

# Gestion de la diversité génétique pour la conservation *in situ* des espèces végétales

## Synthèse des principes fondamentaux et préconisations

Document réalisé par :

Eric Imbert  
Juliette Ducrettet  
Sandrine Maurice

Institut des Sciences de l'Evolution  
Université de Montpellier



Document réalisé avec le soutien de



## CITATION RECOMMANDÉE :

IMBERT E., DUCRETTET J., MAURICE S. (2021) *Gestion de la diversité génétique pour la conservation in situ des espèces végétales - Synthèse des principes fondamentaux et préconisations*. RAPPORT INÉDIT. INSTITUT DES SCIENCES DE L'ÉVOLUTION, UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER RESEDA-FLORE. 24 P.

DATE DE PUBLICATION Avril 2021

PHOTO COUVERTURE : *Iris lutescens*, Saint-Jean de Serre (Gard), Eric Imbert

## RELECTURE :

Katia Diadema – Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles  
Clara Gritti - Conservatoire Botanique National Méditerranéen de Porquerolles  
Sophie Roy – France Nature Environnement Loire  
Manon Ducrettet – Conservatoire des Espaces Naturels Corse  
Erwan Kerbiriou – Institut des Sciences de l'Évolution Université de Montpellier

Les noms des espèces citées sont ceux utilisés par les auteurs dans les publications originales.

Ce travail a été réalisé dans le cadre du programme RENPOP financé par l'OFB.

## SOMMAIRE

Introduction.....	p. 2
Partie 1 : Effets des différentes forces évolutives et de leurs interactions	
1-1. La dérive.....	p. 4
1-2. La sélection et la dérive.....	p. 7
1-3. La migration et la dérive.....	p. 9
1-4. La migration et la sélection.....	p. 12
Partie 2 : Système de reproduction	
2-1. Allofécondation et autofécondation.....	p. 14
2-2. Consanguinité et apparentement.....	p. 16
2.3 Consanguinité intra-individuelle et intrapopulation.....	p. 17
2-4. La dépression de consanguinité.....	p. 18
Conclusion.....	p. 19
Références bibliographiques.....	p. 21

## Introduction

Le déclin d'une espèce végétale est un processus démographique dont les causes les plus fréquentes sont des actions directes sur les individus (destruction, prélèvement) ou sur les habitats, processus démographique dont le seul état stable est l'extinction de la population. Les mesures de gestion conduites *in situ* sont donc essentiellement en lien avec une gestion appropriée de l'habitat pour maintenir un effectif démographique suffisamment important, effectif souvent estimé par le nombre de plants en fleurs (voir Bonnet *et al.* 2015 pour un exemple de protocole complet). Dans le cas des destructions d'habitats d'espèces protégées, la translocation des individus est prévue dans le cadre des mesures réglementaires.

Les menaces plus globales, comme celles associées aux changements climatiques, nécessitent de réfléchir à des nouvelles mesures de gestion. Par exemple, pour la gestion des cultures forestières, le déplacement volontaire d'une espèce dans un territoire situé en dehors de son aire actuelle de distribution, mais potentiellement favorable dans le futur, est une mesure possible. Cette gestion, dite de migration assistée, peut aussi s'appliquer à des individus qui présentent des traits d'intérêt comme la résistance à la sécheresse (Aitken & Bemmels 2016). Cette approche, limitée par bien des aspects et controversée, est peu envisageable pour l'ensemble des espèces végétales. Une autre piste de réflexion est celle des micro-refuges qui consiste à définir, dans l'aire de répartition actuelle d'une espèce donnée, des zones ayant des micro-climats où les effets du réchauffement climatique seraient moins importants. L'approche est valable pour des espèces avec des aires de répartition suffisamment vastes pour que des zones de micro-climats puissent y être trouvées. Pour les espèces à aire de répartition restreinte, les micro-endémiques par exemple, une combinaison des deux approches est possible mais la mise en œuvre semble difficile.

Ces approches concernent des espèces pour lesquelles le climat joue un rôle essentiel sur la dynamique des populations (Hylander *et al.* 2015). D'autres facteurs, comme le déclin des pollinisateurs, affectent aussi les dynamiques écologiques et évolutives des espèces végétales (Weller 1994, Thomann *et al.* 2013). Dans la mesure où vouloir gérer l'ensemble des axes de la niche écologique des espèces semble illusoire, une autre approche à considérer est celle du maintien de la capacité des populations naturelles à répondre aux changements environnementaux. Sur le long terme, cette capacité dépend de leur variance génétique. Le maintien de la diversité génétique dans les populations naturelles est un objectif reconnu dans la Stratégie Nationale pour la Diversité 2011-2020, mais l'opérationnalité reste floue (SNB 2011-2020, Objectif 4).

L'objectif de ce document est de synthétiser les préconisations majeures en génétique de la conservation, discipline dont le but premier est de proposer des actions de gestion pour conserver les espèces non pas sous leur forme

statique mais comme des entités dynamiques capables d'évoluer et de faire face à des changements environnementaux. En ce sens, la génétique de la conservation a deux objectifs principaux :

- \* Limiter la fixation d'allèles délétères, fixation qui se produit plus facilement dans des populations de petite taille.

- \* Conserver de la diversité génétique, caractéristique nécessaire pour que la population puisse évoluer, répondre aux contraintes environnementales et donc persister sur le long terme.

Ce document n'est pas un guide de recommandations opérationnelles pour la gestion *in situ*, mais une synthèse d'éléments à prendre en considération. Il s'appuie sur un certain nombre d'apports théoriques de la génétique des populations. Les références ont été limitées au strict nécessaire. Les approfondissements sont possibles à partir des références données en fin de document.

## Partie 1 - Effets des différentes forces évolutives et de leurs interactions

### 1-1. La dérive

La dérive est la fluctuation aléatoire des fréquences alléliques due à l'effet d'échantillonnage des gamètes à chaque événement de reproduction. Cette fluctuation est d'autant plus forte que la taille d'une population et donc le nombre de gamètes échantillonnés sont faibles (Figure 1). Les conséquences principales sont une perte d'allèles plus rapide dans les petites populations et une différenciation plus rapide entre les petites populations d'une espèce.

