cytoplasmiques induisant la stérilité mâle ?

Une grande partie de ces pistes de recherche font actuellement l'objet de la thèse d'Isabelle De Cauwer et du stage de Master 2<sup>ème</sup> année de Benjamin Hornoy soutenu en juin 2008, co-encadrés en collaboration avec Mathilde Dufaÿ. Les premiers résultats semblent très prometteurs et mettent en exergue l'importance de la situation écologique des populations et de la perturbation du milieu dans l'apport de graines migrantes, sur la taille génétique efficace  $N_e$  des populations, et dans la réintroduction de cytoplasmes stérilisant au travers de la banque de graines. Ces premiers résultats soulignent aussi la très faible

dispersion des graines et l'influence de la topographie de la bande côtière qui conduit non seulement à des structures familiales très tranchées à l'échelle de quelques mètres seulement, mais aussi à une structuration géographique de la capacité à produire du pollen viable et fertile chez les hermaphrodites porteurs d'un cytoplasme non stérilisant en fonction des zones où des hermaphrodites restaurés sont présents...

Enfin, j'ai parlé ici essentiellement du succès reproducteur mâle au travers de la détection des événements de pollinisation qui ne sont en réalité que des flux de gènes instantanés. Mais qu'en est-il lorsque l'on se place du point de vue de la valeur sélective associée à la fonction femelle (*p.e.* García *et al.* 2005 ; González-Martínez *et al.* 2006) ? Une limitation pollinique voit-elle le jour lorsqu'un événement de fondation implique uniquement des graines porteuses de cytoplasmes stérilisants ou lorsque la structuration géographique implique des regroupements plus ou moins isolés de femelles (*cf.* McCauley & Taylor 1997) ? Par ailleurs, les attendus théoriques proposés par Laporte *et al.* (2000) concernant l'impact d'une gynodioécie à déterminisme nucléo-cytoplasmique sur la taille efficace  $N_e$  ne sont pas très clairs de mon point de vue. On peut alors se demander, au travers d'une analyse empirique de la variation temporelle de la structure génétique, quel pourrait être l'effet d'une asymétrie dans la taille efficace entre individus femelle et individus hermaphrodites sur la structure génotypique et la diversité génétique de la descendance des générations suivantes (voir aussi Karl 2008). Dans un autre ordre d'idée, quel pourrait être l'effet du degré d'apparentement génétique, de la position spatiale et du nombre de pères différents sur les traits associés à la survie et la fécondité de la progéniture d'une plante mère ? Ces questionnements, très liés à la recherche d'une corrélation de paternité, conduisent à des problématiques plus générales relevant des effets de tailles de populations sur l'évolution de la consanguinité en population naturelle (Dick 2001 ; Hardy *et al.* 2004 ; Byrne *et al.* 2007 ; Isagi *et al.* 2007 ; Pardini & Hamrick 2007).

A très court terme, l'orientation de mes recherches futures concernera aussi l'étude de la structuration géographique de la diversité nucléo-cytoplasmique et de la répartition de la gynodioécie à une échelle géographique beaucoup plus large, celle de la Manche. Un effort de prospection et d'échantillonnage entrepris de 1998 à 2004 nous a permis de constituer une base de données de 85 populations collectées le long des côtes continentales de la Manche et de la mer du Nord, mais aussi des côtes anglaises. Ces populations se répartissent de Burghsluis au Pays-Bas jusqu'à l'île d'Ouessant dans le Finistère pour les côtes continentales, sur les îles anglo-normandes de Jersey, Guernesey et Chausey, et de Ramsgate au Nord-est jusqu'à Land's End sur la pointe de la Cornouaille pour les côtes anglaises. Nous disposons actuellement de données de phénotypage sexuel (200 plantes en moyenne par population) et de données de diversité génétique (50 individus en moyenne par population) portant sur 5 locus microsatellites nucléaires, 4 locus minisatellites mitochondriaux, et les trois cytoplasmes stérilisants les plus communs (E, G et CMS Owen). L'analyse de la structuration génétique permettra d'évaluer l'influence de la structure du paysage au travers des courants marins en reliant les flux de gènes estimés aux modèles généraux d'hydrodynamismes relatifs à la courantologie du système Manche. D'autre part, ces données permettront de mieux retracer l'histoire de colonisations des côtes Nord-Européennes dans un contexte d'ordre biogéographique et de préciser la divergence évolutive pouvant exister entre les populations continentales et anglaises. Enfin, la répartition de la gynodioécie, en particulier la nature des cytoplasmes

stériles, le ratio de femelles, ainsi que le ratio de plantes restaurées sera mis en relation avec les estimations de flux de gènes précédemment estimés. Ce projet de recherche, menée en collaboration étroite avec Pascal Touzet, coordinateur de cet échantillonnage, Virgil Fievet et Mathilde Dufay, nous permettra de proposer des mécanismes expliquant la variation du ratio de femelles entre populations par une dynamique sélective ou un effet métapopulation, en confrontant nos résultats avec les prédictions théoriques existantes.

