

---

Mémoire présenté à l'**Université de Bordeaux**  
Ecole doctorale 304 *Sciences et Environnements*  
Spécialité *Ecologie évolutive, fonctionnelle et des communautés*  
Pour obtenir l'**Habilitation à Diriger des Recherches**  
2019



# Histoires évolutives et systèmes de reproduction d'arbres forestiers et domestiqués

Stéphanie MARIETTE  
CR INRA

UMR INRA UNIVERSITE DE BORDEAUX  
BIOGECO Biodiversité, Gènes et Communautés

## Jury

Sophie Arnaud-Haond, Chercheuse, HDR, IFREMER, Sète  
Vincent Castric, Directeur de Recherche, CNRS, Lille  
Pierre-Olivier Cheptou, Directeur de Recherche, CNRS, Montpellier  
Sylvain Glémin, Directeur de Recherche, CNRS, Rennes  
Myriam Heuertz, Chercheuse, HDR, INRA, Bordeaux  
Maud Tenailon, Directrice de Recherche, INRA, Gif-sur-Yvette

---

Aux «illettrés» de la société Gad,  
Aux jeunes Français qui n'ont pas envie de devenir milliardaires,  
Aux «gens qui ne sont rien», sur les quais de gare,

## Remerciements

Je remercie tout d'abord infiniment le jury qui a accepté de lire ce document, d'en faire le rapport et de donner de son temps pour la soutenance : Sophie Arnaud-Haond, Vincent Castric, Pierre-Olivier Cheptou, Sylvain Glémin, Myriam Heuertz et Maud Tenaillon.

Je remercie du fond du cœur les étudiants filles et garçons venus faire un stage avec moi au Cemagref, à l'UREF ou à Biogeco.

Et si je reprends l'ordre chronologique des labos où j'ai posé mes valises :

Pour la période vécue au Cemagref, je remercie :

Le « groupe merisier » : Frédérique Santi, Nathalie Frascaria-Lacoste, Brigitte Musch pour le travail réfléchi et mené ensemble sur cette espèce, un merci tout particulier à Nathalie pour m'avoir permis d'encadrer ma première thèse, et de nous avoir fait confiance à Solenn et moi

Solenn Stockel et Jérôme Grange pour tous ces mois passés en forêt, au labo d'Orsay sans se décourager pour acquérir toutes ces données (surtout sur le GSI, ce qu'on a souffert !), merci à Solenn de m'avoir invitée à rejoindre le groupe Clonix

Leopoldo Sanchez et Stéphanie Brachet pour nos longues discussions sur un modèle et des simulations toujours pas publiés mais peu importe, nos discussions nous ont permis de revisiter la génétique des populations et la génétique quantitative

Eric Collin et Isabelle Bilger pour les discussions sur la conservation des ressources génétiques de l'orme et du merisier

Ensuite pour le périple espagnol, je remercie Ricardo Alia, Luis Gil et Santiago Gonzalez-Martinez pour m'avoir aidée à construire mon projet pour aller en Espagne, et Ismael Aranda pour le partage du bureau à l'INIA

Et aussi José Climent, Maria Regina Chambel et Concetta Burgarella pour leur amitié durant cette année passée à Madrid

A l'UREF, j'ai traversé des moments plutôt pénibles, mais heureusement, j'ai aussi passé beaucoup de temps à rire pendant les pauses café et je pense ici aux fous rires avec Georges Manzano et Patrick Reynet notamment, nul doute que la meilleure et pire blague soit venue de Georges un jour de ramassage des poubelles, je voudrais aussi remercier Bernard Lafargue et René Franzini pour être venus un jour me dire qu'ils s'inquiétaient pour moi, mais aussi Karima Boudehri qui bataillait avec son gène doux du pêcher pendant sa thèse, et puis encore Gaëlle Capdeville et Gaëlle Cardinet pour leur aide technique et leur sympathie

Une pensée pour Patrick qui est parti rejoindre les étoiles depuis...

Miguel Navascués est venu travailler avec moi quelques semaines à l'UREF, finalement on a réussi à faire quelque chose de ces discussions alors que tu étais en post-doc à Paris : merci à toi

Ensuite j'aimerais remercier Thierry Candresse et Véronique Decroocq ainsi que tous les membres du laboratoire de virologie de Villenave d'Ornon pour leur accueil de 2008 à fin 2010, et Uraiwan Arunyawat pour son travail sur les données de cerisier pendant cette période

Je souhaite ensuite remercier Rémy Petit et Pauline Garnier-Géré pour m'avoir aidée dans la construction de mon projet pour rejoindre le laboratoire de Biogeco, et Sophie Gerber pour m'avoir accueillie dans l'équipe de Génétique des Populations

Depuis j'ai pu développer quelques projets, et j'aimerais notamment remercier Annabel Porté et Xavier Bouteiller pour le projet mené sur le robinier, mais aussi Pauline Garnier-Géré, Frédéric Raspail et Frédéric Austerlitz pour le travail au long cours et contre vents et marées sur le logiciel gMetapop, un salut infiniment respectueux à Pauline pour son infatigable persévérance pour coordonner ce projet dont on voit vraiment le bout

J'aimerais aussi remercier Christian, Camille et Myriam pour les discussions menées dans l'équipe GEP puis DMI

J'aimerais aussi remercier ici Martine Martin-Clotté pour son amitié et pour m'aider à comprendre les Humains, qui me paraissent étranges à bien des égards. Avec tes analyses au cours de nos marches sur le site de Pierroton, Martine, je comprends mieux les « gens », enfin du moins celles et ceux du site de Pierroton (pour toutes les autres personnes il me manque toujours le décodeur) ... Merci à Philippe Clotté qui a l'immense privilège (ahah) de nous écouter discourir sur le monde et ses habitants. On dit parfois des choses intelligentes, faut qu'on pense à écrire une revue...

Et comme il existe un monde après et avant la recherche (et heureusement), j'associe à ces remerciements toutes les personnes rencontrées au cours de toutes ces années, et qui m'ont fait avancer dans la vie. Quelquefois on stagne, on est perdu et il suffit parfois de se lancer et de tomber sur les bonnes personnes... Et donc tout particulièrement depuis bientôt deux ans que je les fréquente : merci au groupe joliment nommé Augustes devenu Octopus, frondeurs chez les frondeurs et en particulier Guy et Rebecca, Anne et Randolph, Micheline, Dany, Nadine, Dominique. Un salut spécial à Micheline pour avoir tenu tête aux militants de l'Action Française un vendredi soir devant l'Athénée... Un salut également à Nadine et à ses pancartes, subtilement subversives et d'une si grande intelligence... A vous deux vous tracez le chemin à suivre, chacune dans votre style : la résistance en toute circonstance. La reconstruction intellectuelle et politique prend du temps. Il faut s'y résoudre. Mais en vous écoutant, je me dis souvent que j'ai bien fait de m'extirper de ma stupeur post-électorale en 2017 et de me dire que tout n'était peut-être pas foutu...

Merci aussi aux jeunes (et moins jeunes) qui se bougent et, en finissant d'écrire ces remerciements, j'ai une pensée pour les militants non-violents XR qui se font gazer sur les ponts et ANV qui se font réveiller au petit matin pour aller en garde-à-vue pour avoir décroché un portrait. Courage à vous ! car vous êtes bien du côté de la Raison, quoiqu'on nous assène dans les médias *mainstream*.

Merci à Franck et Eve pour les beaux moments ensemble, pour les autres moments aussi d'ailleurs

Merci également à mes parents pour leur éducation et pour m'avoir donné quelques valeurs dans la vie, ça m'aide à garder le cap, et merci à ma sœur pour son soutien au long cours et bravo à toi pour ton action quotidienne dans le 93 dans les territoires oubliés de la République !

# Sommaire

## 1. PRESENTATION DU PARCOURS ET DES CONTRIBUTIONS

### 1.1. ELEMENTS DE CURRICULUM VITAE

### 1.2. CONTRIBUTION AU FONCTIONNEMENT DE COLLECTIFS DE RECHERCHE

#### 1.2.1. RESPONSABILITES COLLECTIVES

#### 1.2.2. CONTRIBUTION A LA CONSTRUCTION DE PROGRAMMES SCIENTIFIQUES COLLECTIFS

### 1.3. RECHERCHE DE FINANCEMENTS ET PARTENARIATS SCIENTIFIQUES: REPONSES A DES APPELS A PROJETS ET CONTRIBUTION AUX PROJETS DE RECHERCHE FINANCES ET NON FINANCES (EN GRAS LES PROJETS FINANCES)

#### 1.3.1. PERIODE BIOGECO

#### 1.3.2. PERIODE UREF

#### 1.3.3. PERIODE INIA

#### 1.3.4. PERIODE CEMAGREF

### 1.4. CONTRIBUTION A L'ENSEIGNEMENT, LA FORMATION, L'ENCADREMENT D'ETUDIANTS ET DE JEUNES CHERCHEURS

#### 1.4.1. ENSEIGNEMENT

#### 1.4.2. FORMATION

#### 1.4.3. (CO)-ENCADREMENT DE THESARDS

#### 1.4.4. (CO)-ENCADREMENT D'ETUDIANTS

#### 1.4.5. PARTICIPATION A DES COMITES ET JURYS DE THESE

#### 1.4.6. COLLABORATION AVEC DES POST-DOCS

### 1.5. PUBLICATIONS, COMMUNICATIONS ET AUTRES CONTRIBUTIONS

#### 1.5.1. PUBLICATIONS DANS DES JOURNAUX INDEXES WOS (\* = FIRST CO-AUTHORSHIP)

#### 1.5.2. COMMUNICATIONS DANS DES CONGRES ET COLLOQUES (LE RESPONSABLE DE LA COMMUNICATION EST SOULIGNE)

#### 1.5.3. AUTRES PUBLICATIONS

#### 1.5.4. RAPPORTS DIPLOMANTS

#### 1.5.5. RAPPORTS DE PROJETS ET PROGRAMMES

#### 1.5.6. EVALUATION DE MANUSCRITS

## 2. SYNTHESE DES TRAVAUX DE RECHERCHE ET PERSPECTIVES

### 2.1. PREMIERS TRAVAUX DE RECHERCHE : DEA ET THESE

#### 2.1.1. DES ARBRES ET DES HERBES (STAGE DE RECHERCHE DU DIPLOME D'ETUDES APPROFONDIES AU LABORATOIRE D'EVOLUTION ET SYSTEMATIQUE, ORSAY, 1996)

#### 2.1.2. POPULATIONS, INDIVIDUS, MARQUEURS... DES CHENES ET DES PINS... (THESE AU LABORATOIRE DE GENETIQUE FORESTIERE DE L'INRA-PIERROTON, 1996-2001)

### 2.2. CADRES INSTITUTIONNELS DE MES TRAVAUX DE RECHERCHE

#### 2.2.1. MISSION ET DEVELOPPEMENT D'UN PROJET DE RECHERCHE INTER-INSTITUTS AU CEMAGREF

#### 2.2.2. PROJET DE RECHERCHE INITIAL A L'INRA ET CONTEXTE DE MES SIX PREMIERES ANNEES DE CR A L'INRA : L'UNITE DE RECHERCHES SUR LES ESPECES FRUITIERES

#### 2.2.3. DIVERSIFICATION DE MES QUESTIONS DE RECHERCHE SUR PLUSIEURS MODELES D'ETUDE A BIOGECO

#### 2.2.4. MISSIONS COLLECTIVES

- 2.2.5. CONTRIBUTION A L'ENSEIGNEMENT
- 2.3. DEVELOPPEMENT D'UN PROJET DE RECHERCHE SUR L'ETUDE DU SYSTEME DE REPRODUCTION DE PRUNUS AVIUM L. (CEMAGREF, INIA, INRA)
  - 2.3.1. CONTEXTE SCIENTIFIQUE : L'ETUDE DE L'EVOLUTION DES SYSTEMES DE REPRODUCTION
  - 2.3.2. QUESTIONS DE RECHERCHE DEVELOPPEES SUR PRUNUS AVIUM L. SAUVAGE ET CULTIVE
  - 2.3.3. ETUDE DE LA CLONALITE ET DU GSI CHEZ LE MERISIER
    - 2.3.3.1. CARACTERISATION DU TAUX DE CLONALITE CHEZ LE MERISIER (STOECKEL ET AL. 2006, PUBLICATION #13)
    - 2.3.3.2. DETECTION DE LA SIGNATURE DE LA SELECTION BALANCEE AU LOCUS D'AUTO-INCOMPATIBILITE GAMETOPHYTIQUE A DIFFERENTES ECHELLES EVOLUTIVES (STOECKEL ET AL. 2008, PUBLICATION #16 ; STOECKEL ET AL. 2012, PUBLICATION #21)
  - 2.3.4. EVOLUTION D'UN SYSTEME DE REPRODUCTION COMBINANT REPRODUCTION ASEXUEE ET GSI
    - 2.3.4.1. DEVELOPPEMENT D'UN MODELE (NAVASCUES ET AL. HEREDITY 2010, PUBLICATION #17)
    - 2.3.4.2. TENTATIVES DE TEST DU MODELE (MERISIER : DONNEES NON PUBLIEES ; CERISIER : MARIETTE ET AL. BMC GENETICS 2010, PUBLICATION N#18)
  - 2.3.5. COMPRENDRE LE POLYMORPHISME SI/SC ET LES CONSEQUENCES EVOLUTIVES D'UN PASSAGE A L'AUTO-COMPATIBILITE CHEZ LES PRUNUS CULTIVES : ETAT DES CONNAISSANCES ET PERSPECTIVES
    - 2.3.5.1. POLYMORPHISME SI/SC
    - 2.3.5.2. CONSEQUENCES GENETIQUES DU PASSAGE A L'AUTO-COMPATIBILITE
- 2.4. SYSTEME DE REPRODUCTION, HISTOIRE D'INTRODUCTION ET ADAPTATION LOCALE CHEZ UNE ESPECE D'ARBRE INVASIF, LE ROBINIER
  - 2.4.1. SYSTEMES DE REPRODUCTION ET INVASIONS BIOLOGIQUES
  - 2.4.2. ETAT DES CONNAISSANCES SUR LES ARBRES INVASIFS EN FRANCE
  - 2.4.3. PROJET MENE SUR LE ROBINIER : RESULTATS ET PERSPECTIVES
- 2.5. PLASTICITE TECHNIQUE ET METHODOLOGIQUE : DU LABORATOIRE A LA BIOINFORMATIQUE
  - 2.5.1. GENETIQUE D'ASSOCIATION CHEZ L'ARABETTE ET L'ABRICOTIER
    - 2.5.1.1. CONTEXTE SCIENTIFIQUE : L'ANALYSE DU DETERMINISME GENETIQUE DES CARACTERES QUANTITATIFS
    - 2.5.1.2. ETUDE DU DETERMINISME GENETIQUE DE LA RESISTANCE A LA SHARKA CHEZ ARABIDOPSIS THALIANA ET CHEZ PRUNUS ARMENIACA (PAGNY ET AL. NEW PHYTOLOGIST 2012, PUBLICATION N#23 ; POQUE ET AL. BMC PLANT BIOLOGY 2015, PUBLICATION N#25 ; MARIETTE ET AL. NEW PHYTOLOGIST 2016, PUBLICATION N#26)
  - 2.5.2. EXPLORATION DES METHODES D'ANALYSE DES DONNEES DE SEQUENCAGE HAUT-DEBIT POUR LA GENOMIQUE DES POPULATIONS (VERDU ET AL. ECOLOGY & EVOLUTION 2016, PUBLICATION#27)
- 2.6. CONTRIBUTION AU DEVELOPPEMENT D'UN OUTIL DE SIMULATIONS «FORWARD» EN GENETIQUE DES POPULATIONS, GMETAPOP

# 1. PRESENTATION DU PARCOURS ET DES CONTRIBUTIONS

## 1.1. ELEMENTS DE CURRICULUM VITAE

### Etat civil

Stéphanie Mariette  
Née le 30 août 1973 à Vendôme (41)  
Nationalité française

### Adresse

UMR1202 Biogeco Biodiversité, Gènes et Communautés  
69, Route d'Arcachon  
F-33612 Cestas cedex  
France  
Téléphone: +33 (0)535 385 358  
Courriel: stephanie.mariette@inra.fr

### Expériences professionnelles

Depuis Avril 2012 : CR1 puis CRN INRA Département EFPA, UMR Biogeco, équipe Ecologie et Génétique des Populations, puis équipe DMI et Ecogere depuis début 2019

Mars 2009-Octobre 2011 : CR1 INRA Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, délocalisée à l'UMR GDPP, équipe de virologie (INRA Bordeaux)

Septembre 2005-Février 2009 : CR1 INRA Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, Unité de Recherches sur les Espèces Fruitières (INRA Bordeaux)

Octobre 2004-Juillet 2005 : Stage post-doctoral à l'Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA), Unité de Génétique Forestière, Madrid, Espagne. Financement : bourse espagnole «RAMÓN Y CAJAL». Mise en disponibilité du Ministère de l'Agriculture.