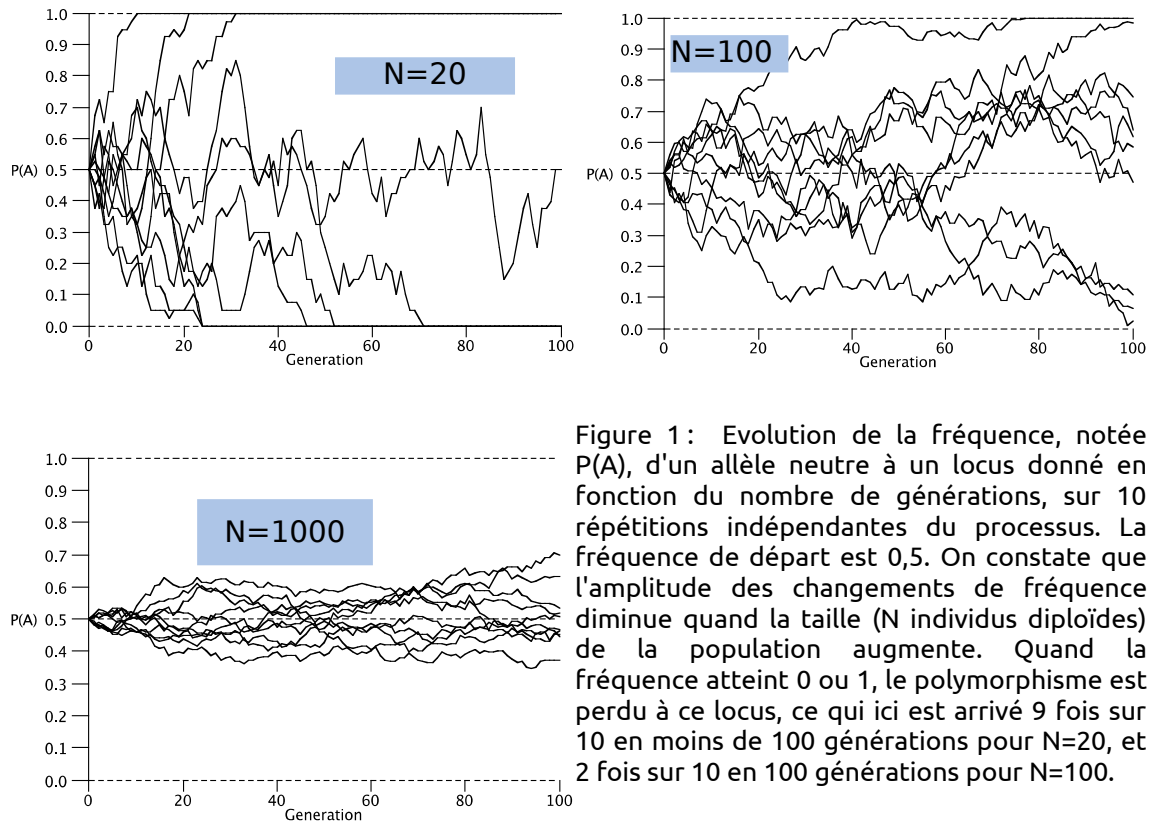


Figure 1: Evolution de la fréquence, notée  $P(A)$ , d'un allèle neutre à un locus donné en fonction du nombre de générations, sur 10 répétitions indépendantes du processus. La fréquence de départ est 0,5. On constate que l'amplitude des changements de fréquence diminue quand la taille ( $N$  individus diploïdes) de la population augmente. Quand la fréquence atteint 0 ou 1, le polymorphisme est perdu à ce locus, ce qui ici est arrivé 9 fois sur 10 en moins de 100 générations pour  $N=20$ , et 2 fois sur 10 en 100 générations pour  $N=100$ .

Il est important de noter que la dérive dépend du nombre de gamètes échantillonnés et du mode d'échantillonnage des gamètes. Ainsi, les illustrations de la figure 1 ont été obtenues en utilisant une situation idéale où les gamètes sont tirés aléatoirement parmi tous les individus de la population. Dans la réalité, certains individus ont des capacités reproductives plus importantes que d'autres. Le nombre de plantes en fleurs dans une population n'est pas nécessairement représentatif. La dérive nécessite donc de définir un nouveau paramètre, la **taille efficace**, notée  $N_e$  (*effective size*), qui tient compte du nombre d'individus qui participent réellement à la reproduction. Par exemple, chez une plante allogame et entomogame, les individus isolés

recevront peu de visites d'insectes et leur contribution à la reproduction sera faible, voire nulle (voir l'exemple de *Aconitum napellus*, LeCadre *et al.* 2008). Pour des espèces longévives, la taille efficace est aussi affectée par la variance de l'âge à la première reproduction et de la durée de vie, mais surtout par la variance du succès reproducteur (*i.e.* nombre de descendants) entre événements de reproduction (Waples *et al.* 2011).

La taille efficace détermine les variations temporelles de la diversité mesurée par l'hétérozygotie attendue (voir paragraphe 2.2) dans une population selon la relation :  $H_{t+1} = (1-1/2Ne) H_t$ . Ainsi, une population de taille efficace  $Ne=50$  est suffisante pour un maintien de la diversité génétique sur quelques dizaines de générations,  $Ne$  devant approcher 500 individus pour un maintien sur plusieurs centaines de générations. Pour conserver la variance génétique de traits phénotypiques (taille, date de floraison...) ayant une base génétique plus ou moins complexe, une taille efficace comprise entre 500 et 5000 individus est suggérée (Allendorf & Luikart 2007). Plusieurs caractéristiques d'une espèce modifient le rapport entre taille efficace et effectif démographique (Tableau 1). Cependant, pour une même espèce, en moyenne les populations les plus grandes démographiquement sont aussi celles avec une taille efficace plus importante. En conséquence, une relation positive entre diversité génétique et effectif démographique des populations est souvent observée.

Tableau 1: Facteurs influençant la taille efficace d'une population par rapport à son effectif démographique. Par exemple, l'autofécondation diminue la taille efficace comparativement à l'allofécondation. Des facteurs peuvent se compenser, par exemple une augmentation du temps de génération augmente en général la variance du succès reproducteur sur la totalité de la vie en raison d'une mortalité aléatoire survenant plus ou moins tôt (Vitalis *et al.* 2004. Lee *et al.* 2011).

<b>Caractéristique des espèces</b>	<b>Effet sur la taille efficace</b>
Reproduction	
Autofécondation	Diminution
Sex ratio inégal	Diminution
Variance du succès reproducteur	Diminution
Cycle de vie	
Pérenne	Augmentation
Présence d'une banque de graines persistante	Augmentation

L'estimation de la taille efficace dans les populations naturelles est le sujet de nombreux travaux théoriques, et aucune méthode n'est satisfaisante. Les quelques exemples d'application de ces méthodes montrent que la taille efficace est largement inférieure à la taille démographique (voir par exemple Glémin *et al.* 2005 chez *Brassica insularis*, Andrello *et al.* 2012 chez *Dracocephalum austriacum*). En général, la taille efficace est estimée être comprise entre la moitié et un dixième de la taille réelle.

Dans les populations naturelles, la taille efficace peut être estimée à partir du nombre d'individus en fleurs en corrigeant par la variance du succès

reproducteur. De manière pratique, lors des suivis de populations, il faut renseigner le nombre d'individus en fleurs (qui représente le nombre de reproducteurs potentiels) mais aussi le nombre de fleurs par individu (ou d'inflorescences pour les espèces à inflorescence condensée comme les Apiacées, les Astéracées...), et le ratio fruits matures/fleurs produites. Pour les deux derniers paramètres, il n'est pas nécessaire de mesurer tous les individus de la population (sauf si la population est de petite taille,  $N < 30$ ), un échantillon est suffisant. Enfin, pour les espèces qui présentent des fluctuations démographiques importantes, les années à faible effectif ont un poids important dans la perte de diversité par dérive. Il est donc important de suivre les populations pendant plusieurs années.



## 1.2. La sélection et la dérive

Dans les populations de taille infinie, la sélection va faire augmenter en fréquence les allèles donnant une meilleure valeur sélective aux individus les portant et ce jusqu'à la fixation des allèles. La sélection est donc en général une source de perte de diversité. Dans la réalité, les tailles de populations sont finies et la dérive pourra empêcher la sélection d'agir, et ce à nouveau d'autant plus que les populations sont petites (Figures 2 et 3).