Enfin, à moyen terme, je souhaiterais mener un projet concernant une analyse comparée de la puissance de trois méthodes d'analyses pour la détection d'un patron d'isolement par la distance. Les processus d'isolement par la distance sont classiquement définis comme une restriction géographique de la distance de dispersion des individus d'une espèce. Un effet d'ordre géographique sur la dispersion résulte ainsi généralement en une augmentation progressive de la différenciation génétique des populations, ceci avec leur éloignement géographique, augmentation dont la linéarité dépendra de l'état d'équilibre du jeu de populations étudié. Une méthode visuelle assez populaire consiste en une régression linéaire des indices de différenciation génétique ( $F_{ST}$ ) par paires de population en fonction de la distance géographique les séparant. La signification de la pente de régression est ensuite généralement appréhendée au moyen de tests impliquant des permutations de Monte Carlo. Cette méthode se place à l'échelle des populations et se fonde sur l'estimation de fréquences alléliques, considérées comme ayant atteint leur distribution à l'équilibre (Slatkin 1993 ; Rousset 1997). Une deuxième méthode fait plutôt intervenir des tests d'assignation fondés sur les génotypes multilocus des individus et le calcul d'une probabilité d'appartenance à telle ou telle population échantillonnée pour un individu donné (Rannala & Mountain 1997). Une troisième alternative pour détecter un processus d'isolement par la distance consiste à utiliser les méthodes d'autocorrélation spatiale uni- ou bidirectionnelles. Ces outils statistiques fondés sur une approche univariée présentent l'avantage de ne pas reposer sur des hypothèses biologiques, au contraire des deux méthodes précédentes (Sokal *et al.* 1978, 1997). Quelques études ont essayé de comparer de manière empirique les apports respectifs de ces méthodes pour dépeindre la structure génétique spatiale de populations (*p.e.* Castric & Bernatchez 2004 ; Rowe & Beebe, 2007 ; Fontaine *et al.* 2007), mais à l'heure actuelle aucun support statistique concret relatif à la puissance statistique et les avantages respectifs quant aux écarts à l'équilibre migration-dérive n'existe concernant les méthodes fondées sur les  $F$ -statistiques, les méthodes d'assignation individuelles et les méthodes d'autocorrélation spatiale. Ce projet, en collaboration avec Vincent Castric et Sylvain Billiard (UMR CNRS 8016), concernera donc une analyse comparée de la puissance de ces trois méthodes au travers de simulations impliquant diverses structures de population à l'équilibre ou non, et des taux de migration variables. Les paramètres testés seront (i) le polymorphisme et le nombre de locus microsatellites utilisés en restant dans des gammes généralement utilisées par les écologistes moléculaires, (ii) le nombre de générations avant et après avoir atteint l'état d'équilibre, et (iii) jusqu'à quel taux de migration un isolement par la distance peut être détecté, au moins sur échelle géographique réduite. Des structures de populations impliquant des modèles en pas japonais en une ou deux dimensions et des modèles impliquant une dispersion contrainte dans l'espace seront confrontés au modèle en îles classique. L'idée de cette approche par simulation pour l'étude de la puissance statistique de

ces 3 méthodes a, en réalité, vu le jour depuis 4 ans dans le cadre de projets de recherches proposés chaque année aux étudiants en 2<sup>ème</sup> année du Master Environnement, option Génétique, Écologie & Évolution pour l'U.E. d'Écologie Moléculaire que je codirige avec Vincent Castric.