Septembre 2001-Septembre 2004 : Ingénieur-Chercheur, Cemagref, UR Ecosystèmes Forestiers, Nogent-sur-Vernisson, France. Statut : mise à disposition du Cemagref par le Ministère de l'Agriculture.

Mars 2001-Août 2001 : Stage post-doctoral, Laboratoire de Génétique et d'Amélioration des Arbres Forestiers, Station de Recherches Forestières de l'INRA Pierroton, France. Statut : Formation Complémentaire Par la Recherche.

### Formation

Octobre 1996-Mars2001 : Thèse de doctorat de l'ENGREF, Spécialité Sciences Forestières, Laboratoire de Génétique et d'Amélioration des Arbres Forestiers, Station de Recherches Forestières de l'INRA, Pierroton, France. Statut : Formation Complémentaire Par la Recherche. Mention Très Honorable, Félicitations du Jury.

1995-1996 : DEA, Ecologie Générale et Production Végétale, option dynamique des populations (Paris VI/Paris XI). Mention bien (classement 4ème).

1993-1995 : Formation des Ingénieurs Forestiers, ENGREF, Nancy.

1991-1993 : Classes préparatoires - Mathématiques supérieures biologie et Mathématiques spéciales biologie, Lycée Hoche, Versailles. Intégration de la Formation des Ingénieurs Forestiers comme fonctionnaire du Ministère de l'Agriculture.

1991 : Baccalauréat série C, Mathématiques et Sciences Physiques - Mention très bien.

### Formation continue

Ecole-Chercheurs «Concepts et outils pour la génomique des populations à démographie complexe», Pornichet, mars 2014.

Formation en statistiques bayésiennes, septembre 2013.

Ecole-Chercheurs «Génomique des caractères complexes», La-Colle-sur-Loup, mai 2011.

Formation stratégie de publication, Bordeaux, juin 2007.

Formation "Réguler les situations de communication difficile", Bordeaux, novembre 2006.

Formation Anglais, Bordeaux, 2006.

### Compétences particulières

Biologie moléculaire: extraction d'ADN, mise au point et utilisation des marqueurs microsatellites et AFLPs, séquençage d'ADN, développement et génotypage bas débit de SNPs.

Analyse de données : utilisation de divers logiciels d'analyse statistiques (langage R notamment) et de nombreux logiciels de génétique des populations.

Niveau basique en bioinformatique pour l'utilisation de données de séquençage haut-débit (analyse de données RADseq).

Niveau basique de programmation en langage C.

Bonne maîtrise écrite et orale de l'anglais, bonne maîtrise orale de l'espagnol.



## 1.2. CONTRIBUTION AU FONCTIONNEMENT DE COLLECTIFS DE RECHERCHE

### 1.2.1. RESPONSABILITES COLLECTIVES

Depuis début 2019 : co-représentante (avec Christian Burban) de l'équipe DMI : Génétique évolutive d'espèces à cycles de vie complexes: **D**onnées et **M**odèles **I**ntégrés (représentante de DMI au Conseil d'Unité).

2016-2018. Membre élu pour les CR/DR au Conseil d'Unité de BioGeCo. Dans ce cadre, contribution à un groupe de travail sur les instances de l'unité (2016) et à un groupe de travail sur le sexisme à Biogeco (depuis 2017).

2011-2015. Membre élu du conseil scientifique du centre de l'INRA de Bordeaux-Aquitaine. Suppléante de Véronique Decroocq.

2008. Contribution à la préparation du rapport d'évaluation du département Génétique et Amélioration des Plantes. CT1 OP2. "Priority 2: to understand the mechanisms shaping the genetic polymorphism of cultivated species and their wild relatives." Pages 107-114.

2006-2010. Membre élu du conseil scientifique du département Génétique et Amélioration des Plantes. Démissionnaire en août 2010.

09/2005-01/2007. A l'INRA: Animation/responsabilité de l'équipe Ressources Génétiques de l'UREF. Démissionnaire en janvier 2007.

2002-2004. Membre de la Cellule d'Appui Méthodologique de la Commission des Ressources Génétiques Forestières.

### 1.2.2. CONTRIBUTION A LA CONSTRUCTION DE PROGRAMMES SCIENTIFIQUES COLLECTIFS

2006-2008. A l'INRA: Projet de l'UREF : Contribuer à anticiper les effets des changements climatiques sur l'arboriculture en Europe. Forte contribution à l'émergence du projet et rédaction de la partie sur «Diversité et évolution des populations sauvages et cultivées dans la réponse aux contraintes environnementales (élévation de température et limitation en eau).» Forte contribution à la préparation de l'évaluation de l'unité en mars 2008.

2003. Au *Cemagref* : Participation à la construction du projet d'équipe pour Sylvagen.

2003. Au *Cemagref* : Caractérisation des ressources génétiques chez *Prunus avium* L. Effets combinés du paysage, de la densité d'arbres et du régime de reproduction sur les flux de gènes en populations naturelles. Participation à la réflexion et propositions de recherche inter organismes CGAF Orléans/*Cemagref*/INRA Bordeaux GAP/INRA Orléans EFPA/Université Paris XI Orsay.

**1.3. RECHERCHE DE FINANCEMENTS ET PARTENARIATS SCIENTIFIQUES: REPONSES A DES APPELS A PROJETS ET CONTRIBUTION AUX PROJETS DE RECHERCHE FINANCES ET NON FINANCES (EN GRAS LES PROJETS FINANCES)**

**1.3.1. PERIODE BIOGECO**

**2019-2022. Clonix2D. Les conséquences génétiques de reproduction partiellement clonale dans les populations colonisant de nouveaux territoires. Réponse à l'appel à projets générique 2018. Coordination : Stoeckel S. co-Animatrice d'un groupe de travail.**

**2019. Convention sélection-ressources génétiques Ministère : analyse de la diversité d'une collection française de robiniers. Responsable pour Biogeco sur la partie robinier.**

2018. Detecting demographic variation and genomic signatures of selection due to a recent environmental change (NeSel-CHANGE). Réponse à l'appel d'offres du Labex COTE. Coordination de la réponse.

**2017-2019. SPONFOREST - Unraveling the potential of SPONtaneous FOrEst ESTablishment for improving ecosystem functions and services in dynamic landscapes. Réponse à l'appel d'offres Biodiversa "Understanding and managing biodiversity dynamics to improve ecosystem functioning and delivery of ecosystem services in a global change context: the cases of (1) soils and sediments, and (2) land- river- and sea-scapes (habitat connectivity, green and blue infrastructures, and naturing cities)". Coordination: Hampe A. Participation au groupe de travail de génétique.**

**2016-2017. COLLEVOL. Testing collective evolution in Neotropical trees. Appel à projets annuel 2016 du LabEx CEBA. Coordination : Heuertz M. Participation à l'encadrement d'un M2 en bioinformatique.**

**2016-2017. ExoMod Nouveaux modèles : la biodiversité pour explorer de nouveaux mécanismes biologiques et biochimiques. Appel à projets PEPS CNRS Réseau 2016. Coordination : Arondel V. Participation à la réflexion sur le projet.**

**2015-2018. Programme de Recherche-Action : ripisylve de hêtre du Ciron. Etude 3 : Etude de l'espèce invasive *Robinia pseudoacacia*. Partenariat INRA-Agence de l'Eau. Coordination : Ducouso A/Hampe A. Etude 3 sur le robinier: coordination Porté A./Marianne S.**

**2014-2015. FAUX. Dynamique et gestion des arbres invasifs Faux-acacia et Faux-vernis. Réponse à l'AO Transfert et Valorisation du LabEx COTE. Coordination : Porté A./Marianne S.**

2015. Processus démographiques et écologiques impliqués dans le succès de l'invasion par *Robinia pseudoacacia* aux échelles locales et continentales. Réponse à l'AO projet innovant du département EFPA. Coordination de la réponse.

**2014. DiversBLoc: Genetic Diversity of Black Locust using SNP markers. Réponse à l'AO intra-projet Trees4Future. Rédaction: Verdu C, Lassois L,**

**Mariette S, Plateforme génome transcriptome de Bordeaux. coResponsable du projet.**

2013. TIGER: Tree Invasions: disentangling the role of Genetic by Environment interactions on invasion mechanisms and impacts across euRope. Réponse à l'appel d'offres Biodiversa Pan-European call for international research projects on Invasive Species and Biological Invasions. Coordination : Porté A.

2013. Diversité de l'abricotier sauvage et cultivé à l'échelle de son aire de distribution : étude à l'aide de marqueurs neutres sur l'ensemble du génome et de marqueurs liés à des loci d'intérêt. Réponse à l'appel d'offres SFR BIE. Coordination de la réponse.

**2012-2014. ABRIWG. Génomique comparative et fonctionnelle de la résistance à la sharka et des besoins en froid chez les arbres fruitiers à noyaux. Réponse à l'appel à projets de l'Agence National de la Recherche Chaire d'Excellence, édition 2011. Coordination : Abbott AG. Participation au projet (génétique d'association).**

**2011-2014. STONE: "Genetic Diversity of Stone Fruit trees in Europe, Caucase and mid-Asia". Réponse à l'appel d'offres Marie Curie IRSES. Coordination : Decroocq V. Participation à la rédaction. Responsable d'un groupe de travail.**

1.3.2. PERIODE UREF

2010. Optimisation d'un protocole de multiplexage de microsattellites en vue d'étude de génétique des populations chez *Prunus* sp. Réponse à l'appel d'offres IFR103. Coordination de la réponse.

2009. FruitDiv : Structuration et évolution de la diversité neutre et non neutre chez deux espèces fruitières majeures du bassin méditerranéen, le pêcher et l'abricotier. Réponse à l'appel à projets de la Fondation pour la recherche sur la Biodiversité. Coordination : Audergon JM.

2008. Etude de la structure génétique, du polymorphisme et du déséquilibre de liaison dans des collections de rosacées fruitières (pêcher et pommier) à l'aide d'outils moléculaires. Réponse à l'appel d'offres Génomique de l'Agence Nationale de la Recherche. Coordination : Costes E.

2008. Polymorphisme intra et interspécifique et évolution moléculaire des gènes eIF4E et eIF(iso)4E chez *Prunus* sp. Réponse à l'appel d'offres IFR103. Coordination : Decroocq V.

2008. Structure de la variabilité génétique et phénotypique dans des collections de cerisiers *Prunus avium* L. en vue d'études de génétique d'association. Réponse à l'appel d'offres Post-Doc INRA.

**2008. Etude du déséquilibre de liaison sur deux espèces de *Prunus* : des différences sont-elles détectables ? Réponse à l'appel d'offres projet Innovant DGAP. Responsable du projet.**

**2008. Génotypage d'une famille de cartographie et de populations de cerisier doux (*Prunus avium*) en vue de l'étude du déterminisme génétique de caractères d'adaptation aux changements climatiques (date de floraison et éclatement du fruit). Réponse à l'AIP Changements climatiques. Coordination : Denoyes-Rothan B. Participation.**

**2008. Recherche de SNP et étude de leur polymorphisme sur des gènes candidats (GC) potentiellement impliqués dans la réponse au changement climatique. Réponse à l'appel d'offres plate-forme de séquençage du DGAP. Coordination : Denoyes-Rothan B. Participation.**

**2007. Lutte contre la maladie de la sharka: Diversité du pathogène et des gènes de résistance chez les Prunus. Réponse à l'appel d'offres Région. Coordination : Decroocq V. Participation.**

2007. Dynamique évolutive et effets de la sélection sur les composantes de la qualité chez quelques espèces cultivées à usage alimentaire (fruit, racine tubérisée): du phénotype aux gènes. Réponse à l'appel d'offres Biodiversité de l'Agence Nationale de la Recherche. Coordination : This P.

2007. Identification de marqueurs diagnostics de la tolérance au stress hydrique. Analyse de la diversité nucléotidique de gènes candidats et exploration phénotypique chez deux espèces pérennes fruitières. Réponse à l'appel d'offres BRG. Coordination : Pot D.

2007. Impacts of drought resulting from climate change on production and quality of perennial crops and trees. Réponse à l'appel d'offres européen COST. Coordination : CIRAD-Brésil.

2006. Biodifruit : Sustainable Management of European Fruit Tree Biodiversity and Enhancement of its Utilization (Prunus, Pyrus). Réponse à l'appel d'offres européen GENRES. Coordination : Tobutt K, Lateur M.

**2006. Projet financé par le CTPS. Collaboration INRA-CTIFL. Utilisation de microsatellites pour l'identification des variétés fruitières : cerisiers et châtaigniers. Coordination : Dirlewanger E. Participation.**

**2006. Variabilité génétique comparée entre les formes sauvage et fruitière de *Prunus avium* L. Réponse à l'appel d'offres plate-forme de génotypage du DGAP. Responsable du projet.**

2006. Diversité et origine génétique des pruniers domestiques. Réponse à l'appel d'offres des bourses post-doctorales du DGAP. Coordination de la réponse.

2005. CherryDiversity: Wild and cultivated cherry (*Prunus avium* L.) as a model tree species for sustainable use of biodiversity. Réponse à l'appel d'offres EUROCORES Programmes, Challenges of Biodiversity Science – EuroDIVERSITY. Coordination : Schueler S. (**sélectionné dans la liste finale mais financement refusé par deux pays**)

2005. Prunustory : Systématique et histoire évolutive des espèces fruitières du genre *Prunus*. Réponse à l'appel d'offres Biodiversité de l'Agence Nationale pour la Recherche. Coordination de la réponse.

### 1.3.3. PERIODE INIA

**2005. Sistemas de reproducción, flujo genético efectivo y efectos parentales: aplicación a la gestión y conservación de recursos genéticos forestales. Réponse à l'appel d'offres de recherche du Ministère espagnol de l'Education et des Sciences. Coordination : González-Martínez SC. Participation.**

**2004. Identification of Dutch elm disease resistance genes. Occurrence of the disease under global climatic changes. Réponse à l'appel d'offres de contrats "Ramón y Cajal" en Espagne. Responsable du projet.**

### 1.3.4. PERIODE CEMAGREF

**2003. Recherche par simulation des meilleurs indicateurs neutres et non neutres puis comparaison de la diversité dans les collections et les populations naturelles de deux espèces ligneuses : le peuplier noir et le merisier. Réponse à l'appel d'offres 2003 du Bureau de Ressources Génétiques. Coordination : Santi F. Participation.**

2003. Caractérisation des ressources génétiques de *Prunus avium* L. Effets combinés du paysage, de la densité d'arbres et du régime de reproduction sur les flux de gènes en populations naturelles. Réponse à l'appel à propositions de la Région Centre «Programme de recherche inter organismes et interdisciplinaires 2003». Projet de recherche sur le merisier : *Cemagref/INRA Orléans/CGAF ONF*. Coordination de la réponse.

2003. Evolution des diversités génétiques neutres et adaptatives dans un paysage : Impact de la dispersion et de la répartition spatiale des individus. Réponse à l'appel d'offres Action Concertée Incitative Jeunes Chercheuses et Jeunes Chercheurs 2003. Coordination : Austerlitz F.

**2002. Mesure de la diversité génétique et des flux de gènes dans des populations conservatoires in situ et ex situ de merisier (*Prunus avium* L.). Modélisation de l'évolution à long terme de la diversité par simulation informatique. Demande de co-financement de bourse doctorale au Conseil Régional de la Région Centre (thèse de Solenn Stoeckel). Responsable du projet.**

2002. Les collections *ex situ* : une voie à prospecter pour la conservation des ligneux ? Réponse à l'appel d'offres Action Concertée Incitative Jeunes Chercheuses et Jeunes Chercheurs 2002. Coordination : Brachet S.

2002. Caractérisation moléculaire des vergers à graines de Douglas et comparaison avec la ressource naturelle. Utilisation pour la traçabilité des graines et plants produits par les vergers. Réponse à l'appel d'offres CTPS : «La qualité des semences et des plants : une contribution à la qualité de la production». Coordination : Héois B.

2002. Traçabilité géographique et spécifique des matériels forestiers des chênes : aspects techniques et juridiques. Réponse au contrat de branche du Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation, de la Pêche et des Affaires Rurales «Exploitation des qualités et du potentiel d'adaptation des variétés et des semences et plants – aspects économiques et juridiques». Coordination : Héois B.