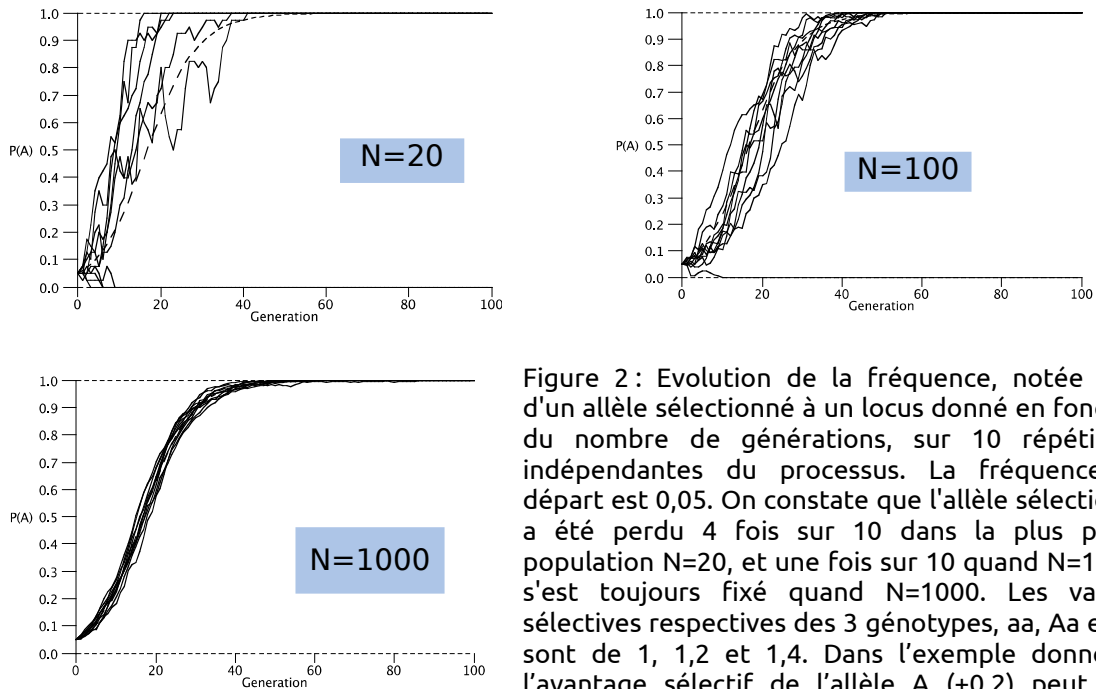


Figure 2 : Evolution de la fréquence, notée  $P(A)$ , d'un allèle sélectionné à un locus donné en fonction du nombre de générations, sur 10 répétitions indépendantes du processus. La fréquence de départ est 0,05. On constate que l'allèle sélectionné a été perdu 4 fois sur 10 dans la plus petite population  $N=20$ , et une fois sur 10 quand  $N=100$ . Il s'est toujours fixé quand  $N=1000$ . Les valeurs sélectives respectives des 3 génotypes,  $aa$ ,  $Aa$  et  $AA$  sont de 1, 1,2 et 1,4. Dans l'exemple donné ici, l'avantage sélectif de l'allèle  $A$  (+0,2) peut être considéré comme très fort.

Les conséquences d'une petite taille de population sont la perte éventuelle d'un allèle même s'il est favorisé par la sélection (Figure 2), et au contraire, la fixation possible d'un allèle délétère, même rare au départ (Figure 3).

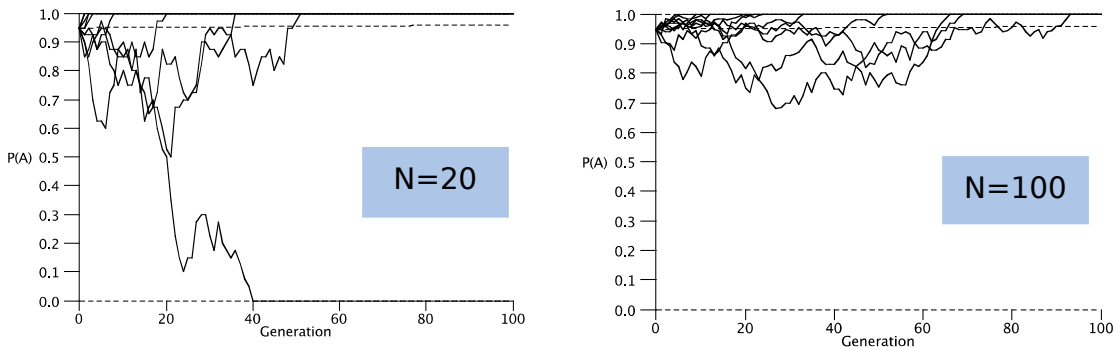


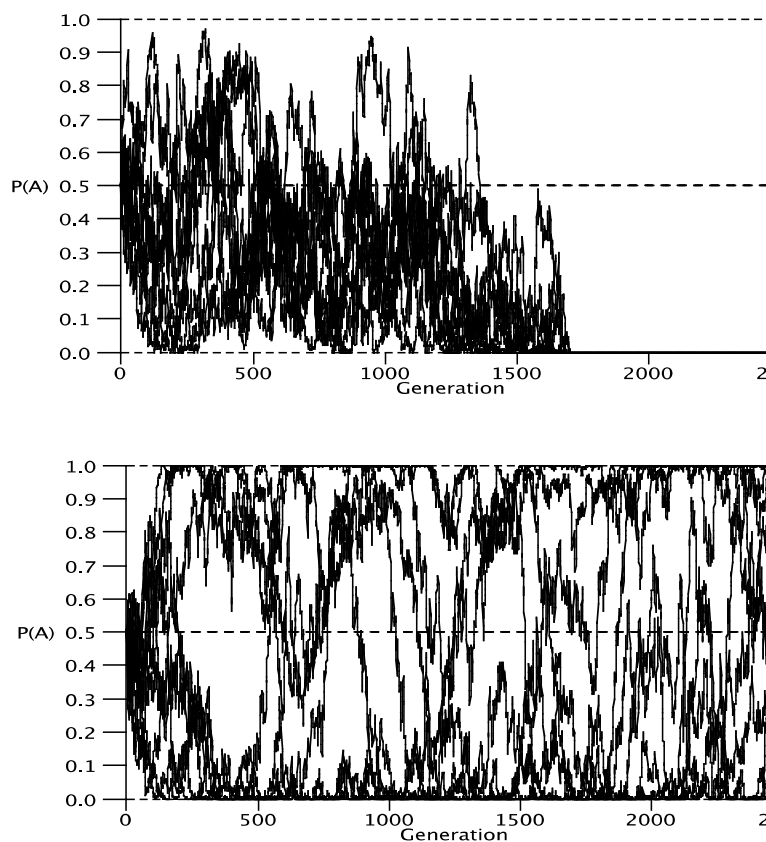
Figure 3 : Evolution de la fréquence d'un allèle sélectionné à un locus donné en fonction du nombre de générations, sur 10 répétitions indépendantes du processus. La fréquence  $p(A)$  initiale est 0,95 ; l'allèle délétère  $a$  est donc rare. On constate que l'allèle sélectionné a été perdu 1 fois sur 10 dans la plus petite population  $N=20$ , l'allèle délétère a donc été fixé. Les valeurs sélectives respectives des 3 génotypes,  $aa$ ,  $Aa$  et  $AA$  sont de 0,95, 1 et 1. Dans l'exemple donné ici, l'avantage sélectif de l'allèle  $A$  peut être considéré comme assez faible.

Lorsque l'on s'intéresse aux traits phénotypiques (morphologie, phénologie), la variance est aussi affectée par la taille efficace. Cependant, en fonction du déterminisme génétique du trait, la dynamique temporelle de la diminution de la variance est différente de celle observée pour des locus simples, neutres ou sous sélection. En effet, les phénotypes sont souvent l'expression de la combinaison de plusieurs gènes. La dérive affecte aussi les associations entre les allèles de chacun des locus, générant des associations non aléatoires entre ces allèles (déséquilibre de liaison). La conséquence pratique est que la perte de polymorphisme observée pour des marqueurs génétiques neutres, comme les microsatellites ou autres séquences d'ADN, ne se fait pas avec la même dynamique temporelle que celle observée pour des traits phénotypiques sous déterminisme génétique complexe. Sur le long terme, la situation d'équilibre est la même avec une absence de polymorphisme. Ceci est un élément important car on observe des situations où les populations présentent de la diversité pour des traits phénotypiques malgré une faible diversité génétique des marqueurs neutres. En outre, la plasticité phénotypique, c'est-à-dire la capacité d'un même génotype à produire des phénotypes différents selon les conditions environnementales, peut expliquer une partie de la variabilité phénotypique observée dans les populations naturelles (voir Noël et al. 2007 chez *Ranunculus nodiflorus*).