## Références bibliographiques

- Alibert, B., Sellier, H. & Souvré, A. 2005 A combined method to study gene flow from cultivated sugar beet to ruderal beets in the glasshouse and open field. *Europ. J. Agronomy* **23**, 195-208.
- Arter, H. E. 1990 Spatial relationship and gene flow paths between populations of the alpine snail *Arianta arbustorum* (Pulmonata: Helicidae). *Evolution* **44**, 966-980.
- Bacles, C. F. E., Lowe, A. J. & Ennos, R. A. 2004 Genetic effects of chronic habitat fragmentation on tree species: the case of *Sorbus aucuparia* in a deforested Scottish landscape. *Mol. Ecol.* **13**, 573-584.
- Bailey, M. F. 2002 A cost of restoration of male fertility in a gynodioecious species, *Lobelia siphilitica*. *Evolution* **56**, 2178-2186.
- Bailey, M. F. & Delph, L. F. 2007 A field guide to models of sex-ratio evolution in gynodioecious species. *Oikos* **116**, 1609-1617.
- Balding, D. J. 2006 A tutorial on statistical methods for population association studies. *Nat. Rev. Genet.* **7**, 781-791.
- Barrett, S. C. H. 2002 The evolution of plant diversity. *Nat. Rev. Genet.* **3**, 274-284.
- Bartsch, D., Lehnen, M., Clegg, J., Pohl-Orf, M., Schuphan, I. & Ellstrand, N. C. 1999 Impact of gene flow from cultivated beet on genetic diversity of wild sea beet populations. *Mol. Ecol.* **8**, 1733-1741.
- Bittencourt, J. V. M. & Sebbenn, A. M. 2007 Patterns of pollen and seed dispersal in a small, fragmented population of the wind-pollinated tree *Araucaria angustifolia* in southern Brazil. *Heredity* **99**, 580-591.
- Bohonak, A. J. 1999 Dispersal, gene flow, and population structure. *Q. Rev. Biol.* **74**, 21-45.
- Bond, J. M., Daniels, R. & Bioret, F. 2005 Genetic diversity in *Crambe maritima* along the English Channel: the role of ocean currents in determining population structure. *Ecography* **28**, 374-384.
- Boudry, P., Mörchen, M., Saumitou-Laprade, P., Vernet, P. & Van Dijk, H. 1993 The origin and evolution of weed beets: consequences for the breeding and release of herbicide resistant transgenic sugar beets. *Theor. Appl. Genet.* **87**, 471-478.
- Boudry, P., Wieber, R., Saumitou-Laprade, P., Pillen, K., Van Dijk, H. & Jung, C. 1994 Identification of RFLP markers closely linked to the bolting gene B and their significance for the study of the annual habit in beets (*Beta vulgaris* L.). *Theor. Appl. Genet.* **88**, 852-858.
- Broquet, T., Ray, N., Petit, E., Fryxell, J. M. & Burel, F. 2006 Genetic isolation by distance and landscape connectivity in the American marten (*Martes americana*). *Landscape Ecol.* **21**, 877-889.
- Byrne, M., Elliott, C. P., Yates, C. & Coates, D. J. 2007 Extensive pollen dispersal in a bird-pollinated shrub, *Calothamnus quadrifidus*, in a fragmented landscape. *Mol. Ecol.* **16**, 1303-1314.
- Campbell, L. G., Snow, A. A. & Ridley, C. E. 2006 Weed evolution after crop gene introgression: greater survival and fecundity of hybrids in a new environment. *Ecol. Lett.* **9**, 1198-1209.
- Campbell, L. G. & Snow, A. A. 2007 Competition alters life history and increases the relative fecundity of crop-wild radish hybrids (*Raphanus* spp.). *New Phytol.* **173**, 648-660.
- Castric, V. & Bernatchez, L. 2004 Individual assignment test reveals differential restriction to dispersal between two salmonids despite no increase of genetic differences with distance. *Mol. Ecol.* **13**, 1299-1312.
- Cavalli-Sforza, L. L. & Edwards, A. W. F. 1967 Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *Am. J. Hum. Genet.* **19**, 233-257.
- Cavalli-Sforza, L. L., Menozzi, P. & Piazza, A. 1994 *The history and geography of human genes*. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press.
- Charlesworth, D. 2003 Effects of inbreeding on the genetic diversity of populations. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* **358**, 1051-1070.
- Cornuet, J.-M. & Luikart, G. 1996 Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* **144**, 2001-2014.
- Couvet, D., Ronce, O. & Gliddon, C. 1998 Maintenance of nucleocytoplasmic polymorphism in a metapopulation: the case of gynodioecy. *Am. Nat.* **152**, 59-70.
- Cuguen, J., Wattier, R., Saumitou-Laprade, P., Forcioli, D., Mörchen, M., Van Dijk, H. & Vernet, P. 1994 Gynodioecy and mitochondrial DNA polymorphism in natural populations of *Beta vulgaris* ssp *maritima*. *Genet. Sel. Evol.* **26**, S87-S101.
- Darmency, H., Vigouroux, Y., Gestat De Garambé, T., Richard-Molard, M. & Muchembled, C. 2007 Transgene escape in sugar beet production fields: data from six years farm scale monitoring. *Environ. Biosafety Res.* **6**, 197-206.