## 1.4. CONTRIBUTION A L'ENSEIGNEMENT, LA FORMATION, L'ENCADREMENT D'ETUDIANTS ET DE JEUNES CHERCHEURS

### 1.4.1. ENSEIGNEMENT

Depuis 2012. UE de Génétique Evolutive du Master II Biodiversité et Ecosystèmes Continentaux : Cours sur l'introduction à l'évolution des systèmes de reproduction (depuis 2013), participation à l'évaluation des masters (jury) et contribution à l'animation du TD Inférences en génétique des populations - tests d'écarts à la neutralité et du TD de génétique d'association (2012-2014).

2008-2011. ENITA de Bordeaux. Génétique des populations. 2<sup>ème</sup> année. Etude de l'histoire évolutive du cerisier *Prunus avium*.

2004-2006. Que sont les ressources génétiques? Approches moléculaires et phénotypiques de la variabilité génétique chez les plantes. Master 2<sup>ème</sup> année «Ecosystèmes Terrestres et Actions de l'Homme», Module «Dynamique et structuration des populations animales et végétales". Université d'Orléans.

2003. Apport des marqueurs moléculaires pour l'étude de la variabilité génétique des arbres forestiers. Institut National d'Horticulture 2<sup>ème</sup> année.

2003. Collin E, Mariette S. Conservation des ressources génétiques des arbres forestiers : l'exemple de la conservation *ex situ* et *in situ* des ormes. DEA «Environnement, Milieux, Techniques, Sociétés», MNHN.

2002-2004. Gestion des ressources génétiques forestières. Formation des Ingénieurs Forestiers (ENGREF) 1<sup>ère</sup> année.

### 1.4.2. FORMATION

2014. Exposé à l'Unité Expérimentale Arboricole de Toulonne. Génétique des populations et histoire évolutive des *Prunus* cultivés. Conséquences pour l'étude du déterminisme génétique de caractères d'importance agronomique.

2013. Séminaire de formation dans le cadre d'un projet international. Introduction to association studies. An example with Plum pox virus resistance in *Arabidopsis thaliana*. Bakou, juin. Projet STONE.

2012. Mise en place et animation d'un workshop dans le cadre d'un projet international. Genetic diversity analyses workshop. Bakou, 22-24 octobre. Projet STONE.

2012. Abbasov Mehraj & Babayeva Sevda. Analyse de la diversité d'abricotiers asiatiques. Projet STONE.

2011. Mamedov Alamdar. Analyse de la diversité de cerisiers azeris. Projet STONE.

### 1.4.3. (CO)-ENCADREMENT DE THESARDS

Bouteiller Xavier (2015-2018) Rôle des stratégies d'histoire de vie et de l'adaptation dans la dynamique d'invasion par *Robinia pseudoacacia*. Thésard de l'École Doctorale Sciences et Environnements ED 304 SE Université de Bordeaux. Co-direction via ADT

de l'étudiant avec Annabel Porté. Devenir du thésard : travaille en analyse de données entreprise privée.

Poque Sylvain (2009-2012) Identification de nouveaux mécanismes de résistance au Plum Pox Virus chez *Arabidopsis thaliana*. Mémoire de doctorat, Ecole Doctorale Sciences de la Vie et de la Santé, Université Bordeaux I, Université Bordeaux Segalen. Directrice de thèse : Véronique Decroocq. Contribution : analyse des données en lignées multiparentales et analyse des données de génétique d'association sur *Arabidopsis thaliana*, discussions scientifiques avec le thésard.

Stoeckel Solenn (2002-2006) Impact de la reproduction asexuée et du système d'auto incompatibilité gamétophytique sur la structuration et l'évolution de la diversité génétique d'une essence forestière entomophile et disséminée, *Prunus avium* L. Mémoire de doctorat, ENGREF, Spécialité Sciences Forestières. Directrice de thèse : Nathalie Frascaria-Lacoste. Direction effective de la thèse. Devenir du thésard : Chargé de recherche INRA Rennes.

#### 1.4.4. (CO)-ENCADREMENT D'ETUDIANTS

Dugay Thibaut (2019) Quantification de la clonalité chez le robinier. Licence 3, Université de Bordeaux.

Brian Jérémy (2017) Rôle de la reproduction sexuée dans la dynamique d'invasion par *Robinia pseudoacacia* en France. Master 1 Sciences, Technologies, Santé, Mention Biodiversité, Ecologie et Evolution. Co-encadrement de l'étudiant avec Annabel Porté et Xavier Bouteiller.

Moret Florian (2017) Variabilité phénotypique du développement juvénile de *Robinia pseudoacacia* en fonction de l'aire d'origine et de la température. Master 2 Sciences - Technologie – Santé Mention Ecosystèmes, Agrosystèmes, Développement Durable Spécialité Ecologie, Agroécologie, Biodiversité, Université de Picardie. Co-encadrement de l'étudiant avec Annabel Porté et Xavier Bouteiller.

Jehanne Quentin (2016) Détermination informatique des polymorphismes génétiques au sein d'un groupe d'espèces d'arbres tropicaux. Master 2 Bioinformatique, Université de Bordeaux. Co-encadrement de l'étudiant avec Myriam Heuertz.

Pucheu Marion (2016) Stage de laboratoire acquisition de données moléculaires sur *Robinia pseudoacacia* L1 SVT et CMI (Cursus Master en Ingénierie) de l'Université de Poitiers. Co-encadrement de l'étudiante avec Xavier Bouteiller.

Aikio Emmi (2015) Etude de la structure génétique chez *Robinia pseudoacacia*. License 3 Université de Oulu (Finlande).

Bouteiller Xavier (2015) Plasticité phénotypique et différenciation génétique entre populations européennes de *Robinia pseudoacacia*. M2 ESEB Environnement, Sols, Eaux et Biodiversité, Parcours BIODIVERSITÉ, Université de Rouen. Co-encadrement de l'étudiant avec Annabel Porté.

Harmand Noémie (2012) Détection de signaux d'adaptation locale dans des populations mixtes de chênes sessiles (*Quercus petraea*) et de chênes pédonculés (*Quercus robur*). Master Biologie et Ecologie de la Forêt, l'Agronomie et



l'Environnement. Spécialité Biologie des Interactions Plante-Environnement. Co-encadrement de l'étudiante avec Erwan Guichoux et Pauline Garnier-Géré.

Cortijo Sandra (2007) Impacts génétiques de la domestication de *Prunus avium* : étude de la diversité du système d'auto-incompatibilité. Master I Génétique et Développement des Plantes.

Thiery Claire (2006) Caractérisation de l'incompatibilité gamétophytique du cerisier doux *Prunus avium*. 2<sup>ème</sup> année d'Ingénieur ENSAM.

Horvath Aniko (2006) Variabilité génétique et morphologique des pruniers domestiques. DES en Sciences Naturelles, Université de Bordeaux I.

Toussaint Sandrine (2004) Etude de l'influence du système de reproduction sur le taux de fructification et les flux polliniques chez le merisier (*Prunus avium* L.). DESS «Gestion de la Biodiversité : Méthodes d'étude et de valorisation des ressources génétiques», Université Paris VI.

Balsemin Emilie (2002) Etude de la qualité du brassage génétique dans un verger à graines intensif de merisier *Prunus avium* L. DESS «Gestion de la Biodiversité : Méthodes d'étude et de valorisation des ressources génétiques», Université Paris VI.

Derory Jérémy (2000) Etude de la diversité génétique du Pin maritime en France en utilisant des marqueurs microsatellites. 3<sup>ème</sup> année d'Ingénieur Ecole Nationale d'Ingénieurs des Travaux Agricoles de Bordeaux.

Chagné David (1998-1999) Mise au point de marqueurs microsatellites chez le Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) pour des études en Cartographie et en Génétique des Populations. Maîtrise Biologie des Populations et des Ecosystèmes, Université de Bordeaux I.

Lartigue Audrey (1998) Mise au point de microsatellites chez le Pin maritime. 3<sup>ème</sup> année Ecole Supérieure de Luminy, Département Génie Biologique et Microbiologie Appliquée, Marseille.

Lézier Céline (1998) Analyse du polymorphisme du Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) par les Amplified Fragment Length Polymorphisms (AFLP). Maîtrise de Sciences et Techniques, Biophysologie Appliquée aux Productions Végétales, Angers.

Cabrero Cécile (1997) Amplification génique et marquage moléculaire à l'aide de microsatellites sur Chênes sessiles, Chênes pédonculés et Pins maritimes. DEUG B - Biologie Cellulaire et Physiologie, Université de Bordeaux I.

#### 1.4.5. PARTICIPATION A DES COMITES ET JURYS DE THESE

2015. Examinatrice jury de thèse de Diane Leforestier. Localisation de régions du génome du pommier contrôlant la variation de caractères de qualité du fruit et de résistance aux maladies : signatures de sélection et génétique d'association. INRA Angers.



2010. Comité de thèse de Thierry Lacombe. Etude de l'histoire évolutive de la vigne (*Vitis vinifera* L.) par l'analyse de la diversité allélique de gènes impliqués dans les caractères d'intérêt agronomiques. INRA Montpellier.

2009. Comité de thèse de Pierre Abadie. Génétique et évolution des systèmes de compatibilité de croisement dans le complexe d'espèces chêne sessile-chêne pédonculé. INRA Pierroton.

2008. Comité de thèse de Nicolas Chenault. Evaluation du risque d'introgession d'espèces ou variétés exotiques dans les populations naturelles de peupliers noirs sauvages. INRA Orléans.

2008. Examinatrice jury de thèse de Pablo Fuentes Utrilla. Estudio de la variabilidad genética del género *Ulmus* L. en España mediante marcadores moleculares. Universidad Politécnica de Madrid. ETSI de Montes.

#### 1.4.6. COLLABORATION AVEC DES POST-DOCS

2010. Arunyawat Uraiwan. Structure et déséquilibre de liaison chez *Prunus avium* L. sauvage et domestique.

2008. Sicard Ophélie. Développement d'amorces pour amplifier des gènes de floraison.

2006. Navascués Miguel. Développement d'un modèle de simulations pour une espèce combinant reproduction asexuée et reproduction sexuée par système d'auto-incompatibilité gamétophytique.

## 1.5. PUBLICATIONS, COMMUNICATIONS ET AUTRES CONTRIBUTIONS

### 1.5.1. PUBLICATIONS DANS DES JOURNAUX INDEXÉS WOS (\* = FIRST CO-AUTHORSHIP)

32. Bouteiller XP, Verdu CF, Aikio E, Bloese P, Dainou K, Delcamp A, De Thier O, Guichoux E, Mengal C, Monty A, Pucheu M, van Loo M, Porté AJ, Lassois L, **Mariette S** (2019) A few north Appalachian populations are the source of European black locust. *Ecology & Evolution*, 9, 2398-2414. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.4776>
31. Lang T, Abadie P, Léger V, Decourcelle T, Frigerio J-M, Burban C, Bodénès C, Guichoux E, Le Provost G, Robin C, Tani N, Léger P, Lepoittevin C, El Mujtar V, Hubert F, Tibbits J, Paiva J, Franc A, Raspail F, **Mariette S**, Reviron M-P, Plomion C, Kremer A, Desprez-Loustau M-L, Garnier-Géré P (2018) High-quality SNPs from genic regions highlight introgression patterns among European white oaks (*Quercus petraea* and *Q. robur*). bioRxiv DOI: <https://doi.org/10.1101/388447>
30. Bouteiller XP, Barraquand F, Garnier-Géré P, Harmand N, Laizet Y, Raimbault A, Segura R, Lassois L, Monty A, Verdu C, **Mariette S**, Porté AJ (2018) No evidence for genetic differentiation in juvenile traits between Belgian and French populations of the invasive tree *Robinia pseudoacacia*. *Plant Ecology and Evolution*, 151, 5-17. DOI: [10.5091/plecevo.2018.1403](https://doi.org/10.5091/plecevo.2018.1403)
29. Bouteiller XP, Porté AJ, **Mariette S**, Monty A (2017) Using automated sanding to homogeneously break seed dormancy in black locust (*Robinia pseudoacacia* L., Fabaceae). *Seed Science Research*, 27, 243-250. DOI: [10.1017/S0960258517000150](https://doi.org/10.1017/S0960258517000150)
28. Becheler R, Masson J-P, Arnaud-Haond S, Halkett F, **Mariette S**, Guillemin M-L, Valero M, Destombe C, Stoeckel S (2017) ClonEstiMate, a Bayesian method for quantifying rates of clonality of populations genotyped at two-time steps. *Molecular Ecology Resources*, 17, e251-e267. DOI: [10.1111/1755-0998.12698](https://doi.org/10.1111/1755-0998.12698)
27. Verdu CF, Guichoux E, Quevauvillers S, De Their O, Laizet Y, Delcamp A, Gevaudant F, Monty A, Porté AJ, Lejeune P, Lassois L, **Mariette S** (2016) Dealing with paralogy in RADseq data: in silico detection and single nucleotide polymorphism validation in *Robinia pseudoacacia* L. *Ecology & Evolution*, 6, 7323-7333. DOI: [10.1002/ece3.2466](https://doi.org/10.1002/ece3.2466)
26. **Mariette S**, Wong Jun Tai F, Roch G, Barre A, Chague A, Decroocq S, Groppi A, Laizet Y, Lambert P, Tricon D, Nikolski M, Audergon J-M, Abbott AG, Decroocq V (2016) Genome-wide association links candidate genes to resistance to Plum Pox Virus in apricot (*Prunus armeniaca*). *New Phytologist*, 209, 773-784. DOI: [10.1111/nph.13627](https://doi.org/10.1111/nph.13627)
25. Poque S, Pagny G, Ouibrahim L, Chague A, Eyquard J-P, Caballero M, Candresse T, Caranta C, **Mariette S**, Decroocq V (2015) Allelic variation at the *rpv1* locus controls partial resistance to Plum pox virus infection in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*, 15:159. DOI: [10.1186/s12870-015-0559-5](https://doi.org/10.1186/s12870-015-0559-5)
24. Lander TA, Klein EK, Stoeckel S, **Mariette S**, Musch B, Oddou-Muratorio S (2013) Interpreting realized pollen flow in terms of pollinator travel paths and land-use

resistance in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology*, 28, 1769-1783. DOI: 10.1007/s10980-013-9920-y

23. Pagny G\*, Paulstephenraj P\*, Poque S\*, Sicard O, Cosson P, Eyquard J-P, Caballero M, Chague A, Gourdon G, Negrel L, Candresse T, **Mariette S**, Decroocq V (2012) Family-based linkage and association mapping reveals novel genes affecting Plum pox virus infection in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist*, 176, 873-886. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2012.04289.x

22. Arunyawat U, Capdeville G, Decroocq V, **Mariette S** (2012) Linkage disequilibrium in French wild cherry germplasm and worldwide sweet cherry germplasm. *Tree Genetics & Genomes*, 8, 737-755. DOI: 10.1007/s11295-011-0460-9

21. Stoeckel S, Klein EK, Oddou-Muratorio S, Musch B, **Mariette S** (2012) Microevolution of S-allele frequencies in wild cherry populations: respective impacts of negative frequency dependent selection and genetic drift. *Evolution*, 66, 486-504. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2011.01457.x

20. Horvath A, Balsemin E, Barbot J-C, Christmann H, Manzano G, Reynet P, Laigret F, **Mariette S** (2011) Phenotypic variability and genetic structure in plum (*Prunus domestica* L.), cherry plum (*P. cerasifera* Ehrh.) and sloe (*P. spinosa* L.). *Scientia Horticulturae*, 129, 283-293. DOI: 10.1016/j.scienta.2011.03.049

19. Salayeva S, Decroocq S, **Mariette S**, Akhundova E (2010) Comparison of genetic diversity between cultivated and wild grape varieties originating from the Near-Caspian zone of Azerbaijan. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin*, 44, 191-200.