### 1.3. La dérive et la migration

La dérive faisant évoluer les fréquences alléliques dans chaque population de manière indépendante aura aussi pour conséquence une différenciation de ces populations. Cet effet de la dérive sur la distribution spatiale de la diversité génétique est bien observé chez les espèces présentant une dynamique d'extinction-recolonisation importante, comme les espèces pionnières (Wade & McCauley 1988). A l'inverse, la migration, *i.e.* les flux de gènes par le pollen et les graines, homogénéise les fréquences alléliques entre populations, donc diminuer la différenciation entre populations (Figure 4). Le taux de migration, noté  $m$ , doit être considéré comme une immigration efficace. Par exemple, un taux de  $m=0,01$  correspond à une situation où à chaque événement de reproduction dans une population donnée, un individu sur 100 provient d'une autre population.

Figure 4 Evolution de la fréquence d'un allèle neutre à un locus donné en fonction du nombre de générations dans un système de dix populations chacune de taille  $N=100$  couplées par un taux de migration  $m=0,01$  (en haut) ou  $m=0,001$  (en bas). La fréquence  $P(A)$  initiale est de 0,5 dans chaque population. Lorsque le taux de migration par génération est de 1% (en haut), les populations restent longtemps polymorphes mais finissent par fixer toutes le même allèle. Lorsque le taux de migration est de 0,1% (en bas), la fréquence de A est proche de 0 ou 1 dans chaque population, c'est-à-dire qu'elles sont peu ou pas polymorphes mais globalement les deux allèles, et donc le polymorphisme, sont conservés sur l'ensemble du système.



Il est important de noter que le taux de migration ( $m$ ) est à mettre en lien avec la taille efficace de la population ( $N_e$ ). Dans les faits, le paramètre important est le produit de ces deux valeurs ( $mN_e$ ), et il existe une relation forte entre le niveau de différenciation entre populations ( $F_{st}$ ) et le produit  $mN_e$ :

$$F_{st} \approx \frac{1}{1 + 4mN_e}$$

Le paramètre  $F_{st}$  est un paramètre fondamental en génétique des populations puisqu'il représente la part de la diversité génétique qui est répartie entre les populations d'une même espèce, variant de 0 (absence totale de différenciation) à 1 (divergence totale, valeur théorique puisque si divergence totale alors ce sont des espèces différentes). Lorsque les échanges entre populations sont importants ( $mN_e$  important), il y a peu de différenciation entre populations ( $F_{st}$  faible) et la diversité est essentiellement présente dans les populations. A l'inverse, si la migration est faible et la dérive importante, les populations sont fortement différenciées ( $F_{st}$  fort) et chaque population présente une diversité originale. Cependant, l'importance de la migration et de la dérive ne peuvent s'estimer que relativement l'une par rapport à l'autre. Cet équilibre entre la migration et la dérive est classiquement illustré par le modèle d'isolement par la distance (*isolation by distance*, Rousset 1997, Figure 5). Ce modèle prédit une augmentation de la différenciation génétique avec la distance géographique entre populations. Il permet aussi de quantifier l'échelle géographique à laquelle se font les échanges de gènes au sein d'une espèce. Par exemple, dans le cas du Sabot de Vénus (Figure 5), l'absence d'isolement par la distance et les faibles valeurs de  $F_{st}$  suggèrent des flux de gènes importants à l'échelle de l'étude (moyenne de 70 km, Brzosko *et al.* 2009). Pour l'Aster des Pyrénées, l'absence de relation entre distances génétiques et géographiques, malgré des valeurs importantes de  $F_{st}$ , suggère un effet de dérive dû à un isolement récent des populations (Escavara *et al.* 2011).

La relation entre  $F_{st}$  et  $mN_e$  apporte un élément contre-intuitif : l'effet du nombre de migrants sur le  $F_{st}$  ne dépend pas de la taille de la population d'accueil ( $N_e$ ). Autrement dit, l'effet du nombre de migrants dépend de leur nombre, et non de leur proportion. Par exemple, si on apporte 1 individu par génération dans une population de taille  $N_e=99$ , le taux de migration est donc de 1 % et le produit  $mN_e = 1$ . On obtient le même niveau de différenciation ( $F_{st} \approx 1/5 = 0,2$ ) avec 1 individu dans une population de taille  $N_e=999$ , le taux de migration est alors de 0,1 % mais le produit  $mN_e$  reste de 1. Cette relation, étudiée par de nombreuses prédictions théoriques, suggère qu'un migrant par génération est suffisant pour limiter les effets de la dérive (Storfer 1999), ce qui a donné la règle du *One Migrant Per Generation* (OMPG). La pertinence de cette recommandation dépend de nombreuses conditions d'application des modèles théoriques. De manière pratique, il est conseillé de considérer entre 1 et 10 migrants par génération (Mills & Allendorf 1996). Pour les plantes, la migration par flux de pollen ou de graines a des effets identiques (Lopez *et al.* 2008), on peut donc indifféremment apporter du pollen (soit directement, soit en apportant des plantes en fleur) ou des graines dans une population.