- Delph, L. F., Touzet, P. & Bailey, M. F. 2007 Merging theory and mechanism in studies of gynodioecy. *Trends Ecol. Evol.* **22**, 17-24.
- Desplanque, B. 1999 Betteraves mauvaises herbes et rudérales: diversité génétique, traits d'histoire de vie et flux de gènes au sein du complexe d'espèces cultivées-sauvages *Beta vulgaris* ssp. Thèse de Doctorat. Lille: Université des Sciences et Technologies de Lille 1.
- Desplanque, B., Boudry, P., Broomberg, K., Saumitou-Laprade, P., Cuguen, J. & Van Dijk, H. 1999 Genetic diversity and gene flow between wild, cultivated and weedy forms of *Beta vulgaris* L. (Chenopodiaceae), assessed by RFLP and microsatellite markers. *Theor. Appl. Genet.* **98**, 1194-1201.
- Desplanque, B., Viard, F., Bernard, J., Forcioli, D., Saumitou-Laprade, P., Cuguen, J. & Van Dijk, H. 2000 The linkage disequilibrium between chloroplast DNA and mitochondrial DNA haplotypes in *Beta vulgaris* ssp. *maritima* (L.): the usefulness of both genomes for population genetic studies. *Mol. Ecol.* **9**, 141-154.
- Desplanque, B., Hautekète, N.-C. & Van Dijk, H. 2002 Transgenic weed beet: possible, probable, avoidable? *J. Appl. Ecol.* **39**, 561-571.
- Dick, C. W. 2001 Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **268**, 2391-2396.
- Dufaj, M., Touzet, P., Maurice, S. & Cuguen, J. 2007 Modelling the maintenance of a male fertile cytoplasm in a gynodioecious population. *Heredity* **99**, 349-356.
- Dyer, R. J., Westfall, R. D., Sork, V. L. & Smouse, P. E. 2004 Two-generation analysis of pollen flow across a landscape V: a stepwise approach for extracting factors contributing to pollen structure. *Heredity* **92**, 204-211.
- Ehrlén, J. & Eriksson, O. 2003 Large-scale spatial dynamics of plants: a response to Freckleton & Watkinson. *J. Ecol.* **91**, 316-320.
- Ellstrand, N. C., Prentice, H. C. & Hancock, J. F. 1999 Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **30**, 539-563.
- Ellstrand, N. C. 2003 Current knowledge of gene flow in plants: implications for transgene flow. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* **358**, 1163-1170.
- Ennos, R. A. 1994 Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. *Heredity* **72**, 250-259.
- Ennos, R. A. 2001 Inferences about spatial processes in plant populations from the analysis of molecular markers. In *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context* (ed. J. Silvertown & J. Antonovics), pp. 45-71. Oxford, UK: Blackwell Science Ltd.
- Fontaine, M. C., Baird, S. J. E., Piry, S., Ray, N., Tolley, K. A., Duke, S., Birkun Jr, A., Ferreira, M., Jauniaux, T., Llavona, Á., Öztürk, B., Öztürk, A. A., Ridoux, V., Rogan, E., Sequeira, M., Siebert, U., Vikingsson, G. A., Bouqueneau, J.-M. & Michaux, J. R. 2007 Rise of oceanographic barriers in continuous populations of a cetacean: the genetic structure of harbour porpoises in Old World waters. *BMC Biol.* **5**, 30.
- Forcioli, D., Saumitou-Laprade, P., Valero, M., Vernet, P. & Cuguen, J. 1998 Distribution of chloroplast DNA diversity within and among populations in gynodioecious *Beta vulgaris* ssp. *maritima* (Chenopodiaceae). *Mol. Ecol.* **7**, 1193-1204.
- Freckleton, R. P. & Watkinson, A. R. 2002 Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *J. Ecol.* **90**, 419-434.
- Freckleton, R. P. & Watkinson, A. R. 2003 Are all plant populations metapopulations? *J. Ecol.* **91**, 321-324.
- García, C., Arroyo, J. M., Godoy, J. A. & Jordano, P. 2005 Mating patterns, pollen dispersal, and the ecological maternal neighbourhood in a *Prunus mahaleb* L. population. *Mol. Ecol.* **14**, 1821-1830.
- García, C., Jordano, P. & Godoy, J. A. 2007 Contemporary pollen and seed dispersal in a *Prunus mahaleb* population: patterns in distance and direction. *Mol. Ecol.* **16**, 1947-1955.
- Gepts, P. & Papa, R. 2003 Possible effects of (trans)gene flow from crops on the genetic diversity from landraces and wild relatives. *Environ. Biosafety Res.* **2**, 89-103.
- Gérard, P. R., Klein, E. K., Austerlitz, F., Fernández-Manjarrés, J. F. & Frascaria-Lacoste, N. 2006 Assortative mating and differential male mating success in an ash hybrid zone population. *BMC Evol. Biol.* **6**, 96.
- González-Martínez, S. C., Burczyk, J., Nathan, R., Nanos, N., Gil, L. & Alia, R. 2006 Effective gene dispersal and female reproductive success in Mediterranean maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton). *Mol. Ecol.* **15**, 4577-4588.
- Goto, S., Shimatani, K., Yoshimaru, H. & Takahashi, Y. 2006 Fat-tailed gene flow in the dioecious canopy tree species *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* revealed by microsatellites. *Mol. Ecol.* **15**, 2985-2996.
- Gouyon, P.-H., Vichot, F. & Van Damme, J. M. M. 1991 Nuclear-cytoplasmic male sterility: single point equilibria versus limit cycles *Am. Nat.* **137**, 498-514.
- Gray, A. J. 2005 Hybridization between crops and wild plants in the age of genetic engineering: new risks or new paradigms? *Am. J. Bot.* **92**, 768-771.
- Guillemin, M.-L., Faugeron, S., Destombe, C., Viard, F., Correa, J. A. & Valero, M. 2008 Genetic variation in wild and cultivated populations of the haploid-diploid red alga *Gracilaria chilensis*: how farming practices favor asexual reproduction and heterozygosity. *Evolution* **62**, 1500-1519.
- Guillot, G., Estoup, A., Mortier, F. & Cosson, J.-F. 2005 A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics* **170**, 1261-1280.
- Hamrick, J. L. & Nason, J. D. 1996 Consequences of dispersal in plants. In *Population Dynamics in*