18. **Mariette S**, Tavaud M, Arunyawat U, Capdeville G, Millan M, Salin F (2010) Population structure and genetic bottleneck in sweet cherry estimated with SSRs and the gametophytic self-incompatibility locus. *BMC Genetics* 11:77. DOI: 10.1186/1471-2156-11-77

17. Navascués M, Stoeckel S, **Mariette S** (2010) Genetic diversity and fitness in small populations of partially asexual, self-incompatible plants. *Heredity*, 104, 482-492. News and Commentary & Featured Article *Heredity*, may 2010. DOI: 10.1038/hdy.2009.159

16. Stoeckel S, Castric V, **Mariette S**, Vekemans X (2008) Unequal allelic frequencies at the self-incompatibility locus within local populations of *Prunus avium* L.: an effect of population structure? *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 889-899. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2008.01504.x

15. **Mariette S**, Balsemin E, Stoeckel S, Tavaud M, LeBouler H, Santi F, Verger M (2007) Parental participation in progeny and effective population sizes in experimental seed orchards of wild cherry *Prunus avium* L. (Batsch). *Annals of Forest Science*, 64, 533-539. DOI: 10.1051/forest:2007030

14. Bou Dagher-Kharrat M, **Mariette S**, Lefèvre F, Fady B, Grenier G, Plomion C, Savouré A (2007) Geographical diversity and genetic relationships among *Cedrus* species estimated by AFLP. *Tree Genetics & Genomes*, 3, 275-285. DOI: 10.1007/s11295-006-0065-x

13. Stoeckel S, Grange J, Fernandez-Manjarres JF, Bilger I, Frascaria-Lacoste N, **Mariette S** (2006) Heterozygote excess in a self-incompatible and partially clonal forest tree species – *Prunus avium* L. *Molecular Ecology*, 15, 2109-2118. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.02926.x
12. Scotti-Saintagne C, **Mariette S**, Porth I, Goicoechea PG, Barreneche T, Bodénès C, Burg K, Kremer A (2004) Genome scanning for interspecific differentiation between two closely related oak species (*Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl.). *Genetics*, 168, 1615-1626. DOI: 10.1534/genetics.104.026849
11. González-Martínez SC, **Mariette S**, Ribeiro MM, Burban C, Raffin A, Chambel MR, Ribeiro CAM, Aguiar A, Plomion C, Alía R, Gil L, Vendramin GG, Kremer A (2004) Genetic resources in maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton): molecular and quantitative measures of genetic variation and differentiation among maternal lineages. *Forest Ecology and Management*, 197, 103-115. DOI: 10.1016/j.foreco.2004.05.008
10. Derory J, **Mariette S**, González-Martínez SC, Chagné D, Madur D, Gerber S, Ribeiro MM, Plomion C (2002) What can nuclear microsatellites tell us about maritime pine genetic resources conservation and provenances certification strategies? *Annals of Forest Science*, 59, 699-708. DOI: 10.1051/forest:2002058
9. **Mariette S**, Le Corre V, Austerlitz F, Kremer A (2002) Sampling within the genome for measuring within-population diversity: trade-offs between markers. *Molecular Ecology*, 11, 1145-1156. DOI: 10.1046/j.1365-294X.2002.01519.x
8. Ribeiro MM\*, **Mariette S\***, Vendramin GG, Plomion C, Kremer A (2002) Comparison of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) diversity estimates using SSRcp and AFLP data. *Molecular Ecology*, 11, 869-877. DOI: 10.1046/j.1365-294X.2002.01490.x
7. Ribeiro MM\*, LeProvost G\*, Gerber S, Vendramin GG, Anzidei M, Decroocq S, Marpeau A, **Mariette S**, Plomion C (2002) Origin identification of maritime pine stands in France using chloroplast single-sequence repeats. *Annals of Forest Science*, 59, 53-62. DOI: 10.1051/forest:2001005
6. **Mariette S**, Cottrell J, Csaikl UM, Goicoechea P, König A, Lowe AJ, Van Dam BC, Barreneche T, Bodénès C, Streiff R, Burg K, Groppe K, Munro RC, Tabbener H, Kremer A (2002) Comparison of levels of genetic diversity detected with AFLP and microsatellite markers within and among mixed *Q. petraea* (Matt.) Liebl. and *Q. robur* L. stands. *Silvae Genetica*, 51, 72-79. DOI: 10.1046/j.1365-2540.2001.00852.x
5. **Mariette S**, Chagné D, Lézier C, Pastuszka P, Raffin A, Plomion C, Kremer A (2001) Genetic diversity within and among *Pinus pinaster* populations: comparison between AFLP and microsatellite markers. *Heredity*, 86, 469-479. DOI: 10.1046/j.1365-2540.2001.00852.x
4. **Mariette S\***, Chagné D\*, Decroocq S, Vendramin GG, Lalanne C, Madur D, Plomion C (2001) Microsatellite markers for *Pinus pinaster* Ait. *Annals of Forest Science*, 58, 203-206.

3. Gerber S, **Mariette S**, Streiff R, Bodénès C, Kremer A (2000) Comparison of microsatellites and AFLP markers for parentage analysis. *Molecular Ecology*, 9, 1037-1048. DOI: 10.1046/j.1365-294x.2000.00961.x

2. Austerlitz F, **Mariette S**, Machon N, Gouyon PH, Godelle B (2000) Effects of colonization processes on genetic diversity: Differences between annual plants and tree species. *Genetics*, 154, 1309-1321.

1. **Mariette S**, Lefranc M, Legrand P, Taneyhill D, Frascaria-Lacoste N, Machon N (1997) Genetic variability in wild cherry populations in France. Effects of colonizing processes. *Theoretical and Applied Genetics*, 94, 904-908. DOI: 10.1007/s001220050494

#### 1.5.2. COMMUNICATIONS DANS DES CONGRES ET COLLOQUES (LE RESPONSABLE DE LA COMMUNICATION EST SOULIGNE)

76. Heuertz M, Jehanne Q, Budde K, Caron H, Tysklind N, Scotti-Saintagne C, Guichoux E, Molino J.F., Sabatier D, El Mujtar V, Franc A, Garnier-Géré P, **Mariette S** (2018) Evolutionary history of tropical tree species complexes: species delimitation and adaptive genetic variation in the Brazil nut clade (Lecythidaceae). Colloque Evolution 2018, Montpellier, 19-22 août 2018. (Poster).

75. Garnier-Géré P, **Mariette S**, Lepoittevin C (2018) Strong evidence of Bateson-Dobzhansky-Muller incompatibilities in white oaks shed light on the evolution of their reproductive barriers. Colloque Evolution 2018, Montpellier, 19-22 août 2018. (Communication orale).

74. Heuertz M, Jehanne Q, Budde KB, Caron H, Tysklind N, Scotti-Saintagne C, Guichoux E, Molino JF, Sabatier D, El Mujtar V, Franc A, Garnier-Géré P, **Mariette S** (2018) Evolutionary history of tropical tree species complexes: species delimitation and adaptive genetic variation in the Brazil nut clade (Lecythidaceae). European Conference of Tropical Ecology, Paris 26-29 Mars 2018. (Communication orale).

73. Garnier-Géré P, Abadie P, Lepoittevin C, **Mariette S**, Lang T (2017) Evolution of reproductive barriers in European oaks. IUFRO Conference “*Genetics and Genomics of Fagaceae and Nothofagaceae*”, Nov. 1-3, 2017, Shangai, China. (Communication orale).

72. Bouteiller XP, Moret F., Born D, Delcamp A, Goicoechea PG, Klisz M, Lassois L, Longaner R, Martinik A, Mengal C, Monty A, Pino J, Pucheu M, Schneck V, Segura R, Van Loo M, Verdu C, Wodja T, **Mariette S**, Porté AJ (2017) Getting better: which germination and juvenile traits are important for invasion in *Robinia pseudoacacia*. EMPSEB23, Septembre 2017, Krasieczyn, Poland. (Communication orale).

71. Heuertz M, Jehanne Q, Budde KB, Caron H, Scotti-Saintagne C, Franc A, **Mariette S** (2017) Species delimitation and introgression in tropical trees: Lecythidaceae in French Guiana. INPA, Manaus, Brazil, Juillet 2017 (Communication orale).

70. Heuertz M, Jehanne Q, Budde KB, Caron H, Scotti-Saintagne C, Franc A, **Mariette S** (2017) Species delimitation and introgression in tropical trees: Lecythidaceae in French Guiana. Journée Génétique du Département EFPA. Orléans, 22 juin (Communication orale).

69. Bouteiller XP, Monty A, Aikio E, Verdu C, Segura R, Raimbault A, Lassois L, **Mariette S**, Porté AJ (2017) Born in the USA, a quantitative genetic study of the invasive tree *Robinia pseudoacacia* in Europe. 4th Young Natural History scientists' Meeting, Paris, France, 7-11 février (Communication orale).
68. Heuertz M, Jehanne Q, Budde K, Caron H, El Mujtar V, Franc A, Garnier-Géré P, Guichoux E, Scotti-Saintagne C, Molino J-F, Sabatier D, **Mariette S** (2017) Hybridization and patterns of adaptive genetic variation in tropical trees of the *Bertholletia* clade (*Lecythidaceae*) in French Guiana European Conference of Tropical Ecology, Annual Meeting of the Society for Tropical Ecology, Brussels, Belgium, 6-10 février (Communication orale).
67. **Mariette S\***, Heuertz M\*, Caron C, Delcamp A, De Thier O, El Mujtar V, Franc A, Garnier-Géré P, Gévaudant F, Guichoux E, Jehanne Q, Laizet Y, Lassois L, Lejeune P, Molino J-F, Monty A, Porté A, Quevauvillers S, Sabatier D, Verdu C (2016) How much can we trust in in silico detected RADseq loci and SNPs? Journée RADseq du GDR Génomique Environnementale, Paris, France, 25 novembre (Communication orale invitée).
66. Becheler R, Masson JP, Arnaud-Haond S, Halkett F, **Mariette S**, Guillemin ML, Valéro M, Destombe C, Stoeckel S (2016) Inférence quantitative des taux de clonalité à partir de données génétiques: «ClonEstiMate». Réunion du groupe Champignons-Interactions durables – BASC, Paris, France, 22 novembre (Communication orale).
65. Heuertz M, Olsson S, Torroba-Balmori P, Budde K, Rakotonandrasana S, Rakotondrafara A, Caron H, Scotti-Saintagne C, **Mariette S**, Franc A, Jehanne Q, Sanmartín I (2016) Hybridization and the evolution of tropical tree species complexes. Annual Meeting of the Excellence Laboratory “Centre for the study of biodiversity in Amazonia”, Cayenne, French Guiana, Octobre 2016 (Communication orale).
64. Verdu C, Bouteiller XP, Aikio E, Daïnou K, Delcamp A, de Thier O, Gévaudant F, Guichoux E, Laizet Y, Lejeune P, Mengal C, Quevauvillers S, Raimbault A, Ségura R, Lassois L, Monty A, **Mariette S**, Porté A (2016) A multidisciplinary insight in *Robinia pseudoacacia* genetic and phenotypic diversity. 9<sup>th</sup> International Conference on Biological Invasions, NEOBIOTA, Vianden, Luxembourg, 14-16 septembre, Abstr. Fr-S8-03 (Communication orale).
63. Heuertz M, Olsson S, Torroba-Balmori P, Rakotonandrasana S, Rakotondrafara A, Béatrix M, Caron H, Scotti-Saintagne C, **Mariette S**, Franc A, Jehanne Q, Sanmartín I (2016) The evolution of tropical tree species complexes. 53<sup>rd</sup> Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, Montpellier, France, 19-23 juin, Abstr. O31-05 (Communication orale).
62. **Mariette S**, Wong Jun Tai F, Roch G, Barre A, Chague A, Decroocq S, Groppi A, Laizet Y, Lambert P, Tricon D, Nikolski M, Audergon J-M, Abbott AG, Decroocq V (2016) GWAS in apricot: pros and cons of the approach. Journée Génétique du Département EFPA, Arcachon, France, 2 juin (Communication orale).
61. Bouteiller XP, Aikio E, Raimbault A, Segura R, Lassois L, Monty A, Verdu C, **Mariette S**, Porté A (2016) No evidence for genetic differentiation between French and Belgian populations of the exotic tree *Robinia pseudoacacia*. IUFRO Genomics and

Forest Tree Genetics Conference, Arcachon, France, 30 mai – 3 juin, Abstr. S2.21 (Poster).

60. Heuertz M, Olsson S, Torroba-Balmori P, Rakotonandrasana S, Rakotondrafara A, Béatrix M, Caron H, Scotti-Saintagne C, **Mariette S**, Franc A, Jehanne Q, Sanmartín I (2016) Hybridization and the evolution of tropical tree species complexes. IUFRO Genomics and Forest Tree Genetics Conference, Arcachon, France, 30 mai – 3 juin, Abstr. S2.21 (Communication orale).

59. Verdu C, Daïnou K, De Thier O, Mengal C, **Mariette S**, Porté A, Monty A, Lejeune P, Lassois L (2016) Structuration of *Robinia pseudoacacia* L. genetic diversity in the American natural range and derived Belgian populations. IUFRO Genomics and Forest Tree Genetics Conference, Arcachon, France, 30 mai – 3 juin, Abstr. S5.11 (Poster).

58. Verdu C, Guichoux E, Quevauvillers S, De Thier O, Laizet Y, Monty A, Porte A, Lejeune P, Lassois L, **Mariette S** (2016) SNP development from RADseq data for the non-model species *Robinia pseudoacacia* L. Trees4Future Conference, Brussels, Belgium, 4-6 avril (Poster).

57. **Mariette S**, Garnier-Géré P (2015) Genome-wide diversity patterns in two domesticated *Prunus* species (peach and cherry) using NGS data. Society for Molecular Biology and Evolution annual meeting, Vienna, Austria, 12-16 juillet, Abstr. 160A (Poster).

56. Tricon D, Faivre d'Arcier J, **Mariette S**, Decroocq V (2014) Search for natural variants of genes coding eukaryotic initiation factors in *Prunus* species: Identification of new sources of resistance to sharka disease. II International Symposium on Wild Relatives of Subtropical and Temperate Fruit and Nut Crops, Baku, Azerbaijan, 7-12 avril, Abstr. 88 (Poster).

55. Decroocq V, **Mariette S**, Wong Jun-Tai F, Decroocq S, Tricon D, Babayeva S, Abbott AG (2014) World-wide genetic diversity analysis of resistance source(s) to sharka in apricot. II International Symposium on Wild Relatives of Subtropical and Temperate Fruit and Nut Crops, Baku, Azerbaijan, 7-12 avril, Abstr. 29 (Communication orale).

54. Decroocq V, Decroocq S, **Mariette S**, Lambert P, Roch G, Audergon J-M, Geuna F, Bassi D, Dondini L, Tartarini S, Salava J, Abbott AG (2014) Conventional and Molecular Breeding Strategies for resistance to sharka disease in Stone Fruit trees. II International Symposium on Wild Relatives of Subtropical and Temperate Fruit and Nut Crops, Baku, Azerbaijan, 7-12 avril, Abstr. 25 (Communication orale).

53. Abbott AG, **Mariette S**, Wong Jun Tai F, Andreini L, Zhebentyayeva T, Liu Z, Roch G, Tricon D, Lambert P, Audergon J-M, Nicholski M, Groppi A, Barre A, Bodenes C, Le Provost G, Plomion C, Kremer A, Dardick C, Scorza R, Hebard F, Dana Nelson C, Merkle S, Nairn CJ, Decroocq V (2014) Control of Chilling Requirement and Flowering Time in Trees; Linking Genetics and Genomics to Understand These Complex Phenological Traits in Deciduous Fruit and Forest Trees. 22<sup>nd</sup> international conference of the Plant and Animal Genome, San Diego, USA, 11-15 janvier. 11-15 janvier. Abstr. W585 (Communication orale).