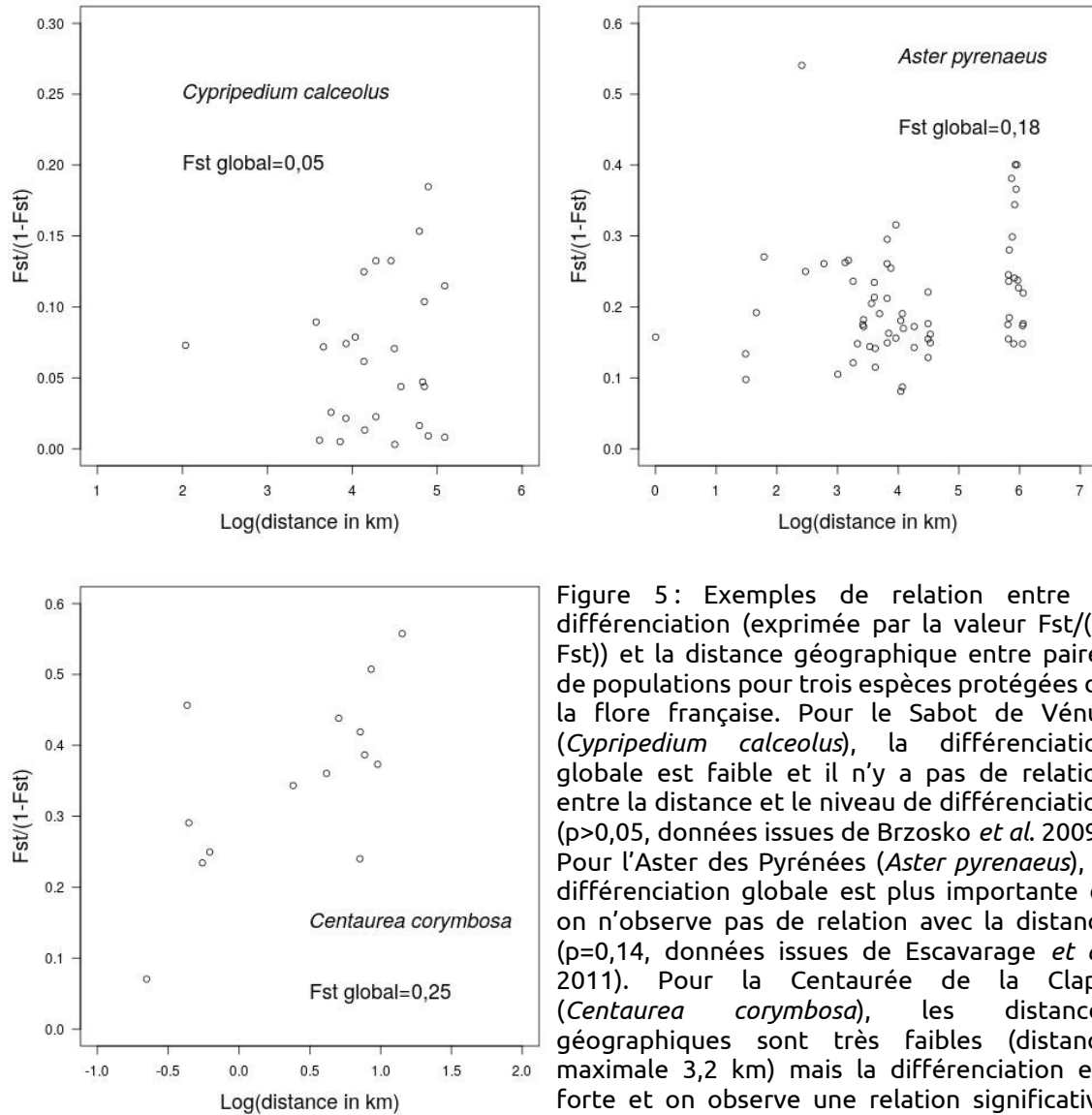


Figure 5: Exemples de relation entre la différenciation (exprimée par la valeur  $F_{st}/(1-F_{st})$ ) et la distance géographique entre paires de populations pour trois espèces protégées de la flore française. Pour le Sabot de Vénus (*Cyripedium calceolus*), la différenciation globale est faible et il n'y a pas de relation entre la distance et le niveau de différenciation ( $p > 0,05$ , données issues de Brzosko *et al.* 2009). Pour l'Aster des Pyrénées (*Aster pyrenaicus*), la différenciation globale est plus importante et on n'observe pas de relation avec la distance ( $p = 0,14$ , données issues de Escavavage *et al.* 2011). Pour la Centaurée de la Clape (*Centaurea corymbosa*), les distances géographiques sont très faibles (distance maximale 3,2 km) mais la différenciation est forte et on observe une relation significative entre la distance et la différenciation ( $p = 0,02$ , données non publiées).

#### 1.4. La migration et la sélection

La sélection favorise des génotypes différents selon les conditions environnementales, ce qui entraîne une différenciation des populations. Cette différenciation, observée au moins pour les locus ciblés par la sélection, provoque de l'adaptation locale. L'adaptation locale dépend de l'importance de la sélection, de la migration entre les populations et de la taille des populations. Comme présenté plus haut, la migration homogénéise les populations. Elle peut donc empêcher l'adaptation locale.

Le protocole classique pour détecter l'adaptation locale repose sur des transplantations réciproques (Figure 6). L'adaptation locale est observée lorsque les individus ont une meilleure valeur sélective (estimée par la survie, la reproduction etc.) dans leur environnement d'origine que des individus issus d'un autre site. L'importance de l'adaptation locale est bien documentée chez les plantes, et ce à toutes les échelles géographiques (Leimu & Fischer 2008). L'adaptation locale est plus fréquemment observée dans les grandes populations que les petites populations (Leimu & Fischer 2008). Cette observation est le résultat de l'effet de la dérive dans les petites populations qui empêche certaines mutations localement favorables de se fixer. Ce phénomène possible d'adaptation locale conduit à favoriser des échanges d'individus issus de localités aux caractéristiques biotiques et abiotiques similaires lors des renforcements ou des translocations. Ces dispositifs, communément utilisés, peuvent sembler pertinents, mais contribuent à limiter l'efficacité des échanges puisque la diversité génétique apportée dans la population est alors limitée.

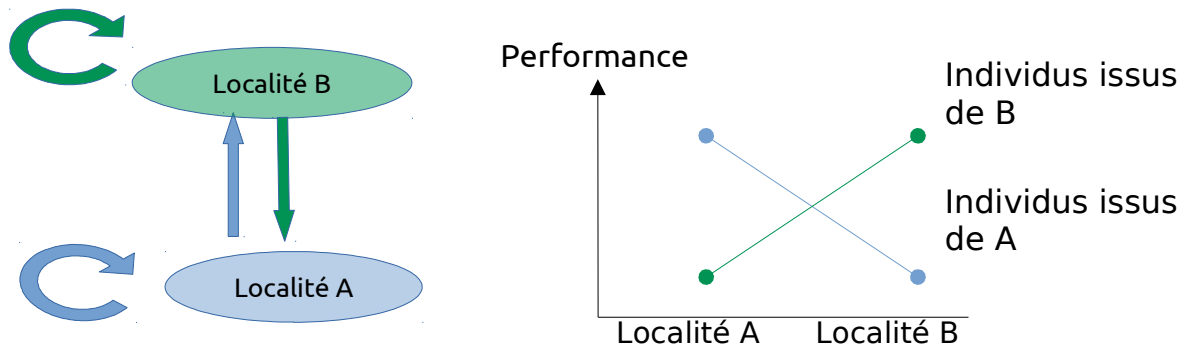


Figure 6 : Le protocole classique permettant de tester l'adaptation locale est celui des transplantations réciproques. Il consiste à prendre des individus (ou des graines) des localités A et B et de les transplanter dans la localité A et de comparer leur performance. Le même protocole sera appliqué à la localité B. Dans le cas d'une adaptation locale, les individus ont une meilleure performance dans leur milieu d'origine que des individus venant d'une autre localité.

Un corollaire de l'adaptation locale est le phénomène de dépression d'allofécondation (*outbreeding depression*). La mise en évidence de ce phénomène passe par la réalisation de croisements entre individus plus ou moins distants. En présence de dépression d'allofécondation, plus la distance entre individus est importante, moins le succès du croisement ou la viabilité

des descendants issus des croisements sont bons. Par extension, le succès de croisement entre des individus issus de populations différentes est plus faible que celui entre individus de la même population. Ce phénomène a été bien illustré chez de nombreuses espèces, y compris à des distances très faibles (voir par exemple Quilichini *et al.* 2001 chez *Anchusa crispera*).

Enfin, la dépression d'allofécondation peut aussi être due à un mécanisme plus complexe dit de coadaptation des gènes. En substance, les gènes d'une population donnée vont avoir une histoire commune de sélection qui va favoriser des associations non aléatoires. Quelques générations de panmixie (*i.e.* croisements aléatoires) suffisent à rompre ces associations.

La dépression d'allofécondation est un argument souvent utilisé pour limiter les mélanges de pools géniques, notamment dans les cas où l'adaptation locale est supposée forte (Frankham *et al.* 2017), mais rappelons que ce sera moins le cas pour les petites populations que pour les grandes populations. Dans l'idéal, l'apport d'individus génétiquement différents devrait être testé lors des translocations ou des renforcements. Cependant, ces événements de flux de gènes qui brisent les adaptations locales doivent être fréquents dans les histoires évolutives des espèces. C'est d'ailleurs leur existence qui est le signal de l'unité génétique de l'espèce (Fenster & Dudash 1994). La dépression d'allofécondation et l'adaptation locale sont des phénomènes peu importants sur le long terme. Cette remarque est toutefois à relativiser si les populations se trouvent à un niveau de taille critique. La dépression, certes transitoire, pourrait contribuer à diminuer la taille démographique d'une population et la rendre plus sensible à des phénomènes stochastiques contribuant ainsi à son extinction.

## Partie 2 - Effet du système de reproduction

### 2.1 Allofécondation et autofécondation

Les plantes à fleurs étant majoritairement hermaphrodites, un individu a la possibilité de s'autoféconder. L'autofécondation peut se faire de manière autonome (par exemple fleurs cléistogames du *Lamium amplexicaule*) ou avec le passage obligatoire des insectes. Chez certaines espèces, il existe des mécanismes moléculaires pour éviter l'autofécondation, dit système d'auto-incompatibilité (voir par exemple Glémin *et al.* 2005 chez *Brassica insularis*).