- Ecological Space and Time* (ed. O. E. Rhodes, R. K. Chesser & M. H. Smith), pp. 203-236. Chicago: University of Chicago Press.
- Hardy, O. J., González-Martínez, S. C., Colas, B., Fréville, H., Mignot, A. & Olivieri, I. 2004 Fine-scale genetic structure and gene dispersal in *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). II. Correlated paternity within and among sibships. *Genetics* **168**, 1601-1614.
- Hastings, A. & Harrison, S. 1994 Metapopulation dynamics and genetics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **25**, 167-188.
- Holderegger, R. & Wagner, H. H. 2008 Landscape Genetics. *BioScience* **58**, 199-207.
- Ingvarsson, P. K., Olsson, K. & Ericson, L. 1997 Extinction-recolonization dynamics in the mycophagous beetle *Phalacrus substriatus*. *Evolution* **51**, 187-195.
- Ingvarsson, P. K. & Taylor, D. R. 2002 Genealogical evidence for epidemics of selfish genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **99**, 11265-11269.
- Isagi, Y., Saito, D., Kawaguchi, H., Tateno, R. & Watanabe, S. 2007 Effective pollen dispersal is enhanced by the genetic structure of an *Aesculus turbinata* population. *J. Ecol.* **95**, 983-990.
- Karl, S. A. 2008 The effect of multiple paternity on the genetically effective size of a population. *Mol. Ecol.* **17**, 3973-3977.
- Keller, I. & Largiadèr, C. R. 2003 Recent habitat fragmentation caused by major roads leads to reduction of gene flow and loss of genetic variability in ground beetles. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **270**, 417-423.
- Klein, E. K., Desassis, N. & Oddou-Muratorio, S. 2008 Pollen flow in the wildservice tree, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. IV. Whole interindividual variance of male fecundity estimated jointly with the dispersal kernel. *Mol. Ecol.* **17**, sous presse.
- Lande, R. 1994 Risk of population extinction from fixation of new deleterious mutations. *Evolution* **48**, 1460-1469.
- Laporte, V., Cuguen, J. & Couvet, D. 2000 Effective population sizes for cytoplasmic and nuclear genes in a gynodioecious species: the role of the sex determination system. *Genetics* **154**, 447-458.
- Laporte, V., Viard, F., Bena, G., Valero, M. & Cuguen, J. 2001 The spatial structure of sexual and cytonuclear polymorphism in the gynodioecious *Beta vulgaris* ssp. *maritima*: I/ at a local scale. *Genetics* **157**, 1699-1710.
- Letschert, J. P. W. 1993 *Beta* section *Beta* : biogeographical patterns of variation and taxonomy. *Wageningen Agricultural University Papers* **93**, 1-137.
- Mackay, I. J., Gibson, J. P. & Caligari, P. D. S. 1999 The genetics of selfing with concurrent backcrossing in breeding hybrid sugar beet (*Beta vulgaris altissima* L.). *Theor. Appl. Genet.* **98**, 1156-1162.
- McCauley, D. E. 1994 Contrasting the distribution of chloroplast DNA and allozyme polymorphism among local populations of *Silene alba*: implications for studies of gene flow in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **91**, 8127-8131.
- McCauley, D. E. 1995a The use of chloroplast DNA polymorphism in studies of gene flow in plants. *Trends Ecol. Evol.* **10**, 198-202.
- McCauley, D. E. 1995b Effects of population dynamics on genetics in mosaic landscapes. In *Mosaic Landscapes and Ecological Processes* (ed. L. Hansson, L. Fahrig & G. Merriam), pp. 178-198. London: Chapman & Hall.
- McCauley, D. E. 1998 The genetic structure of a gynodioecious plant: nuclear and cytoplasmic genes. *Evolution* **52**, 255-260.
- McCauley, D. E., Raveill, J. & Antonovics, J. 1995 Local founding events as determinants of genetic structure in a plant metapopulation. *Heredity* **75**, 630-636.
- McCauley, D. E. & Taylor, D. R. 1997 Local population structure and sex ratio: evolution in gynodioecious plants. *Am. Nat.* **150**, 406-419.
- McRae, B. H. 2006 Isolation by resistance. *Evolution* **60**, 1551-1561.
- Mercer, K. L., Wyse, D. L. & Shaw, R. G. 2006 Effects of competition on the fitness of wild and crop-wild hybrid sunflower from a diversity of wild populations and crop lines. *Evolution* **60**, 2044-2055.
- Michels, E., Cottenie, K., Neys, L., De Gelas, K., Coppin, P. & De Meester, L. 2001 Geographical and genetic distances among zooplankton populations in a set of interconnected ponds: a plea for using GIS modelling of the effective geographical distance. *Mol. Ecol.* **10**, 1929-1938.
- Murren, C. J. 2003 Spatial and demographic population genetic structure in *Catsetum viridiflavum* across a human-disturbed habitat. *J. Evol. Biol.* **16**, 333-342.
- Nakanishi, A., Tomaru, N., Yoshimaru, H., Manabe, T. & Yamamoto, S. 2005 Interannual genetic heterogeneity of pollen pools accepted by *Quercus salicina* individuals. *Mol. Ecol.* **14**, 4469-4478.
- Nei, M., Maruyama, T. & Chakraborty, R. 1975 The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution* **29**, 1-10.
- Oddou-Muratorio, S., Petit, R. J., Le Guerroue, B., Guesnet, D. & Demesure, B. 2001 Pollen versus seed-mediated gene flow in a scattered forest tree species. *Evolution* **55**, 1123-1135.
- Oddou-Muratorio, S., Klein, E. K., Demesure-Musch, B. & Austerlitz, F. 2006 Real-time patterns of pollen flow in the wild-service tree, *Sorbus terminalis* (Rosaceae). III. Mating patterns and the ecological maternal neighborhood. *Am. J. Bot.* **93**, 1650-1659.
- Oden, N. L. & Sokal, R. R. 1986 Directional autocorrelation: an extension of spatial correlograms to two dimensions. *Syst. Zool.* **35**, 608-617.
- Olson, M. S. & McCauley, D. E. 2002 Mitochondrial DNA diversity, population structure, and gender association in the gynodioecious plant *Silene vulgaris*. *Evolution* **56**, 253-262.