52. **Mariette S**, Arunyawat U, Tavaud-Pirra M (2014) Insights into the Evolutionary History of Sweet Cherry (*Prunus avium* L.). 22<sup>nd</sup> international conference of the Plant and Animal Genome, San Diego, USA, 11-15 janvier. Abstr. W258 (Communication orale invitée par organisatrices du workshop "Domestication genomics").
51. Decroocq V, **Mariette S**, Wong Jun Tai F, Decroocq S, Tricon D, Lambert P, Roch G, Audergon J-M, Nicholski M, Groppi A, Barre A, Geuna F, Bassi D, Tartarini S, Dondini L, Zhebentyayeva T, Abbott AG (2014) Genome Wide Sequence-Based Association Studies for Dissection of Important Agronomic Traits in Apricot. 22<sup>nd</sup> international conference of the Plant and Animal Genome, San Diego, USA, 11-15 janvier. Abstr. W312 (Communication orale).
50. Decroocq V, **Mariette S**, Wong Jun Tai F, Abbott AG (2013) Comparison of association genetic approaches to gene discovery in perennial versus annual species. Gregor Mendel Institute, Magnus Nordborg's group, Vienna, Austria, 13-14 novembre (Communication orale).
49. **Mariette S**, Wong Jun Tai F, Decroocq V, Zhebentyayeva T, Andreini L, Roch G, Tricon D, Lambert P, Audergon J-M, Nicholski M, Groppi A, Barre A, Bodenes C, Plomion C, Kremer A, Abbott A (2013) ABRIWG: High-resolution whole genome sequence based study of core apricot breeding germplasm. A foundational perennial tree system for study of adaptive phenological traits and their selection in fruit and forest trees. Plant Genome Evolution, A Current Opinion Conference, Amsterdam, The Netherlands, 8-10 septembre (Poster).
48. Decroocq V, Tricon D, Decroocq S, **Mariette S**, Babayeva S, Lambert P, Roch G, Audergon J-M, Geuna F, Bassi D, Dondini L, Tartarini S, Salava J, Zhebentyayeva T, Abbott AG (2013) Origin and diversity of the sources of resistance to PPV in apricot: implications and use in marker-assisted resistance to sharka. 2<sup>nd</sup> International Symposium on Plum Pox Virus, Olomouc, Czech Republic, 3-6 septembre (Communication orale).
47. Raspail F, Austerlitz F, **Mariette S**, Le Corre V, Machon N, Baradat D, Godelle B, Kremer A, Garnier-Géré P (2013) gMETAPOPOP: a software for simulating the evolution of diversity in subdivided populations of species with complex demographic features. 14<sup>th</sup> Congress of the European Society of Evolutionary Biology. Lisbon, Portugal, 19-24 août (Poster).
46. **Mariette S** (2013) Genetic diversity and fitness in gametophytic self-incompatible and asexual populations: theoretical approach and experimental observations in *Prunus avium* L. Conférence Jacques Monod "Avancées récentes sur l'évolution du sexe et des systèmes génétiques" Roscoff, France, 22-26 mai (Poster).
45. Decroocq V, Tricon D, Faivre d'Arcier J, Rubio Astudillo J, Prieto H, Zhebentyayeva T, Abbott AB, Candresse T, **Mariette S** (2010) Knowledge-based strategies for the diversification and pyramiding of resistance mechanisms to *Plum pox virus* in stone fruit trees (*Prunus* sp.). 5<sup>th</sup> International Rosaceae Genomics Conference. Cap Town, Afrique du Sud, 14-17 novembre (Communication orale).
44. **Navascués M**, Stoeckel S, Mariette S (2010) Etude d'un système de reproduction combinant auto-incompatibilité gamétophytique et asexualité. Colloque d'Ecologie



scientifique, Ecologie 2010, Montpellier, France, 2-4 septembre, Abstr. P27/04. (Poster).

43. **Stoeckel S**, Druet K, Parisey N, Jaquiéry J, Villate L, Mariette S, Simon J-P, Masson J-P (2010) Conséquences de la reproduction partiellement asexuée sur la dynamique de la diversité génétique : Modèles vs données ponctuelles. Colloque d'Ecologie scientifique, Ecologie 2010, Montpellier, France, 2-4 septembre, Abstr. P27/07 (Poster).

42. Arunyawat U, **Mariette S** (2010) Population structure and linkage disequilibrium in wild and sweet cherry (*Prunus avium* L.). International Conference New Frontiers in Plant Systematics and Evolution. Beijing, China, 7-9 juillet (Poster).

41. Arunyawat U, **Mariette S** (2010) Linkage disequilibrium in sweet and wild cherry (*Prunus avium* L.). Forest Ecosystem Genomics and Adaptation Conference, San Lorenzo de El Escorial, Espagne, 9-11 juin (Poster).

40. Stoeckel S, Klein EK, Oddou-Muratorio S, **Mariette S** (2010) Pollen dispersal in a self-incompatible species, the wild cherry (*Prunus avium* L.). Forest Ecosystem Genomics and Adaptation Conference, San Lorenzo de El Escorial, Espagne, 9-11 juin (Poster).

39. Tricon D, **Mariette S**, Decroocq V (2010) Survey of natural Stone Fruit diversity for the search of novel alleles of resistance to *Plum pox virus* (sharka disease). Green Plant Breeding Conference, Vienna, Austria, 2-5 février (Poster).

38. **Mariette S**, Navascués M (2010) Genetic diversity and fitness in gametophytic self-incompatible and asexual populations: theoretical approach and experimental observations in *Prunus avium* L. (wild and sweet cherry). Green Plant Breeding Conference, Vienna, Austria, 2-5 février (Communication orale).

37. Tricon D, Sicard O, Rivard M, **Mariette S**, Decroocq V (2009) Allelic diversity of genes coding eukaryotic translation initiation factors in Stone Fruit trees (*Prunus* species). 14<sup>th</sup> International Congress on Molecular Plant-Microbe Interaction, Québec, Canada, 19 – 23 juin (Poster).

36. Decroocq V, Rivard M, Sicard O, **Mariette S** (2008) Allelic diversity of recessive resistance genes to sharka disease in Prunoideae. 4<sup>th</sup> International Rosaceae Genomics Conference. 16-19 mars 2008, Pucon, Chile (Communication orale).

35. Stoeckel S, Grange J, **Mariette S** (2007) Genetic structure of plants that combined sexual reproduction under gametophytic self-incompatibility systems and asexual propagation: data from *Prunus avium* L. 11<sup>th</sup> Congress of the European Society of Evolutionary Biology. Uppsala, Sweden, 20-26 août (Poster).

34. Navascués M, Stoeckel S, **Mariette S** (2007) Evolution of inbreeding depression in species combining self-incompatibility and asexual reproduction. 11<sup>th</sup> Congress of the European Society of Evolutionary Biology. Uppsala, Sweden, 20-26 août (Poster).

33. **Mariette S**, Horvath A, Tavaud M (2007) Impact de la domestication sur les espèces fruitières : exemple des Prunus. Colloque Histoire des fruits, pratiques des savoirs et savoirs en pratiques. Toulouse, France, 29-31 mars (Communication orale).

32. Bastien C, Bilger I, Brachet S, Buret C, Dufour J, Frascaria-Lacoste N, Grange J, Guérin V, Jorge V, Le Guerroué B, Lesage-Descauses MC, Leveque L, Mardare I, **Mariette S**, Musch B, Sanchez L, Santi F, Stoeckel S, Villar M (2006) Recherche par simulation des meilleurs indicateurs puis comparaison de la diversité dans les collections et les populations de peuplier noir et de merisier. 6<sup>ème</sup> Colloque National BRG Ressources génétiques, des ressources partagées, La Rochelle, France, 2-4 octobre (Poster).

31. Horvath A, Christmann H, **Mariette S**, Laigret F (2006) Diversité génétique des pruniers domestiques et de leurs espèces apparentées. 9<sup>ème</sup> journées de la Biologie Moléculaire sur les Ligneux. Orléans, France, 21-23 mars (Communication orale).

30. **Mariette S** (2006) Domestication et histoire évolutive de la domestication chez les espèces fruitières. Exemples du cerisier et du châtaignier. Réunion Jeunes Chercheurs du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes. Bordeaux, France, 4-5 avril (Communication orale).

29. Stoeckel S, Grange J, Bilger I, Frascaria-Lacoste N, **Mariette S** (2005) Comment interpréter l'excès d'hétérozygotes observé en populations forestières de merisier, *Prunus avium* L.? 27<sup>ème</sup> Réunion Annuelle de Biologie et Génétique des Populations (Petit Pois Dérivé). Bordeaux, France, 29 août-1<sup>er</sup> septembre (Communication orale).

28. Stoeckel S, Grange J, Bilger I, Frascaria-Lacoste N, **Mariette S** (2005) Heterozygote excess in a self-incompatible and partially clonal forest tree species – *Prunus avium* L. 10<sup>th</sup> Congress of the European Society of Evolutionary Biology. Cracovia, Pologne, 15-20 août (Poster).

27. Stoeckel S, **Mariette S**, Frascaria-Lacoste N (2004) Faire le clone: une stratégie risquée chez le merisier? 26<sup>ème</sup> Réunion Annuelle de Biologie et Génétique des Populations (Petit Pois Dérivé). Paris, France, 24-27 août (Communication orale).

26. Saintagne C, **Mariette S**, Bodénès C, Barreneche T, Goicoechea P, Zanetto A, Plomion C, Kremer A (2003) Genomic hotspots of genetic differentiation between European sympatric oak species. 11<sup>th</sup> New Phytologist Symposium – Plant Speciation. Antigonish, Nova Scotia, Canada, 26-28 juin (Communication orale).

25. Balsemin E, **Mariette S**, Le Bouler H, Verger M, Santi F (2002) Is there panmixis in experimental seed orchards of *Prunus avium* L.? Conference "Dynamics and conservation of genetic diversity in forest ecosystems." Strasbourg, France, 1-5 décembre (Poster).

24. González-Martínez S, **Mariette S**, Ribeiro MM, Burban C, Raffin A, Chambel MR, Ribeiro C, Aguiar A, Plomion C, Alía R, Vendramin GG, Kremer A (2002) Genetic resources in maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton): are molecular and quantitative measures of genetic variation correlated? Conference "Dynamics and conservation of genetic diversity in forest ecosystems." Strasbourg, France, 1-5 décembre (Communication orale).

23. Kremer A, Petit RJ, Csaikl U, Beaulieu JL, Bordacs S, Brewer S, Burg K, Cheddadi R, Coart E, Cottrell J, Cundall N, Deans D, Ducouso A, Fineschi S, Finkeldey R, Gillies A, Goicoechea P, Grossoni P, Hallé CL, Jensen JS, Kleinschmit J, König A,

Lowe A, Madsen SF, **Mariette S**, Matyas G, Munro R, Olalde M, Oledska I, Pemonge MH, Popescu F, Reille M, Slade D, Steinhoff S, Tabbener HE, Van Dam B, De Vries S, Ziegenhagen B (2002) Colonisation dynamics and diversity of adaptive traits in european oaks (FAIROAK project). Conference "Dynamics and conservation of genetic diversity in forest ecosystems." Strasbourg, France, 1-5 décembre (Communication orale).

22. Saintagne C, **Mariette S**, Bodénès C, Barreneche T, Goicoechea P, Zanetto A, Plomion C, Kremer A (2002) Genomic hot spots of genetic differentiation between European sympatric oak species. Conference "Dynamics and conservation of genetic diversity in forest ecosystems." Strasbourg, France, 1-5 décembre (Communication orale).

21. Kremer A, Le Corre V, **Mariette S**, Ducouso A (2002) Dynamics of adaptive and molecular diversity under diversifying selection pressures. A case study in European oaks. IUFRO Symposium of Population and Evolutionary Genetics of Forest Trees. Stará Lesná, Slovakia, 25-29 août (Communication orale).

20. **Mariette S**, Le Corre V, Plomion C, Kremer A (2002) Sampling within the genome for measuring population diversity: trade-offs between markers. Experimental applications on *Pinus pinaster*, *Quercus robur* and *Quercus petraea*. IUFRO Symposium of Population and Evolutionary Genetics of Forest Trees. Stará Lesná, Slovakia, 25-29 août (Communication orale).

19. Brachet S, **Mariette S**, Genevet T, Piou D (2002) *Ex situ* collections: a way to prospect for trees conservation? Science for plant conservation – An international conference for botanic gardens. Dublin, Irlande, 8-10 juillet (Communication orale).

18. Anzidei M, Plomion C, LeProvost G, Gerber S, **Mariette S**, Ribeiro MM, Pastorelli R, Alía R, Vendramin GG (2001) Use of chloroplast microsatellite markers for the analysis of geographic distribution of diversity in *Pinus pinaster* Ait. Abstracts of the Wood, Breeding, Biotechnology and industrial expectations conference, Bordeaux, France, 11-14 juin. Abstr. p. 100 (Communication orale).

17. Bou Dagher-Kharrat M, **Mariette S**, Fady B, Lefèvre F, Grenier G, Plomion C, Savouré A (2001) Analysis of cedrus genetic geographic diversity using AFLPs. Abstracts of the Wood, Breeding, Biotechnology and industrial expectations conference. Bordeaux, France, 11-14 juin. Abstr. p. 96 (Communication orale).

16. Derory J, **Mariette S**, González-Martínez SC, Chagné D, Madur D, Gerber S, Ribeiro MM, Plomion C (2001) What can nuclear microsatellites tell us about maritime pine genetic resources conservation and provenances certification strategies? Abstracts of the Wood, Breeding, Biotechnology and industrial expectations conference. Bordeaux, France, 11-14 juin. Abstr. p. 101 (Communication orale).

15. Bodénès C, Barreneche T, Saintagne C, **Mariette S**, Brendel O, Guehl JM, Plomion C, Kremer A (2001) Molecular differentiation between two European oak species: *Quercus robur* and *Quercus petraea*. 8<sup>th</sup> international conference of the Plant and Animal Genome, San Diego, USA, 9-13 janvier. Abstr. 86 (Communication orale).

14. **Mariette S**, Derory J, Madur D, Dubos C, Plomion C (2001) Diversity analysis of french maritime pine populations using SSR markers. 9<sup>th</sup> international conference of the Plant and Animal Genome, San Diego, USA, 13-17 janvier. Abstr. 275 (Poster).
13. **Mariette S**, Le Corre V, Kremer A (2000) Impact de l'échantillonnage intra-génome sur le niveau et l'organisation de la diversité moléculaire et de la variabilité phénotypique. 3<sup>ème</sup> Colloque National BRG – Connaissance et gestion des ressources génétiques, Toulouse, France, 9-11 octobre (Communication orale).
12. Austerlitz F, **Mariette S**, Machon N, Gouyon P-H, Godelle B (2003) Effects of colonization processes on genetic diversity : differences between annual plants and tree species. Colloque «International scientific symposium on modelling and experimental research on genetic processes in tropical and temperate forests» Kourou, France, 18-22 septembre (Communication orale).
11. LeProvost G, Gerber S, Decroocq S, Ribeiro MM, Pot D, **Mariette S**, Plomion C (2000) Use of chloroplast microsatellites for stand and seed certification in maritime pine. 8<sup>th</sup> international conference of the Plant and Animal Genome, San Diego, USA, 9-13 janvier. Abstr. 340 (Poster).
10. **Mariette S**, Chagné D, Decroocq S, Vendramin GG, Lalanne C, Madur D, Plomion C (2000) Genetic diversity within and among *Pinus pinaster* Ait. populations using AFLP and microsatellites markers. 8<sup>th</sup> international conference of the Plant and Animal Genome, San Diego, USA, 9-13 janvier. Abstr. 543 (Poster).
9. **Mariette S** (1999) Mesure de la variabilité génétique intra et inter-populations: échantillonnage intra-génome et choix des marqueurs. Réunion Jeunes Chercheurs du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, Pierroton, France 6-7 mai (Communication orale).
8. **Mariette S**, Le Corre V, Kremer A (1998) Assessing genetic variability within and among populations. Which relationships between measures by different markers? European Community Data Analysis Workshop, Montpellier, France, 9-10 novembre (Communication orale).
7. **Mariette S**, Le Corre V, Kremer A (1998) Mesure de la variabilité génétique intra et inter-populations : échantillonnage intra-génome et choix des marqueurs. 20<sup>ème</sup> Réunion Annuelle de Biologie et Génétique des Populations (Petit Pois Dérivé), Lille, France, 14-17 septembre (Communication orale).
6. Kremer A, Le Corre V, **Mariette S** (1998) Population differentiation for adaptive traits and their underlying loci in forest trees : theoretical predictions and experimental results. 3<sup>rd</sup> IUFRO-FAO Consultation on Forest Genetics and Tree Improvement, Beijing, China, 22-28 août (Communication orale).
5. **Mariette S**, Le Corre V, Kremer A (1998) Mesure de la variabilité génétique intra et inter-populations : échantillonnage intra-génome et choix des marqueurs. Bureau des Ressources Génétiques : Quelques modèles et logiciels de génétique des populations, Paris, France, 15-16 janvier (Communication orale).

4. **Mariette S** (1997) Mieux connaître la diversité génétique. 3<sup>ème</sup> Rencontres Forestières : Le forestier, lien entre la nature et la société, Nancy, France, 14-15 novembre (Communication orale).
3. **Mariette S**, Machon N, Austerlitz F, Godelle B, Gouyon P-H (1997) Effects of colonisation processes on plant populations. Differences between herbaceous and tree species. 3<sup>rd</sup> meeting of PhD students in Evolutionary Genetics, Barcelone, Espagne, 26-28 février (Communication orale).
2. **Mariette S**, Machon N, Austerlitz F, Godelle B, Gouyon P-H (1996) L'Arbre et l'Herbe: cherchez la différence. 18<sup>ème</sup> Réunion Annuelle de Biologie et Génétique des Populations (Petit Pois Dérivé), Grenoble, France, 27-30 août (Communication orale).
1. **Mariette S**, Machon N, Austerlitz F, Godelle B, Gouyon P-H (1996) Processus de colonisation chez les arbres forestiers. Symposium Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes, ENS, Paris, France, 12-14 juin (Communication orale).