Le système de reproduction n'a pas d'influence directe sur les fréquences alléliques dans une population. Il n'a donc pas d'impact direct sur la diversité génétique estimée en nombre d'allèles et hétérozygotie attendue. En revanche, il impacte fortement la distribution de cette diversité génétique. En effet, l'autofécondation favorise la production d'individus homozygotes, donc la diversité intra-individuelle est réduite, mais entraîne une divergence entre individus. Cette perte de diversité intra-individuelle se retrouve dans la variation temporelle de l'hétérozygotie observée (Figure 7).

Panmixie				Autofécondation stricte		
	A	a		Parents	Descendants	Fréquence
A	AA	Aa		AA	AA	$p^2$
a	Aa	aa			AA	$1/4 * 2pq$
				Aa	Aa	$1/2 * 2pq$
					aa	$1/4 * 2pq$
p	$p^2$	pq				
q	pq	$q^2$		aa	aa	$q^2$
	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa
Bilan	$p^2$	$2pq$	$q^2$	$p^2 + 1/2pq$	pq	$q^2 + 1/2pq$

Figure 7: Effet du système de reproduction sur les fréquences génotypiques après reproduction. En panmixie, pour un locus avec deux allèles, A et a de fréquence respective p et q, la fréquence des hétérozygotes après reproduction est de 2pq. Ensuite, on suppose un passage de la panmixie à l'autofécondation stricte. En autofécondation stricte, seuls les individus Aa peuvent produire des hétérozygotes avec la rencontre de gamètes A et a en fréquence 1/2. Si la fréquence des individus Aa est de 2pq, à la génération suivante la fréquence des hétérozygotes est donc de pq (=1/2 \* 2pq). En autofécondation stricte, l'hétérozygotie observée diminue de moitié à chaque génération. On observe donc un écart entre la fréquence attendue en panmixie (2pq) et celle attendue en autofécondation (pq). Cet écart correspond au déficit en hétérozygotes.

En modifiant le tirage des gamètes (les gamètes qui s'uniront ne sont plus tirés aléatoirement dans l'ensemble de la population mais au sein du pool de gamètes produits par un même individu), l'autofécondation diminue la taille efficace des populations. En combinaison avec la dérive, l'autofécondation



accentue la perte de polymorphisme intrapopulationnel et augmente la divergence entre les populations. Pour les espèces à reproduction végétative, la clonalité réduit aussi le nombre de génotypes présents dans les populations et a donc un effet fort sur la taille efficace. En combinant autofécondation et reproduction végétative, la perte de diversité peut être très rapide (voir par exemple *Eryngium viviparum* Rasclé *et al.* 2019).

Le système de reproduction est donc à considérer dans les protocoles d'échantillonnages pour les collections de graines (voir Ensconet 2009, Gautier *et al.* 2016) mais aussi dans le cadre de plans de gestion *in situ* menés sur plusieurs populations. La plupart des espèces végétales ayant des régimes de reproduction mixte (autofécondation et allofécondation), il est difficile d'établir des règles strictes. Pour des espèces fortement autogames, la diversité est plutôt répartie entre individus et entre populations. Il faut donc échantillonner plusieurs individus, mais surtout le maximum de populations possibles. A l'opposé, chez les espèces allogames, la diversité est surtout au sein des populations. Il est donc moins nécessaire d'échantillonner beaucoup de populations. Cependant, ces recommandations sont à relativiser en fonction de l'importance de la dérive. Par exemple, en présence d'un système d'auto-incompatibilité, la dérive réduit le nombre d'allèles d'incompatibilité à l'échelle des populations. Il faut alors maximiser le nombre de populations prélevées pour maximiser le nombre d'allèles échantillonnés.

## 2.2- Consanguinité et apparentement

La consanguinité, *inbreeding*, est un terme qui recouvre plusieurs sens, polysémie source de confusion. De façon stricte, chez un organisme diploïde, la consanguinité est la probabilité d'identité par descendance des deux gènes présents à un locus donné chez un même individu. Elle caractérise donc la distribution de la diversité à l'échelle intra-individuelle. La consanguinité est le résultat de la production de descendants entre individus apparentés, l'apparentement (*kinship*) mesurant la probabilité d'identité entre deux gènes tirés chez deux individus différents. L'apparentement est donc associé à la diversité inter-individuelle. Lorsque les croisements se font aléatoirement dans une population, la probabilité de tirage de deux copies du même gène issu d'un même parent, donc identique par descendance, est  $1/2N_e$ . La consanguinité augmente donc ce facteur à chaque génération. On voit donc qu'il existe un lien entre taille de la population, dérive et consanguinité (Figure 8).

En dehors de quelques situations particulières, l'apparentement et la consanguinité ne sont pas connus dans les populations naturelles, mais estimés à partir de marqueurs moléculaires. Le développement récent de marqueurs comme les *Single Nucleotide Polymorphisms* (SNPs), qui donne accès à un grand nombre de locus, permet de mieux inférer les pedigres dans les populations naturelles.

Comme indiqué plus haut, les croisements non aléatoires affectent fortement l'hétérozygotie observée ( $H_{obs}$ ) mais ne modifient pas l'hétérozygotie attendue ( $H_{att}=2pq$ , voir Figure 7). La comparaison des deux valeurs ( $H_{obs}$  et  $H_{att}$ ) permet donc d'évaluer l'importance des croisements non aléatoires, donc l'écart à la panmixie, dans une population donnée. L'écart à la panmixie est ensuite à interpréter en fonction des connaissances de la biologie de l'espèce (importance de l'autofécondation par exemple) et de son écologie (vecteur de pollinisation, dispersion des graines...), voire des caractéristiques de la population (densité d'individus en fleurs, abondance des pollinisateurs...).

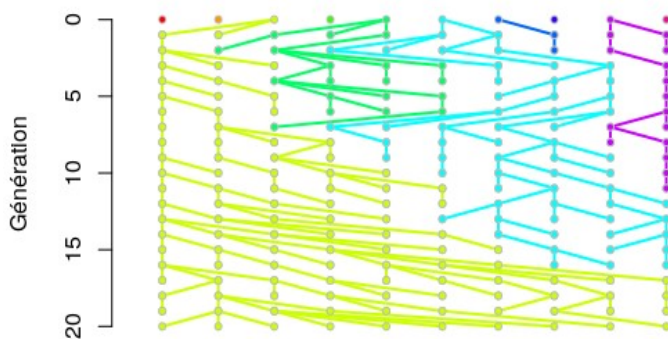


Figure 8: Relation génétique entre individus d'une population de taille finie ( $N=10$ ) chez une espèce haploïde. Chaque point représente un individu et les traits illustrent des relations de parenté. Le nombre de descendants varie en fonction des individus. Par exemple, en première génération, 5 individus n'ont aucun descendant alors qu'un individu (vert) a donné 3 descendants. Après 15 générations, tous les individus sont issus du même ancêtre commun. Ils sont identiques par descendance.

### 2.3 Consanguinité intra-individuelle et intrapopulation

La consanguinité mesurée dans les populations naturelles peut être le résultat direct de l'autofécondation, mais aussi d'une reproduction non aléatoire entre individus différents, ce qui est fréquent chez les plantes. Cet écart à la panmixie résulte de la conjonction d'une dispersion limitée des diaspores (des individus proches ont plus de chance d'être apparentés que des individus éloignés) et du pollen (les individus les plus proches ont plus de chance de se reproduire entre eux).

De plus, la dérive fixant des allèles au sein de chaque population, on peut fabriquer des individus consanguins même avec des croisements aléatoires au sein d'une population une fois que la diversité a été perdue. Dans ce dernier cas, les individus seront consanguins comparativement à ceux qui pourraient être obtenus par croisements entre populations différentes. La consanguinité peut donc s'entendre à plusieurs niveaux, et est liée à la répartition de la diversité. Ce patron de répartition de la diversité entre populations et au sein des populations est appelée structure des populations (*population structure*).