- Owen, F. V. 1942 Inheritance of cross- and self-sterility and self-fertility in *Beta vulgaris*. *J. Agric. Res.* **64**, 679-698.
- Owen, F. V. 1945 Cytoplasmically inherited male-sterility in sugar beets. *J. Agric. Res.* **71**, 423-440.
- Pannell, J. R. & Charlesworth, B. 2000 Effects of metapopulation processes on measures of genetic diversity. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* **355**, 1851-1864.
- Pardini, E. & Hamrick, J. L. 2007 Hierarchical patterns of paternity within crowns of *Albizia julibrissin* (Fabaceae). *Am. J. Bot.* **94**, 111-118.
- Petit, E. & Mayer, F. 1999 Male dispersal in the noctule bat (*Nyctalus noctula*): where are the limits? *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **266**, 1717-1722.
- Petit, R. J., Csaikl, U. M., Bordács, S., Burg, K., Coart, E., Cottrell, J., van Dam, B. & Deans, J. D. *et al.* 2002 Chloroplast DNA variation in European white oaks: phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest Ecol. Manag.* **156**, 5-26.
- Porcher, E. & Lande, R. 2005 Loss of gametophytic self-incompatibility with evolution of inbreeding depression. *Evolution* **59**, 46-60.
- Pritchard, J. K., Stephens, M. & Donnelly, P. 2000 Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**, 945-959.
- Rannala, B. & Mountain, J. L. 1997 Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **94**, 9197-9201.
- Raybould, A. F., Goudet, J., Mogg, R. J., Gliddon, C. J. & Gray, A. J. 1996 Genetic structure of a linear population of *Beta vulgaris* ssp. *maritima* (sea beet) revealed by isozyme and RFLP analysis. *Heredity* **76**, 111-117.
- Raybould, A. F., Mogg, R. J. & Gliddon, C. J. 1997 The genetic structure of *Beta vulgaris* ssp. *maritima* (sea beet) populations. II. Differences in gene flow estimated from RFLP and isozyme loci are habitat-specific. *Heredity* **78**, 532-538.
- Raybould, A. F., Mogg, R. J., Aldam, C., Gliddon, C. J., Thorpe, R. S. & Clarke, R. T. 1998 The genetic structure of sea beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) populations. III. Detection of isolation by distance at microsatellite loci. *Heredity* **80**, 127-132.
- Raybould, A. F., Clarke, R. T., Bond, J. M., Welters, R. E. & Gliddon, C. J. 2002 Inferring patterns of dispersal from allele frequency data. In *Dispersal Ecology* (ed. J. M. Bullock, R. E. Kenward & R. S. Hails), pp. 89-110. Oxford, UK: Blackwell Science Ltd.
- Reynolds, J., Weir, B. S. & Cockerham, C. C. 1983 Estimation of the coancestry coefficient: basis for a short-term genetic distance. *Genetics* **105**, 767-779.
- Ritland, K. 2002 Extensions of models for the estimation of mating systems using *n* independent loci. *Heredity* **88**, 221-228.
- Robledo-Arnuncio, J. J., Alia, R. & Gil, L. 2004a Increased selfing and correlated paternity in a small population of a predominantly outcrossing conifer, *Pinus sylvestris*. *Mol. Ecol.* **13**, 2567-2577.
- Robledo-Arnuncio, J. J., Smouse, P. E., Gil, L. & Alia, R. 2004b Pollen movement under alternative silvicultural practices in native populations of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in central Spain. *Forest Ecol. Manag.* **197**, 245-255.
- Robledo-Arnuncio, J. J. & Austerlitz, F. 2006 Pollen dispersal in spatially aggregated populations. *Am. Nat.* **168**, 500-511.
- Rousset, F. 1997 Genetic differentiation and estimation of gene flow from *F*-Statistics under isolation by distance. *Genetics* **145**, 1219-1228.
- Rowe, G. & Beebee, T. J. C. 2007 Defining population boundaries: use of three Bayesian approaches with microsatellite data from British natterjack toads (*Bufo calamita*). *Mol. Ecol.* **16**, 785-796.
- Salomon, J.-C. & Breton, M. 1993 An atlas of long-term currents in the Channel. *Oceanol. Acta* **16**, 439-448.
- Saumitou-Laprade, P., Cuguen, J. & Vernet, P. 1994 Cytoplasmic male sterility in plants: molecular evidence and the nucleo-cytoplasmic conflict. *Trends Ecol. Evol.* **9**, 431-435.
- Sester, M., Dürr, C., Darmency, H. & Colbach, N. 2006 Evolution of weed beet (*Beta vulgaris* L.) seed bank: quantification of seed survival, dormancy, germination and pre-emergence growth. *Europ. J. Agronomy* **24**, 19-25.
- Sester, M., Dürr, C., Darmency, H. & Colbach, N. 2007 Modelling the effects of cropping systems on the seed bank dynamics and the emergence of weed beet. *Ecol. Modelling* **204**, 47-58.
- Sester, M., Tricault, Y., Darmency, H. & Colbach, N. 2008 GeneSys-Beet: A model of the effects of cropping systems on gene flow between sugar beet and weed beet. *Field Crops Res.* **107**, 245-256.
- Slatkin, M. 1987 Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* **236**, 787-792.
- Slatkin, M. 1993 Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* **47**, 264-279.
- Slatkin, M. 1994 Gene flow and population structure. In *Ecological Genetics* (ed. L. A. Real), pp. 3-17. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Sokal, R. R. & Oden, N. L. 1978 Spatial autocorrelation in biology 1. Methodology. *Biol. J. Linn. Soc.* **10**, 199-228.
- Sokal, R. R., Oden, N. L. & Thomson, B. A. 1997 A simulation study of microevolutionary inferences by spatial autocorrelation analysis. *Biol. J. Linn. Soc.* **60**, 73-93.
- Sørensen, B. S., Kiaer, L. P., Jørgensen, R. B. & Hauser, T. P. 2007 The temporal development in a hybridizing population of wild and cultivated chicory (*Cichorium intybus* L.). *Mol. Ecol.* **16**, 3292-3298.
- Städler, T. & Delph, L. F. 2002 Ancient mitochondrial haplotypes and evidence for intragenic recombination in a gynodioecious plant. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **99**, 11730-11735.