### 1.5.3. AUTRES PUBLICATIONS

**Mariette S**, Tavaud M, Horvath A (2016) Domestication et histoire évolutive des espèces fruitières: que pouvons-nous apprendre des études de génétique? Exemples chez les Rosacées. *in*: Ruas M-P (coord.) avec la coll. de Boissinot P, Bouby L, Durand A, Mane P, Pradat B, Puig C & Terral J-F (éds.), *Fruits d'ici et d'ailleurs – Regards sur l'histoire de quelques fruits consommés en Europe*, actes du colloque international, Toulouse, 29-31 mars 2007, éditions Omnisciences, collection Histoire des savoirs, Paris.

Millan M, **Mariette S**, Capdeville G, Thiery C, Cortijo S, Charlot G (2009) Compatibilités polliniques chez le cerisier. La biologie moléculaire au service du verger. *L'Arboriculture Fruitière*, 633, 38-40.

Millan M, **Mariette S**, Capdeville G, Thiery C, Cortijo S, Charlot G (2008) Le cerisier a trouvé ses compatibilités polliniques. *Réussir Fruits et Légumes*, 279, 54-56.

Millan M, **Mariette S**, Capdeville G, Thiery C, Cortijo S, Charlot G (2008) Biomolecular studies and orchard tests: pollen compatibility of cherry varieties. *Infos-Citfl*, 241, 20-25.

Bilger I, Dufour J, Gauthier A, Héois B, Lenoir M, **Mariette S**, Santi F, Terrasson D (2006) Le merisier, *Prunus avium* L. (2N=2X=16) (Rosacées). *In*: Claire Doré, Fabrice Varoquaux, Histoire et amélioration de cinquante plantes cultivées. Versailles: Editions Quae.

Brachet S, Bastien C, Bilger I, Buret C, Dufour J, Grange J, Guérin V, Jorge V, Le Guerroué B, Lesage-Descauses M-C, Lévêque L, Mardaré I, **Mariette S**, Musch B, Sanchez L, Stoeckel S, Villar M, Santi F (2006) Stratégies raisonnées d'échantillonnage pour capturer la diversité génétique et sa structuration dans les populations naturelles – Application aux mesures de gestion conservatoire. Actes du Colloque BRG, 6, 211-230.

Bilger I, **Mariette S**, Héois B (2004) Peuplements porte graines sélectionnés : des réservoirs de graines à la disposition des reboiseurs ; une offre intéressante, insuffisamment valorisée. *Rendez-Vous Techniques de l'ONF*, Hors série n°1, 52-63.

Kremer A, **Mariette S** (2003) Molecular markers in population genetics. In: *Molecular Markers in Plant Genetics and Biotechnology* (D. de Vienne, ed), Science Publishers, Inc., USA, 200 pp.

Austerlitz F, **Mariette S**, Machon N, Gouyon P-H, Godelle B (2003) Effects of colonization processes on genetic diversity: differences between annual plants and tree species. Actes du colloque «International scientific symposium on modelling and experimental research on genetic processes in tropical and temperate forests» Kourou, Guyane Française (B Degen, MD Loveless, A Kremer éditeurs).

Kremer A, Le Corre V, **Mariette S** (2000) Population differentiation for adaptive traits and their underlying loci in forest trees : theoretical predictions and experimental results. In: *Forest Genetics and Sustainability* (C. Mátyás, ed), Kluwer Academic Publishers, Netherlands, Volume 63, 40-66.

**Mariette S**, Le Corre V, Kremer A (1999) Sampling within the genome for measuring within-population diversity: trade-offs between markers. In: *Which DNA marker for which purpose? Final Compendium of the Research Project Development, optimisation and validation of molecular tools for assessment of biodiversity in forest trees in the European Union DGXII Biotechnology FW IV Research Programme Molecular Tools for Biodiversity*. Gillet, E.M. (ed.).

Gerber S, **Mariette S**, Streiff R, Bodénès C, Kremer A (1999) Comparison of microsatelites and AFLP markers for parentage analysis. In: *Which DNA marker for which purpose? Final Compendium of the Research Project Development, optimisation and validation of molecular tools for assessment of biodiversity in forest trees in the European Union DGXII Biotechnology FW IV Research Programme Molecular Tools for Biodiversity*. Gillet, E.M. (ed.).

#### 1.5.4. RAPPORTS DIPLOMANTS

**Mariette S** (2001) Mesure de la diversité génétique intra et inter-populations : échantillonnage intra-génome et choix des marqueurs. Applications expérimentales sur *Quercus petraea*, *Quercus robur* et *Pinus pinaster*. Mémoire de doctorat, ENGREF, Spécialité Sciences Forestières.

**Mariette S** (1996) Etude des processus de colonisation chez les arbres forestiers. Mémoire de DEA «Ecologie Générale et Production Végétale, option dynamique des populations», Paris VI/Paris XI.

#### 1.5.5. RAPPORTS DE PROJETS ET PROGRAMMES

2003-2006. Recherche par simulation des meilleurs indicateurs neutres et non neutres puis comparaison de la diversité dans les collections et les populations naturelles de deux espèces ligneuses : le peuplier noir et le merisier. Rapport final du projet BRG. Convention de recherche 14-F/2003. Responsable du projet : F. Santi. Participation à la rédaction des rapports.

2006. Qualification des variétés améliorées et des peuplements sélectionnés - Variabilité du régime de reproduction et stabilité génétique des variétés forestières. Rapport final de la convention N° 61.45.80.31/02 notifiée le 09/12/2002. Responsable du projet : B. Héois. Rédaction de la partie du rapport sur merisier.

2004. Lefèvre F, Balsemin E, Bariteau M, Bilger I, Collin E, Dufour J, Fady B, Frascaria-Lacoste N, Harvengt L, Le Bouler H, **Mariette S**, Villar M. Renforcement du dispositif de conservation et valorisation des collections nationales ex situ forestières. Compte rendu de fin de recherche d'opération d'une recherche financée par le ministère de la jeunesse, de l'éducation et de la recherche 15 p.

2003. Collin E, **Mariette S**, Bilger I. Conservation des ressources génétiques forestières (Programme 2002 Orme et merisier) et Secrétariat de la Commission Technique : rapport final. 19 p.

2003. Balsemin E, Collin E, **Mariette S** Bilan des réseaux de conservation *in situ* des ressources génétiques forestières.

2002. Collin E, **Mariette S** Conservation des ressources génétiques forestières (Programme 2001 Orme et merisier) et Secrétariat de la Commission Technique : rapport final. 23 p.

#### 1.5.6. EVALUATION DE MANUSCRITS

Annals of Forest Science, BMC Ecology, Conservation Genetics, Diversity and Distributions, European Journal of Horticultural Science, Evolutionary Applications, Forest Science, Journal of the American Society for Horticultural Science, Heredity, Molecular Ecology, Plant Ecology, Plos One, Tree Genetics & Genomes...

## 2. SYNTHÈSE DES TRAVAUX DE RECHERCHE ET PERSPECTIVES

«Il est vrai que j'ai, depuis l'enfance, l'habitude de faire raconter aux gens leurs histoires sans dire grand-chose en retour... J'ai plaisir à écouter les autres, à m'embarquer par la pensée dans leurs récits, à épouser leurs dilemmes. Mais l'écoute, qui est une attitude de générosité, peut devenir une attitude prédatrice si l'on se nourrit de l'expérience des autres et qu'on les prive de la sienne...mon comportement n'a jamais eu d'autre cause que la timidité et la pudeur. J'ai toujours du mal à croire que mes propres histoires puissent intéresser quiconque.»

Amin Maalouf, «Les désorientés»

### 2.1. PREMIERS TRAVAUX DE RECHERCHE : DEA ET THESE

#### 2.1.1. DES ARBRES ET DES HERBES (STAGE DE RECHERCHE DU DIPLOME D'ETUDES APPROFONDIES AU LABORATOIRE D'EVOLUTION ET SYSTEMATIQUE, ORSAY, 1996)

Ma première expérience de recherche s'est effectuée au sein du laboratoire d'Evolution et Systématique à Orsay, sous la direction de Nathalie Machon et en collaboration avec Frédéric Austerlitz. Au cours de mon stage de DEA, je me suis intéressée à l'impact du cycle de vie des arbres sur l'évolution de leur diversité et de leur différenciation génétique. En effet, dans une revue bibliographique sur les estimations de diversité intra-population et de différenciation inter-populations chez les plantes à l'aide de marqueurs isozymiques, Hamrick et al. (1992) avaient montré que, chez les arbres forestiers, on trouve, au niveau des gènes nucléaires, une diversité intra-population importante, beaucoup plus élevée que chez les plantes herbacées tandis que la différenciation inter-populations est beaucoup plus faible chez les arbres. Or, ces données expérimentales paraissaient surprenantes au regard des attendus théoriques de l'évolution de la diversité et de la différenciation lors d'un processus de colonisation. En effet, Austerlitz et al. (1997) avaient montré qu'un processus de colonisation se traduit par une suite d'effets de fondation de plus en plus importants au fur et à mesure que l'on se situe dans des populations de plus en plus éloignées de la population initiale. La dynamique du modèle de colonisation fait que, pour une plante à générations non chevauchantes, sauf à supposer des flux de graines ou de pollen très importants, la différenciation inter-populations se trouve très élevée à la fin du processus de colonisation. A l'opposé, la diversité intra-population est très faible, surtout dans les populations les plus éloignées du centre d'origine. L'hypothèse traditionnellement avancée par les généticiens forestiers pour expliquer cette différence entre arbres et plantes herbacées était l'existence de flux de gènes, et notamment de pollen, importants chez les arbres.

Une hypothèse alternative développée au laboratoire d'Evolution et Systématique était que le cycle de vie particulier des arbres pouvait atténuer cet effet de fondation et ainsi expliquer les valeurs expérimentales observées. En effet, comme les arbres ont un cycle de vie à générations chevauchantes, une population ne croît en effectif pendant plusieurs générations que par l'apport de nouveaux migrants. Ainsi, lorsque les premiers arbres arrivent à l'âge adulte dans la population nouvellement fondée,



l'espace est déjà en bonne partie occupé par des juvéniles issus des graines arrivées durant les années successives. Leurs descendants ne peuvent pas envahir le milieu, d'autant moins d'ailleurs que d'autres individus arrivent à maturité les années suivantes. Ainsi la perte de diversité serait largement limitée. L'hypothèse a été testée par voie expérimentale (voir Mariette et al. 1997, publication #1) et par voie de modélisation en utilisant une modification du logiciel Metapop développé dans sa version première au laboratoire d'Orsay (voir Austerlitz et al. 2000, publication #2).

Cette première expérience de recherche a été fondatrice pour moi, car elle m'a permis, au sein d'un laboratoire extrêmement stimulant intellectuellement, d'appréhender concrètement la confrontation entre modèles et observations expérimentales, avec un aller-retour entre théorie et expérience pour avancer le questionnement scientifique.

#### 2.1.2. POPULATIONS, INDIVIDUS, MARQUEURS... DES CHENES ET DES PINS... (THESE AU LABORATOIRE DE GENETIQUE FORESTIERE DE L'INRA-PIERROTON, 1996-2001)

Ma seconde expérience de recherche a été ma thèse au laboratoire de Génétique Forestière de l'INRA à Pierroton sous la direction d'Antoine Kremer. Le sujet de thèse avait été construit en lien avec mon statut d'ingénieur forestier en Formation Complémentaire Par la Recherche. Ainsi, le but de la thèse avait pour but de poser des recommandations en termes d'échantillonnage pour estimer diversité et différenciation dans les populations, cela pour mettre en place des réseaux de conservation et pour optimiser la gestion des populations.

Je parlais ainsi du constat que la mesure de la diversité se fait en pratiquant trois échantillonnages successifs :

- 1) l'échantillonnage de populations, censé être une bonne représentation de l'espèce ou d'une région géographique occupée par l'espèce,
- 2) l'échantillonnage des individus dans chacune des populations, censé donner l'image de la diversité de l'ensemble de la population,
- 3) enfin, pour les individus, l'échantillonnage d'un certain nombre de locus dans leur génome, déterminé par le type de marqueur utilisé.

Ainsi, l'utilisation des résultats obtenus avec un type de marqueurs moléculaires pour en déduire des recommandations pratiques en terme de gestion ou de conservation des populations ne peut se faire que si l'estimation de différenciation et de diversité est robuste et dans l'idéal non inhérent au type de marqueur utilisé. Pour un modèle d'évolution strictement neutre de marqueurs nucléaires, et si les marqueurs ont un taux de mutation faible, ce sont la migration et la dérive qui déterminent le niveau de différenciation. D'un marqueur à l'autre, la différenciation est directement comparable car elle résulte de forces évolutives affectant tout le génome. En revanche, pour un marqueur à fort taux de mutation, on ne peut plus négliger la mutation par rapport à la migration et on doit en tenir compte pour calculer la différenciation. Les différenciations entre deux marqueurs à taux de mutation contrastés ne sont alors plus directement comparables. Pour ce qui est de la diversité, les taux de mutation différents d'un marqueur à l'autre font que l'on attend des valeurs absolues de diversité différentes entre marqueurs et c'est effectivement ce que l'on observe. Néanmoins, si,

dans un ensemble de populations d'une espèce donnée, certaines subissent des effets de dérive ou de migration, on s'attend à ce que ces forces évolutives agissent sur l'ensemble du génome. Par conséquent, les valeurs relatives de diversité, accessibles par le classement des populations pour la diversité, devraient être les mêmes entre marqueurs. Que nous disait la littérature ? Un début de revue bibliographique faite par Antoine Kremer tendait à indiquer qu'aucune corrélation entre classements de populations obtenus avec deux ou plus marqueurs n'était observée (Kremer, 1998). L'hypothèse alors émise avait été que le faible nombre de marqueurs expliquait les très faibles corrélations voire l'absence de corrélation observées sur les données expérimentales. C'est pourquoi mon travail de thèse s'était intéressé à la comparaison d'outils moléculaires sur un même échantillonnage de populations dans le but de répondre à deux questions principales. Deux types de marqueurs donnent-ils des résultats cohérents sur un ensemble de populations pour l'estimation de la diversité relative et de la différenciation entre populations ? Peut-on définir les caractéristiques du marqueur idéal à utiliser pour analyser la diversité dans les populations ?

Mon travail de thèse s'était organisé autour : i) d'une synthèse bibliographique qui s'est faite à partir d'articles comportant l'analyse du même échantillonnage de populations avec deux (ou plus) marqueurs différents, ii) d'un travail expérimental sur chênes et pin maritime qui a consisté à comparer des populations analysées avec deux types de marqueurs, des microsatellites et des AFLPs, iii) d'un travail plus théorique (simulation informatique) qui a consisté à comparer différentes stratégies d'échantillonnage dans le génome. Ce travail, ainsi que des collaborations mises en place au cours de ma thèse, avait donné lieu à 11 publications (#3 à 12 et #14).

Ces deux premières expériences de recherche m'ont permis d'acquérir de bonnes compétences techniques au laboratoire (marqueurs isozymes, extraction d'ADN, mise au point de marqueurs microsatellites et AFLPs), des compétences méthodologiques en traitement de données (utilisation de logiciels de statistiques et d'analyse de données génétiques) et des notions de base en programmation informatique (utilisation du langage C pour modifier le logiciel Metapop utilisé pour le travail de simulations).

J'ai ensuite développé mes propres projets de recherche et collaboré à des projets établis au sein de trois organismes : le *Cemagref* de Nogent-sur-Vernisson pendant 3 ans (devenu IRSTEA depuis), l'INIA de Madrid pendant 1 an puis l'INRA depuis 2005. Les travaux de recherche menés depuis ma thèse ont donné lieu à 19 publications : 3 en premier auteur, 7 en senior, 1 en co-senior, et 8 en co-auteur.

Dans le paragraphe qui suit, je retrace le parcours institutionnel qui a été le mien. Il s'agit pour moi de donner des éléments de contexte, afin de donner des clés de compréhension des choix que j'ai faits. J'explique également les projets et les collaborations majeurs que j'ai développés ou auxquels j'ai participé.

«D'humanité, ou plutôt de sa disparition, il est question dans le témoignage du médecin du travail qui a eu à connaître de France Télécom, et parle d'«une violence insoutenable, une inhumanité qu'elle n'aurait jamais imaginée dans cette entreprise». Frédéric Lordon, 31 mai 2019. «Les sociopathes (de France Télécom à Macron)» Les blogs du «Diplo».

## 2.2. CADRES INSTITUTIONNELS DE MES TRAVAUX DE RECHERCHE

### 2.2.1. MISSION ET DEVELOPPEMENT D'UN PROJET DE RECHERCHE INTER-INSTITUTS AU CEMAGREF

Le projet de recherche que j'avais développé au *Cemagref* de Nogent-sur-Vernisson s'ancrait dans la politique de Conservation des Ressources Génétiques Forestières du Ministère de l'Agriculture.