Comme vu précédemment, le  $F_{st}$  quantifie la part de différenciation entre populations. Autrement dit, il reflète la ressemblance génétique entre deux individus d'une même population. Le paramètre  $F_{is}$  quantifie la ressemblance génétique entre les deux gènes d'un même individu. Le  $F_{is}$  est une mesure relative par rapport à l'attendu en reproduction aléatoire, la valeur 0 exprimant l'absence de différence à la panmixie. Une valeur positive indique que les individus sont plus consanguins qu'attendu. A l'inverse, si la valeur est négative, les individus sont moins consanguins qu'attendu, situation que l'on observe rarement chez les plantes.

Les patrons de faible dispersion des gènes que ce soit par le pollen ou les graines ne génèrent pas nécessairement des patrons d'apparentement dans les populations. Par exemple, les mécanismes d'auto-incompatibilité augmentent la distance réalisée entre les parents. De plus, comme dans le cas de la migration, les rares événements de dispersion à longue distance contribuent fortement à la réduction de l'apparentement (voir par exemple Hardy *et al.* 2004a et Hardy *et al.* 2004b pour le cas de la centaurée de la Clape). Une préconisation importante pour limiter les effets des croisements non aléatoires lors des prélèvements de graines dans les populations naturelles est de faire plusieurs passages au cours de la période de fructification afin de diminuer les corrélations de paternité sur une même plante-mère, voire de faire des prélèvements sur plusieurs années.

## 2.4 La dépression de consanguinité

La dépression de consanguinité représente la diminution de valeur sélective (germination, survie, floraison...) en raison de la consanguinité. Elle est expliquée par deux mécanismes génétiques bien connus.

Le premier mécanisme est la superdominance qui confère aux hétérozygotes à un locus une valeur sélective supérieure à celle des deux homozygotes. La consanguinité diminuant la probabilité d'être hétérozygote, une perte moyenne de valeur sélective est attendue avec une reproduction entre apparentés. Le concept de superdominance est souvent utilisé pour justifier de la valeur intrinsèque des hétérozygotes mais dans les faits de tels locus sont rares, et il y a une confusion avec le second mécanisme.

Les croisements entre individus apparentés augmentant la probabilité d'être homozygote, la consanguinité favorise aussi l'expression des allèles délétères qui sont le plus souvent récessifs. Dès lors, la valeur sélective moyenne est plus faible pour les individus consanguins. C'est ce mécanisme, lié à la dominance, qui explique l'essentiel de la dépression de consanguinité.

La mise en évidence de la dépression peut se faire de différentes manières. Le protocole le plus classique consiste à faire des croisements entre individus ayant des niveaux d'apparentement différents afin de produire des individus avec des niveaux variés de consanguinité. La dépression s'exprime alors par une baisse de la valeur sélective relative en fonction du niveau de consanguinité. Cependant, un fort niveau de consanguinité dans une population n'est pas nécessairement associé à une forte dépression. En effet, dans une population consanguine depuis plusieurs générations, les allèles délétères ont pu être éliminés par sélection (purge des allèles délétères), modulo les interactions entre dérive et sélection.

Une autre méthode consiste à faire des croisements en fonction de la distance géographique entre individus, en supposant que cette distance représente un estimateur de l'apparentement. L'avantage de ce protocole est qu'il permet d'inclure des croisements aléatoires intrapopulations, la panmixie représentant le niveau de consanguinité moyen de la population, et des croisements interpopulations et donc de tester aussi la présence d'une dépression d'alofécondation (voir paragraphe 1.4). Enfin, une dernière méthodologie possible est d'étudier directement la relation entre taille des populations, hétérozygotie et succès reproducteur, ce qui permet d'étudier l'effet de la dérive sur la consanguinité (voir par exemple Oostermeijer *et al.* 1994 chez *Gentiana pneumonanthe*).

La dépression de consanguinité dépend de la fréquence des allèles délétères, c'est donc un phénomène qui varie en fonction de l'histoire des populations. En raison de la dérive (voir paragraphe 1.2), des allèles délétères peuvent se retrouver en forte fréquence dans les populations de petite taille. La dépression s'observe plus fréquemment dans de telles populations (Willi & Fischer 2005).

## Conclusion

Les mesures de gestion *in situ* ont pour but premier de limiter le déclin démographique, mais ce déclin affecte non seulement le nombre d'individus mais aussi la diversité génétique. Les programmes de gestion *in situ* font souvent références à la consanguinité, mais négligent l'importance de la dérive en interaction avec la sélection, sur la perte de polymorphisme (Templeton & Read, 1994). Plusieurs études mettent en évidence que les espèces à aire de répartition réduite ont souvent une diversité génétique plus faible que les espèces à large aire de répartition, non seulement sur l'ensemble de l'aire mais aussi au sein même des populations (Hamrick *et al.* 1979, Bowles & Whelan 1996, voir aussi Médail & Baumel 2018). Par ailleurs, une relation entre la taille des populations et la diversité, conséquence de la dérive, est souvent observée. Cette faible diversité génétique rend les espèces plus sensibles (par exemple à l'arrivée d'un pathogène, Peakall *et al.* 2003) ou moins aptes à répondre à des changements environnementaux (Polans & Allard 1989). Ce lien entre diversité génétique et capacité de réponses aux changements justifie de conduire des actions de gestion de la diversité génétique. Dans le cas des espèces végétales, très peu de cas de rescousse génétique (*genetic rescue*) ont été reportés (Frankham *et al.* 2017). La frilosité à enrichir le patrimoine génétique d'une population serait due à la fois aux craintes de la perte de l'originalité génétique (voir Maurice *et al.* 2013 pour *Arenaria grandiflora*), à la potentialité d'une dépression d'allofécondation ou à des recommandations trop contraignantes (Ralls *et al.* 2018).

La connaissance de la structuration spatiale de la diversité en utilisant les paramètres  $F_{is}$ ,  $F_{st}$  et les modèles d'isolement par la distance, permet d'accompagner les mesures de gestion. Ainsi, les actions de conservation ne seront pas nécessairement les mêmes si les populations sont fortement connectées puisqu'une action sur une localité donnée aura des effets sur l'ensemble des localités. A l'inverse, dans une situation de noyaux de populations de petite taille fortement consanguines, les actions doivent être menées sur chaque population, notamment pour restaurer de la diversité. Un autre apport important de la génétique des populations est de montrer qu'en raison des interactions entre les forces évolutives (dérive, sélection et migration), les populations sont rarement à leur optimum phénotypique, et plus la population est de petite taille, plus l'écart entre l'optimum et le phénotype moyen est important.

Un élément qui n'a pas été pris en compte dans cette synthèse est la mutation. La sélection, la migration et la dérive sont responsables des dynamiques spatiale et temporelle de la diversité, la mutation étant l'unique source de variation génétique. Les mutations sont aussi plus rares dans les

petites populations puisque leur probabilité d'apparition est proportionnelle au nombre d'individus dans une population.

Nos actions de gestion doivent être pensées dans une vision globale du fonctionnement des écosystèmes, nécessairement *in situ*. Cette vision est à associer à une vision émergente de la conservation qui consiste à ne pas gérer, mais laisser faire en comptant sur la résilience des écosystèmes, rendre possible une libre évolution pour « *protéger à la mesure des siècles* » (Morizot 2020). La prochaine étape de travail est justement de co-construire des recommandations opérationnelles compatibles avec ces objectifs.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aitken, S. N. & Bemmels, J. B. 2016. Time to get moving: assisted gene flow of forest trees. *Evolutionary Applications* 9, 271–290. doi:10.1111/eva.12293

Allendorf, F.W. & Luikart, G.H. 2007. Conservation and the genetics of populations. Blackwell Publishing, 663 p.