- Stewart Jr, C. N., Halfhill, M. D. & Warwick, S. I. 2003 Transgene introgression from genetically modified crops to their wild relatives. *Nat. Rev. Genet.* **4**, 806-817.
- Storfer, A., Murphy, M. A., Evans, J. S., Goldberg, C. S., Robinson, S., Spear, S. F., Dezzani, R., Delmelle, E., Vierling, L. & Waits, L. P. 2007 Putting the 'landscape' in landscape genetics. *Heredity* **98**, 128-142.
- Takeda, S. & Matsuoka, M. 2008 Genetic approaches to crop improvement: responding to environmental and population changes. *Nat. Rev. Genet.* **9**, 444-457.
- Van Dijk, H. 2004 Gene exchange between wild and crop in *Beta vulgaris*: how easy is hybridization and what will happen in later generations? In *Introgression from Genetically Modified Plants into Wild Relatives and its Consequences* (ed. H. C. M. Den Nijs, D. Bartsch & J. Sweet), pp. 53-69. Oxfordshire, UK: CABI publishers, Inc.
- Viard, F., Bernard, J. & Desplanque, B. 2002 Crop-weed interactions in the *Beta vulgaris* complex at a local scale: allelic diversity and gene flow within sugar beet fields. *Theor. Appl. Genet.* **104**, 688-697.
- Wade, M. J. & McCauley, D. E. 1988 Extinction and recolonization: their effects on the genetic differentiation of local populations. *Evolution* **42**, 995-1005.
- Wagmann, K. 2008 La dispersion des graines dans le temps (dormance) et dans l'espace chez la betterave maritime (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) : quel potentiel évolutif pour répondre au changement climatique global ? Thèse de Doctorat. Lille: Université des Sciences et Technologies de Lille 1.
- Waples, R. S. & Gaggiotti, O. E. 2006 What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Mol. Ecol.* **15**, 1419-1439.
- Warwick, S. I., Légère, A., Simard, M.-J. & James, T. 2008 Do escaped transgenes persist in nature? The case of an herbicide resistance transgene in a weedy *Brassica rapa* population. *Mol. Ecol.* **17**, 1387-1395.
- Whitlock, M. C. & McCauley, D. E. 1990 Some population genetic consequences of colony formation and extinction: genetic correlations within founding groups. *Evolution* **44**, 1717-1724.
- Wright, S. 1931 Evolution in mendelian populations. *Genetics* **16**, 97-159.
- Wright, S. 1943 Isolation by distance. *Genetics* **28**, 114-138.
- Wright, S. 1946 Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics* **31**, 39-59.
-