Dès les premières réunions de ce qui deviendrait la *Commission des Ressources Génétiques Forestières*, certaines espèces ont été considérées comme des modèles par les généticiens forestiers pour la mise en place des réseaux de conservation des ressources génétiques forestières en France : pour les conifères, épicéa commun, sapin pectiné (voire pin sylvestre) ont été choisis, pour les feuillus sociaux c'est le hêtre commun qui a d'abord eu la priorité et pour les espèces disséminées, l'orme champêtre (menacé par la graphiose) et le merisier (notamment parce qu'il présentait une pollinisation entomophile) ont été suggérés comme espèces «modèles» à étudier. Au niveau national, le *Cemagref* avait reçu la responsabilité de la mise en place et de l'animation de deux réseaux : celui de l'orme champêtre et celui du merisier.

La principale mission qui m'avait été confiée quand je suis arrivée au *Cemagref* était de mettre en place un projet de recherches visant à asseoir la mise en place du réseau de conservation du merisier sur des résultats scientifiques. Pendant la période où j'ai travaillé au *Cemagref*, j'ai donc initié un travail de recherches sur le merisier en collaboration avec l'INRA d'Orléans et le Conservatoire des Arbres Forestiers de l'ONF, notamment en tenant la plume pour écrire un projet de recherche inter-organismes (titre du projet : « Caractérisation des ressources génétiques chez *Prunus avium* L. Effets combinés du paysage, de la densité d'arbres et du régime de reproduction sur les flux de gènes en populations naturelles »). Le *Cemagref* n'ayant pas de laboratoire de biologie moléculaire, les travaux sur merisier au *Cemagref* ont pu voir le jour grâce à l'accueil du laboratoire Ecologie, Systématique et Evolution de l'Université d'Orsay et de l'INRA d'Orléans. Ils ont été également engagés à travers le montage d'une thèse en codirection avec Nathalie Frascaria-Lacoste du laboratoire ESE d'Orsay. Le travail effectué au *Cemagref* a ainsi nécessité que je mette en place et que j'organise le travail d'une petite équipe composée de Solenn Stoeckel (doctorant boursier du *Cemagref* entre 2002 et 2006), de Jérôme Grange (agent technique), d'étudiantes en DESS (Emilie Balsemin en 2002 et Sandrine Toussaint en 2004) et de moi-même. J'ai quitté le *Cemagref* en octobre 2004 pour l'INIA de Madrid, puis pour l'INRA en 2005. J'ai assuré le travail d'encadrement de la thèse jusqu'à la soutenance de Solenn Stoeckel en 2006.

### 2.2.2. PROJET DE RECHERCHE INITIAL A L'INRA ET CONTEXTE DE MES SIX PREMIERES ANNEES DE CR A L'INRA : L'UNITE DE RECHERCHES SUR LES ESPECES FRUITIERES

J'ai intégré l'INRA par concours externe CR1 sur profil en 2005 (intitulé du profil : « Etude des complexes d'espèces et de l'histoire évolutive des espèces fruitières cultivées »). A mon arrivée à l'Unité de Recherches sur les Espèces Fruitières (INRA de Bordeaux, département GAP), je voulais enrichir mon questionnement de recherche sur merisier en abordant notamment la question de l'histoire évolutive du compartiment domestiqué et de l'influence de la domestication sur l'évolution du système de reproduction chez le compartiment cultivé (cerisier). Cependant, étant donné la désintégration scientifique et humaine progressive de l'unité, la Chef du Département Génétique et Amélioration des Plantes avait demandé la mise en place d'un projet de recherche censé rassembler l'ensemble du personnel autour d'un même projet. J'ai donc participé à de très nombreuses réunions autour de la reconstruction scientifique de l'UREF et j'ai adapté mon questionnement de recherche autour de la mise en place de la génétique d'association chez les *Prunus*, notamment en proposant d'étudier la structure des populations dans et l'étendue du déséquilibre de liaison les populations cultivées.

Après plusieurs demandes, j'ai quitté physiquement l'UREF début 2009 pour l'UMR Génomique Diversité et Pouvoir Pathogène (tout en restant rattachée administrativement à l'UREF). J'ai pu implémenter la génétique d'association pour étudier le déterminisme génétique de la résistance à la sharka chez *Arabidopsis thaliana* L. dans le cadre de projets et d'une thèse développés par Véronique Decroocq.

### 2.2.3. DIVERSIFICATION DE MES QUESTIONS DE RECHERCHE SUR PLUSIEURS MODELES D'ETUDE A BIOGECO

Après plusieurs années où ma situation a été bloquée du fait de la Direction du Département GAP, et parce que la volonté hiérarchique était de m'envoyer dans une autre unité pour ne pas perdre de poste, j'ai pu obtenir ma mutation vers Biogeco au département d'Ecologie des Forêts, Prairies et Milieux Aquatiques). A mon arrivée en 2012, j'ai rejoint l'équipe de Génétique des Populations, animée par Sophie Gerber. Cette équipe est devenue depuis Génétique et Ecologie des Populations et animée par Alain Franc et Arndt Hampe entre 2016 et 2018. Biogeco a été réorganisée fin 2018 et je poursuis maintenant mes activités entre deux équipes : DMI (Génétique évolutive d'espèces à cycles de vie complexes: Données et Modèles Intégrés) et ECoGeRe (Ecologie et Génétique de la conservation et de la restauration), pour respectivement 75 et 25% de mon temps.

En 2012, Rémy Petit m'a proposé d'encadrer une étudiante de master pour étudier les flux de gènes chez les chênes sessile et pédonculé. La même année, suivant la ligne de recherche que j'avais voulu mettre en place à l'UREF, j'ai été contactée pour participer au projet ANR CHEX ABRIWG (coordination A.G. Abbott) visant à développer la génétique d'association chez l'abricotier sur deux caractères d'intérêt (débourrement floral et résistance à la sharka), en utilisant des données de génotypage obtenues par séquençage haut-débit.

Puis, début 2013, j'ai été sollicitée par Annabel Porté (chercheuse en écophysiologie forestière) pour collaborer sur un axe de recherche sur les arbres invasifs (notamment le robinier). Cet axe de recherche a pris une place de plus en plus importante dans mon activité de recherche, avec la co-direction d'un thésard, Xavier Bouteiller, qui a soutenu sa thèse fin septembre 2018. Ce projet a mené à une collaboration avec une équipe belge, principalement pour développer des marqueurs et initier une large étude de génétique des populations sur l'espèce.

En 2014, Alain Franc (directeur de recherche, équipe GEP), suite à mes travaux sur des données de séquençage haut-débit sur abricotier et sur robinier, m'a proposé de rejoindre une équipe INRA-INRIA, qui est menée côté INRIA par David Sherman. J'ai depuis renoncé à ma présence dans cette équipe, mais je conserve des discussions scientifiques avec Pascal Durrens (CNRS-INRIA) dans le cadre d'un projet monté au départ par Vincent Arondel sur le palmier à huile. Également, à la suite des travaux menés sur robinier, j'ai débuté une collaboration avec Myriam Heuertz, arrivée en 2015, pour développer des ressources génomiques sur espèces tropicales. Je participe aussi au projet Sponforest coordonné par Arndt Hampe et j'interviens sur de l'analyse de données sur l'espèce *Juniperus thurifera*.

Enfin, je participe depuis 2010 au développement d'un logiciel visant à simuler l'évolution d'une métapopulation, gMetapop, sous la direction de Pauline Garnier-Géré, chercheuse dans l'équipe DMI, et en collaboration avec Frédéric Raspail (Ingénieur d'Etude équipe DMI) et Frédéric Austerlitz (Directeur de Recherche au Musée de l'Homme).

#### 2.2.4. MISSIONS COLLECTIVES

En cohérence avec ma mission au *Cemagref*, j'ai été membre de la Cellule d'Appui Méthodologique de la Commission des Ressources Génétiques Forestières entre 2002 et 2004.

Au cours des années passées au sein du Département GAP, j'ai eu deux missions collectives : j'ai animé pendant un peu plus d'un an l'équipe Ressources Génétiques de l'UREF. J'ai démissionné en janvier 2007 en raison de désaccords au sein de l'équipe. J'ai également été membre élue du conseil scientifique du département Génétique et Amélioration des Plantes. Dans le cadre de ce travail, j'ai contribué à la préparation du rapport d'évaluation du département Génétique et Amélioration des Plantes.

Depuis mon arrivée à Biogeco, j'ai été membre élue du conseil scientifique du centre de l'INRA de Bordeaux-Aquitaine entre 2011 et 2015, en tant que suppléante de Véronique Decroocq. Puis j'ai été membre élue pour les CR/DR au Conseil d'Unité de BioGeCo entre 2016 et 2018. Dans le cadre de cette mission, j'ai participé à un groupe de travail sur les instances de l'unité (2016) et à un groupe de travail sur le sexisme à Biogeco, qui a vu le jour depuis début 2017.

Depuis la refondation des équipes de l'unité fin 2018, je contribue à la gestion de l'équipe DMI via ma participation à certains Conseils d'Unité.

### 2.2.5. CONTRIBUTION A L'ENSEIGNEMENT

Ma contribution à des activités d'enseignement ou de formation reste limitée.

Depuis mon arrivée à BioGeCo en 2012, elle a été de deux ordres:

1/ dans le cadre du projet STONE, des activités de formation en direction des pays tiers étaient planifiées, c'est pourquoi j'ai organisé en 2012 un atelier d'analyses de données à Bakou (Azerbaïdjan). Cet atelier comprenait des rappels sur les concepts de génétique des populations (diversité et différenciation génétique, inférence de la structure génétique, détection des signaux de sélection) ainsi que des mises en application pratiques à l'aide des logiciels Structure, Genepop et Arlequin.

2/ dans le cadre de l'Unité d'Enseignement de génétique évolutive du master Fonctionnement des Ecosystèmes Terrestres, mise en place par Pauline Garnier-Géré, et reprise par Laure Villate, j'ai participé à l'animation de Travaux Dirigés en génétique et génomique des populations et je donne depuis 2013 un cours sur l'évolution des systèmes de reproduction.

Je ne prévois pas d'accroître mon temps d'enseignement au cours des années qui viennent.

**Dans le bilan de recherche qui suit, j'ai choisi de développer quatre parties, qui comportent pour chacune un bilan de mes questionnements de recherche et des résultats obtenus, ainsi que des éléments de perspectives, qui ne constituent donc pas un chapitre en fin de document.**

**La première est axée sur les travaux menés sur l'étude du système de reproduction chez *Prunus avium* sauvage et cultivé. J'y ai inclus des éléments de réflexion et de perspectives sur d'autres espèces du même genre.**

**La seconde porte sur les travaux plus récents et en cours menés sur une espèce d'arbre invasif, le robinier, *Robinia pseudoacacia* L.**

**A la suite de ces deux parties, où je mets en avant les espèces étudiées, j'explique les travaux d'ordre plus méthodologique que j'ai menés depuis mon utilisation de larges échantillonnages de SNPs et des techniques NGS.**

**Enfin, je finis par la présentation du projet gMetapop.**

«Cependant l'amour ne devient vraiment lui-même qu'à partir du moment où il cesse de flotter, douloureux et sombre, comme un embryon, à l'intérieur du corps, et qu'il ose se nommer, s'avouer du souffle et des lèvres. Un tel sentiment a tant de mal à sortir de sa chrysalide, qu'une heure défait toujours d'un coup le cocon emmêlé et qu'ensuite, tombant de tout son haut dans les plus profonds abîmes, il s'abat, avec une force décuplée, sur un cœur terrorisé. C'est ce qui se produit, assez tard, plus d'un an après son installation dans cette maison.»

Stefan Zweig, «Le voyage dans le passé»

## **2.3. DEVELOPPEMENT D'UN PROJET DE RECHERCHE SUR L'ETUDE DU SYSTEME DE REPRODUCTION DE *PRUNUS AVIUM* L. (CEMAGREF, INIA, INRA)**

### 2.3.1. CONTEXTE SCIENTIFIQUE : L'ETUDE DE L'EVOLUTION DES SYSTEMES DE REPRODUCTION

L'étude des systèmes de reproduction est une thématique bien ancrée chez les biologistes. Cela s'explique sans doute par le fait que c'est un des facteurs biologiques contrôlant le passage effectif des allèles d'une génération à l'autre. De ce fait, les systèmes de reproduction ont une influence directe sur de nombreuses caractéristiques génétiques mesurées dans les populations, naturelles et artificielles.

Les généticiens des populations ont ainsi mis en évidence l'influence des systèmes de reproduction sur le niveau de diversité et de différenciation génétique chez les plantes, avec différents types de marqueurs moléculaires (Hamrick et Godt 1996 ; Nybom 2004 ; Duminil et al. 2007 ; Duminil et al. 2009). A l'échelle génomique, le rôle joué par les systèmes de reproduction sur les patrons de polymorphisme de séquence chez les plantes a également été montré en utilisant soit des données de séquence (Glémin et al. 2006), soit des données de génome entier (Chen et al. 2017).

Ainsi, chez les plantes, le système de reproduction (allogamie vs autogamie) s'avère être le meilleur prédicteur du niveau de diversité pour une espèce donnée, suivie par le fait d'être pérenne (Chen et al. 2017). Le fait que les systèmes de reproduction soient un bon prédicteur du niveau de structure génétique entre populations s'explique par le rôle direct qu'ils jouent sur la balance dispersion (via les flux de pollen)/dérive génétique (Vekemans et Hardy 2004 ; Duminil et al. 2009). Si l'on étend les modèles de génétique des populations aux espèces partiellement clonales, une clonalité élevée est supposée modifier fortement la diversité génétique intra et inter populations ainsi que la taille efficace des populations (Balloux et al. 2003 ; Halkett et al. 2005).

Si l'on étend la réflexion à la force évolutive qu'est la sélection, une abondante littérature a été développée sur le rôle joué par les systèmes de reproduction sur l'accumulation et la fixation des allèles délétères dans les populations, et donc sur le niveau de dépression de consanguinité, et plus globalement sur la fitness et la viabilité des populations (Charlesworth et al. 1993).

L'évolution des systèmes de reproduction, i.e. le passage d'un système à un autre, chez les plantes est aussi un sujet très abondamment traité dans la littérature scientifique, notamment du fait de l'incroyable variabilité de ces systèmes (Barrett



2002). Deux questions, en lien avec mes propres travaux, sont en particulier traitées dans cette littérature. D'une part, la question du maintien de systèmes d'autoincompatibilité reste imparfaitement comprise car de nombreux modèles prédisent une perte facile de ces systèmes (Porcher et Lande 2005). D'autre part, le maintien du polymorphisme du taux d'allogamie pose problème car les modèles prédisent la stabilité soit d'une autogamie totale soit de l'allogamie totale (Barrett 2002).

Le niveau de dépression de consanguinité est supposé jouer un rôle majeur dans cette évolution des systèmes de reproduction (Charlesworth et Charlesworth 1987). Cependant, la mesure expérimentale de la dépression de consanguinité, ainsi que la purge du fardeau génétique attendue dans les populations autofécondantes, a fait l'objet de nombreuses études, et les observations ne vérifient pas toujours les attendus théoriques (Byers et Waller 1999).

La compréhension de l'évolution des systèmes de reproduction nécessite donc de considérer la variation de l'environnement abiotique et biotique. Par exemple, une expansion démographique, qui fait suite aux variations d'aire de répartition des espèces après des changements de conditions environnementales, peut ainsi conduire à des bottlenecks répétés, entraînant une baisse de la dépression de consanguinité, expliquant que l'autofécondation puisse évoluer dans les populations sur le front de colonisation (Pujol et al. 2009).

Prendre en compte les facteurs écologiques dans l'évolution des systèmes de reproduction est aussi devenu un axe de recherche important. Notamment, le fait que la fructification soit limitée par la quantité de pollen disponible fait l'objet de développements théoriques et d'observations expérimentales (Knight et al. 2005). Prendre en compte la « *pollen limitation* » permet ainsi d'intégrer l'ensemble des facteurs écologiques déterminant la quantité de pollen disponible (intraspécifiques déterminants la densité locale d'une plante et la densité des pollinisateurs, comportement du pollinisateur en fonction de cette densité, facteurs environnementaux perturbant densité et/ou comportement). Une pollinisation insuffisante peut ainsi avoir des conséquences sur l'abondance locale de l'espèce et la viabilité de la population et influencer directement l'évolution du système de reproduction (Porcher et Lande 2005). En particulier, le fait que le pollen soit limitant est un des facteurs permettant d'expliquer les taux d'autofécondation intermédiaires (Goodwillie et al. 2005).