Andrello *et al.* 2012. Effect of stage-specific vital rates on population growth rates and effective population sizes in an endangered iteroparous plant. *Conservation Biology* 26 : 208–217. doi: 10.1111/j.1523-1739.2011.01815.x

Bonnet *et al.* 2015. Méthodologie de suivi des espèces végétales rares mise en place par un réseau d'acteurs de la conservation. *Botany Letters* 162 : 27-36. doi : 10.1080/12538078.2014.981289

Bowles, M. L., & Whelan, C.J. 1996. Restoration of endangered species - Conceptual Issues, Planning and Implementation. Cambridge University Press.

Bijlsma *et al.* 1994. On genetic erosion and population extinction in plants : a case study in *Scabiosa columbaria* and *Salvia pratensis* – In Conservation genetics 1994 – Edited by V. Loeschke, J. Tomiuk and S.K. Jain Birkäuser Verlag, Basel. Pages 255-290.

Brzosko *et al.* 2009. Genetic diversity of *Cypripedium calceolus* at the edge and in the centre of its range in Europe. *Annales Botanici Fennici* 46: 201-214. doi :10.5735/085.046.0303

Escavavage *et al.* 2011. Conservation genetics of the rare Pyreneo-Cantabrian endemic *Aster pyrenaeus* (Asteraceae). *AoB Plants* plr029 : doi:10.1093/aobpla/plr029

Ensonet 2009. Manuel de collecte de graines pour les espèces sauvages. Royal Botanic Gardens, Kew & Universidad Politécnica de Madrid.

Fenster C. & Dudash M.R. 1994. Genetic considerations for plant populations restoration and conservation. In Restoration of endangered species. Conceptual issues, planning and implementation. Edited by M.L Bowles & C. Whelan. Cambridge University Press.

Frankham, R. *et al.* 2017. Genetic management of fragmented animal and plant populations. First edition. Oxford: Oxford University Press.

Gautier *et al.* 2016. Protocole de récolte de graines d'espèces messicoles menacées en Centre-Val de Loire. Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien.

Glémin *et al.* 2005. Balancing selection in the wild: testing population genetics theory of self-incompatibility in the rare species *Brassica insularis*. *Genetics* 171 : 279-289. doi: 10.1534/genetics.104.035915

Hamrick *et al.* 1979. Relationships between life-history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10 : 173-200. doi: 10.1146/annurev.es.10.110179.001133

Hardy *et al.* 2004a. Fine-scale genetic structure and gene dispersal in *Centaurea corymbosa* (Asteraceae) I. Pattern of pollen dispersal. *Journal of Evolutionary Biology* 17 : 795–806. doi:10.1111/j.1420-9101.2004.00713.x

Hardy *et al.* 2004b. Fine-scale genetic structure and gene dispersal in *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). II. Correlated paternity within and among sibships. *Genetics* 168: 1601–1614. doi: 10.1534/genetics.104.027714

Hylander *et al.* 2015. Microrefugia: not for everyone. *AMBIO* 44: 60-68. doi : 10.1007/s13280-014-0599-3

LeCadre *et al.* 2008. Allee effects within small populations of *Aconitum napellus* ssp. *lusitanicum*, a protected subspecies in northern France. *New Phytologist* 179 :1171-1182. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02529.x

Lee *et al.* 2011. The influence of persistent individual differences and age at maturity on effective population size. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 278 : 3303-3312. doi: 10.1098/rspb.2011.0283

Leimu, R. & Fischer, M. 2008. A meta-analysis of local adaptation in plants. *Plos One* doi: 10.1371/journal.pone.0004010

Lopez *et al.* 2008. Migration load in plants: role of pollen and seed dispersal in heterogeneous landscapes. *Journal of Evolutionary Biology* 21 : 294-309. doi: 10.1111/j.1523-1739.2009.01326.x

Maurice *et al.* 2013. Mixing plants from different origins to restore a declining population: ecological outcomes and local perceptions 10 years later. *Plos One* 8 : e50934. doi:10.1371/journal.pone.0050934

Médail F. & Baumel A. 2018. Using phylogeography to define conservation priorities: The case of narrow endemic plants in the Mediterranean Basin hotspot. *Biological Conservation* 224 : 258-266. doi: 10.1016/j.biocon.2018.05.028

Mills L.S & Allendorf F.W. 1996. The One-Migrant-Per-Generation rule in conservation and management. *Conservation Biology* 10 : 1509-1518.



Morizot B. 2020. Raviver les braises du vivant. Un front commun. Actes Sud.

Noël *et al.* 2007. No genetic diversity at molecular markers and strong phenotypic plasticity in populations of *Ranunculus nodiflorus*, an endangered plant species in France. *Annals of Botany* 99: 1203–1212. doi:10.1093/aob/mcm067

Oostermeijer *et al.* 1994. Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae). *Oecologia* 97 : 289-296. doi: 10.1007/BF00317317

Peakall *et al.* 2003. Comparative genetic study confirms exceptionally low genetic variation in the ancient and endangered relictual conifer, *Wollemia nobilis* (Araucariaceae). *Molecular Ecology* 12 : 2331-2343. doi: 10.1046/j.1365-294X.2003.01926.x

Polans, N.O. & Allard R.W. 1989. An experimental evaluation of the recovery potential of ryegrass populations from genetic stress resulting from restriction of population size. *Evolution* 43 : 1320-1324. doi: 10.2307/2409368

Quilichini *et al.* 2001. Evidence for local outbreeding depression in the Mediterranean island endemic *Anchusa crispa* Viv. (Boraginaceae). *Heredity* 87 : 190-197. doi: 10.1046/j.1365-2540.2001.00897.x

Ralls *et al.* 2018. Call for a paradigm shift in the genetic management of fragmented populations. *Conservation Letters* 11 : 1-6. doi: 10.1111/conl.12412

Rasclé *et al.* 2019. Genetic consequences of long-term isolation for the last French population of *Eryngium viviparum* (Apiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 191 : 285–298. doi:10.1093/botlinnean/boz035

Storfer A. 1999. Gene flow and endangered species translocations: a topic revisited. *Biological Conservation* 87 : 173-180. doi:10.1016/S0006-3207(98)00066-4

Templeton, A.R. & Read, B. 1994. Inbreeding : one word, several meanings, much confusion. In *Conservation genetics 1994* – Edited by V. Loeschke, J. Tomiuk and S.K. Jain Birkäuser Verlag, Basel. Pages : 91- 106.

Thomann *et al.* 2013. Flowering plants under global pollinator decline. *Trends in Plant Sciences* 18: 353-359. doi : 10.1016/j.tplants.2013.04.002

Vitalis *et al.* 2004. When genes go to sleep: The population genetic consequences of seed dormancy and monocarpic perenniality. *American Naturalist* 163 : 295-311. doi: 10.1086/381041

Wade, M.J. & McCauley, D.E. 1988. Extinction and recolonization -their effects on the genetic differentiation of local populations. *Evolution* 42 : 995-1005. doi: 10.2307/2408915

Waples *et al.* 2011. Calculating  $N_e$  and  $N_e/N$  in age-structured populations: a hybrid Felsenstein-Hill approach. *Ecology* 92 :1513-1522. doi: 10.1890/10-1796.1

Weller, S.G. 1994. The relationship of rarity to plant reproductive biology. In *Restoration of endangered species. Conceptual issues, planning and implementation.* 1994. Edited by M.L Bowles & C. Whelan. Cambridge University Press. Pages 90-117.

Willi, Y. & Fischer, M. 2005. Genetic rescue in interconnected populations of small and large size of the self-incompatible *Ranunculus reptans*. *Heredity* 95 : 437-443. doi: 10.1038/sj.hdy.6800732