## **Résumé :**

Ce document résume les activités de recherche et d'enseignement que j'ai menées au sein de l'UMR CNRS 8016 de l'Université des Sciences et Technologies de Lille – Lille 1. La première partie du rapport scientifique présente l'étude des relations entre compartiments sauvages et cultivés du complexe d'espèce *Beta* avec un focus sur la mise en place de flux géniques entre les différentes formes de betteraves sauvages, mauvaises-herbes et cultivées. L'évolution de certains traits d'histoires de vie potentiellement sélectionnables dans le cadre très particulier de l'agrosystème y est également abordée. Il est ainsi montré que la dispersion accidentelle des graines liée aux activités humaines semble le déterminant majeur dans la possibilité d'introgession entre compartiments cultivés et sauvages. Concernant la dynamique d'invasion de facteurs génétiques, l'autofécondation héritée du compartiment cultivé semble contre-sélectionnée au cours du temps, au contraire de la faculté de monter à fleur sans besoin de vernalisation. Dans une seconde partie, l'accent est mis sur l'importance de la dispersion des graines et du pollen en population naturelle sur la dynamique d'un système de reproduction particulier : la gynodioécie. L'étude de la répartition géographique de facteurs cytoplasmiques stérilisants et de leurs niveaux de restauration de la fertilité mâle montre ainsi la nécessité d'une prise en compte des événements de fondation, de la structure spatiale de la diversité génétique nucléo-cytoplasmique, du coût de la restauration et des patrons de flux géniques pour comprendre l'évolution de la gynodioécie. Les perspectives de ce document de synthèse portent sur la nécessité d'une approche complémentaire de Biologie des Populations, d'Écologie et de Génétique des Populations pour la compréhension de l'évolution de ce système de reproduction.

## **Abstract :**

This manuscript presents what I have achieved in the UMR CNRS 8016 at the University of Lille 1. The synthesis of my research activities first focuses on the interactions between wild and cultivated relatives in the *Beta vulgaris* species complex. Through a population genetics structure analysis, our results point out the key role of a long-lived seed bank and highlight support for gene flow via human-mediated long-distance seed dispersal events. With respect to the evolution of life history traits under the agroecosystem constraints in weed beets, selfing appears to be counter-selected presumably because of a strong inbreeding depression. In contrast, early bolting ability, allowing weed beets to reproduce during the crop season, seems to be positively selected for. The second part of this research synthesis deals with the evolution of a particular breeding system: gynodioecy. Bringing together studies of nucleo-cytoplasmic genetic diversity, direct measures of male fitness and a detailed description of the occurrence of cytoplasmic male sterility in wild populations, we showed the crucial interplay between patterns of gene flow through seed and pollen dispersal and the dynamics of gynodioecy. Finally, this manuscript presents some perspectives in regard to the need of population biology, ecology and population genetics as complementary approaches to gain further insights in the understanding of the evolution of sex ratios in structured populations.