Enfin, la dernière question générale concerne l'existence de la reproduction asexuée, notamment par clonalité, la reproduction asexuée étant généralement vue comme un trait défavorable à la survie sur le long terme d'une espèce (Honnay et Bossuyt 2005). En effet, la clonalité modifie la dynamique de la population et la manière dont la sélection agit sur les populations (Eckert 2002). Or, comme de nombreuses plantes combinent à la fois reproduction asexuée (et notamment clonale) et sexuée (Eckert 2002), se poser la question de l'impact de la clonalité sur l'évolution du système de reproduction sexuée et donc sur le maintien du sexe est une question d'importance concernant de nombreuses espèces (Vallejo-Marín et al. 2010).



### 2.3.2. QUESTIONS DE RECHERCHE DEVELOPPEES SUR PRUNUS AVIUM L. SAUVAGE ET CULTIVE

Le merisier (*Prunus avium* L.) est une espèce forestière disséminée de la famille des Rosacées. Les humains ont domestiqué cette espèce pour son fruit, probablement depuis le premier millénaire avant JC (Zohary et Hopf 2000), donnant le cerisier doux. Son bois est également apprécié pour l'ameublement. Les ressources génétiques de *Prunus avium* L. font l'objet d'un programme de conservation génétique, tant pour les ressources génétiques forestières que pour les ressources génétiques cultivées pour le fruit.

Le but du travail initié au *Cemagref* sur merisier forestier était notamment de réfléchir à la méthodologie de la conservation des ressources génétiques du merisier en fonction de ses caractéristiques biologiques. La stratégie de conservation proposée initialement pour le merisier a été définie en fonction de la densité observée d'individus: *ex situ* quand les densités sont faibles et *in situ* dans le cas contraire. D'un point de vue théorique, cette stratégie est justifiée par le fait que le nombre d'individus contribuant à la génération suivante est un paramètre déterminant pour l'évolution d'une population: la dérive génétique, et la perte de diversité qu'elle peut entraîner, est attendue plus forte dans une population de taille réduite. D'autre part, d'un point de vue pratique, la conservation *in situ* ne peut s'envisager que si une surface «pas trop grande» comportant un nombre «assez grand» d'individus peut être ciblée comme population en conservation. Cependant, la taille de population est un paramètre difficile à estimer dans le cas du merisier. En premier lieu, le gestionnaire forestier constate une forte variabilité de la densité locale de l'espèce. D'autre part, cette espèce combine à la fois la reproduction sexuée et la reproduction par voie végétative (Frascaria et al. 1993 ; Ducci et Santi 1997). Le nombre d'individus compté par le forestier ne correspond donc pas au nombre d'individus génétiquement différents (voir par exemple Ducci et Santi 1997). De plus, l'existence d'un système d'auto-incompatibilité gamétophytique peut augmenter l'écart entre le nombre d'individus observés et le nombre de partenaires réellement disponibles pour se croiser. En particulier, une tâche de clones ne peut pas s'auto-féconder.

Le travail de thèse de Solenn Stoeckel, co-encadré avec Nathalie Frascaria-Lacoste visait à analyser l'influence combinée d'une reproduction asexuée et sexuée et d'une auto-incompatibilité gamétophytique sur les niveaux de diversité intra population et sur les flux de gènes chez cette espèce.

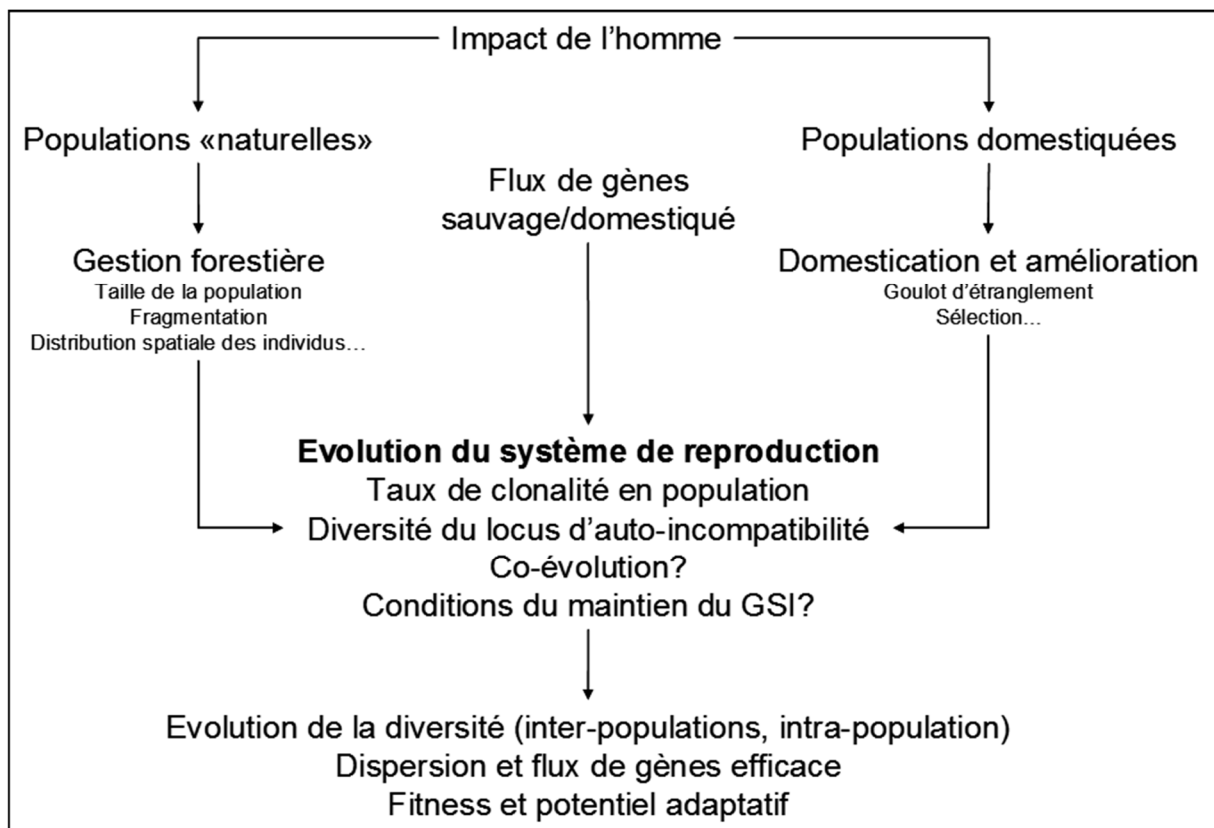
Plus précisément, le travail avait pour but de répondre à trois questions complémentaires :

- 1- Quelle est la diversité intra-population et la différenciation inter-populations chez une espèce combinant reproduction sexuée et asexuée?
- 2- Quelle est l'influence de l'existence d'un système d'auto-incompatibilité gamétophytique sur les flux de pollen efficaces?
- 3- Comment expliquer le maintien d'un tel système d'incompatibilité chez une espèce disséminée et combinant reproduction sexuée et asexuée?

D'un point de vue pratique, nous espérons pouvoir proposer un schéma de conservation adéquat et déterminer par exemple si l'homme doit essayer d'agir ou non

sur le niveau de reproduction asexuée dans les populations pour le maintien à long terme de la diversité dans les populations de merisier.

Le questionnement, au départ à visée appliquée (mise en place d'un réseau de conservation) est devenu plus fondamental. Suite aux travaux menés en collaboration avec Solenn Stoeckel sur le merisier, j'ai plus particulièrement exploré la question de l'évolution d'un système de reproduction combinant GSI et clonalité via le développement d'un modèle en collaboration avec Miguel Navascués. De plus, suite à mon arrivée en 2005 dans l'unité de Recherche sur les Espèces Fruitières, je me suis posée la question de l'influence de la domestication et de l'utilisation de la propagation végétative sur le maintien du GSI, en m'intéressant toujours dans un premier temps à *Prunus avium* L. (voir **Figure 1**).



**Figure 1.** Schéma de réflexion sur l'évolution du système GSI/clonalité chez *Prunus avium* L.

En effet, au cours du processus de domestication, l'action de l'homme a notamment porté sur le contrôle de la reproduction et de la dispersion des espèces (Larson et al. 2014). On appelle «syndrome de domestication» l'ensemble de traits phénotypiques communs entre espèces et absentes des apparentés sauvages, ayant évolué sous l'impact de l'homme au cours de la domestication. Une partie de ces traits sont liés au système de reproduction, comme la capacité à disséminer des graines ou pas, ou bien la taille des fleurs et des graines. La question de l'existence d'un « syndrome de

domestication » chez les arbres a été posée car phénotypiquement un arbre fruitier domestiqué qui n'est pas taillé diffère peu d'un arbre fruitier en forêt.

Cependant, une modification du système de reproduction est considérée comme un élément majeur lors de la domestication des espèces fruitières par Zohary et Hopf (2000, page 142): "Genetically, domestication of fruit trees means first of all changing the reproductive biology of the plants involved... by shifting from sexual reproduction (in the wild) to vegetative reproduction (under cultivation)... Wild populations maintain themselves through sexual reproduction and, as a rule, are distinctly allogamous. Cross-pollination is brought about either by self-incompatibility or by dioecy." Cependant, l'impact du système de reproduction sur l'évolution de la diversité doit nécessairement être relativisé par rapport aux autres facteurs qui interviennent lors de la domestication d'une espèce. En effet, la domestication des espèces s'accompagne d'une sélection de caractères particuliers convenant à l'utilisation qu'en fait l'homme. A l'échelle du génome de l'espèce considérée, cela se traduit par une sélection directionnelle sur un certain nombre de gènes. Cette sélection peut être notamment détectée par une baisse de diversité, une augmentation de la différenciation et une augmentation du déséquilibre de liaison à ces locus et aux locus liés par effet d'entraînement entre l'espèce apparentée sauvage et l'espèce domestiquée. Outre cette sélection, la domestication implique un échantillonnage démographique (goulot d'étranglement) qui se traduit par une moindre diversité dans le pool domestiqué. Cependant, la mutation peut intervenir pour régénérer de la diversité dans le pool domestiqué. On peut penser que cela est notamment vrai pour des locus tels que les microsatellites pour lesquels le taux de mutation est plus élevé que pour d'autres locus. Enfin, les échanges de gènes entre le pool domestiqué et le pool sauvage peuvent également favoriser le maintien de la diversité. Par conséquent, l'ensemble de ces facteurs doit être considéré pour comprendre le rôle exact joué par le système de reproduction lors du processus de domestication et de dispersion des espèces cultivées.

Ce questionnement ne concerne pas uniquement le modèle étudié car il peut aussi être généralisé à d'autres espèces domestiquées, pour lesquelles la domestication est passée par une augmentation du taux de propagation asexuée (voir la revue de McKey et al. 2010).

Mon projet initial à l'UREF avait été construit autour de trois axes :

1. l'étude de la phylogénie du genre *Prunus* et de l'origine des différents génomes dans le complexe d'espèces du genre *Prunus*,
2. l'étude de la domestication et du génome des espèces fruitières via l'utilisation de la génétique d'association pour identifier les zones du génome impliquées dans la domestication et pour quantifier l'impact de la domestication sur la diversité du genome,
3. l'impact de l'expansion, du mode de propagation et des flux de gènes entre compartiment sauvage et cultivé sur la diversité des espèces fruitières domestiquées en se focalisant sur l'étude du modèle merisier/cerisier doux.

### 2.3.3. ETUDE DE LA CLONALITE ET DU GSI CHEZ LE MERISIER

#### 2.3.3.1. CARACTERISATION DU TAUX DE CLONALITE CHEZ LE MERISIER (STOECKEL ET AL. 2006, PUBLICATION #13)

L'existence de reproduction asexuée dans les populations naturelles laisse des signatures sur les paramètres estimés en génétique des populations : 1/ génotypes répétés, 2/ déséquilibre de liaison entre marqueurs non liés, voire aussi 3/ excès d'hétérozygotes (Halkett et al. 2005). Cependant, les études analytiques et de simulation montrent que ces effets ne sont détectables que si le taux de propagation asexuée est élevée (Balloux et al. 2003) ou si les populations sont petites (De Meeûs et Balloux 2004 ; De Meeûs et al. 2006).

Pour étudier le taux de propagation asexuée en population de merisiers, nous avons donc engagé au début de la thèse de Solenn Stoeckel une étude classique de génétique des populations, qui était financée par le Bureau des Ressources Génétiques. Nous avons échantillonné trois populations, et deux autres populations étaient analysées par l'INRA d'Orléans et une dernière par le CGAF de l'ONF.

Les populations étaient analysées avec 8 marqueurs microsatellites, avec un échantillonnage exhaustif sur une certaine surface pour 4 des 6 populations. Une partie des résultats ont été publiés dans Stoeckel et al. (2006). Des génotypes répétés ont été détectés, des déséquilibres de liaison significatifs ont été trouvés entre marqueurs, et des excès d'hétérozygotes significatifs ont été observés sur des locus non liés au locus S. Ces excès d'hétérozygotes significatifs peuvent être expliqués par la reproduction asexuée dans les populations de merisier. Des résultats comparables ont été observés dans les trois autres populations, et nous avons pu mettre en évidence deux groupes de populations, l'un avec un taux d'asexualité élevée (approximé par  $1-G/N$ ) de 0.8 et un second groupe pour lequel le taux d'asexualité serait plus bas, plutôt autour de 0.5 (Santi et al. données non publiées).

#### 2.3.3.2. DETECTION DE LA SIGNATURE DE LA SELECTION BALANCEE AU LOCUS D'AUTO-INCOMPATIBILITE GAMETOPHYTIQUE A DIFFERENTES ECHELLES EVOLUTIVES (STOECKEL ET AL. 2008, PUBLICATION #16 ; STOECKEL ET AL. 2012, PUBLICATION #21)

Le mécanisme d'auto-incompatibilité d'origine homomorphe (au contraire de l'auto-incompatibilité hétéromorphe due à la morphologie des styles et étamines empêchant l'autofécondation) chez les plantes dépend du contrôle génétique du phénotype du pollen. Dans le cas d'auto-incompatibilité sporophytique, le moins répandu, le phénotype (capacité à polliniser ou non) dépend du génotype diploïde de l'anthere parentale dans laquelle le pollen a été produit, tandis que dans le cas d'auto-incompatibilité gamétophytique, le phénotype dépend du propre génotype haploïde du grain de pollen. L'auto-incompatibilité sporophytique n'a été décrite que chez 7 familles d'Angiospermes : Asteraceae, Betulaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Convolvulaceae, Polemoniaceae et Sterculiaceae (Hiscock et Tabah 2003) alors que l'auto-incompatibilité gamétophytique concernerait entre 60 et 90 familles d'Angiospermes (Franklin-Tong et Franklin 2003). Le mécanisme moléculaire exact reste inconnu dans de très nombreux cas.

Il a été cependant montré, chez trois familles (Solanaceae, Rosaceae et Plantaginaceae), que le système d'auto-incompatibilité repose sur un mécanisme de

reconnaissance pistil-pollen entre une protéine ribonucléase, dénommée S-RNase, qui agit côté pistil, et une ou plusieurs protéines F-box, qui agissent côté pollen. Ce mécanisme de reconnaissance a été très étudié. L'action de la S-RNase est d'arrêter la croissance du tube pollinique. Quant aux protéines F-box, leur rôle serait de dégrader ces S-RNases, en cas d'interaction compatible donc (Akagi et al. 2016).

Chez *P. avium*, l'auto-incompatibilité est gamétophytique (Crane and Lawrence 1929). La caractérisation du système se faisait au départ par contrôle des croisements compatibles ou incompatibles chez le cerisier cultivé, pour des applications en arboriculture et en croisement pour l'amélioration. Puis, les travaux de longue haleine menés notamment à la station d'East Malling en Angleterre ont d'abord permis de caractériser par électrophorèse enzymatique la correspondance entre allèles S et les polymorphismes des protéines ribonucléases exprimées dans le style (Bošković and Tobutt 1996; Bošković et al. 1997). Puis, les chercheurs de cette station ont plus tard développé les outils moléculaires permettant une caractérisation plus facile par amplification des introns de la S-RNase du locus S (Sonneveld et al. 2001, 2003, 2006). Le gène s'exprimant dans le pollen a ensuite été identifié et caractérisé. Les gènes SLF et SFB respectivement séquencés chez *Prunus mume* (Entani et al. 2003) et *Prunus dulcis* (Ushijima et al. 2003), et homologues, codent pour une protéine F-box, qui est donc la protéine intervenant dans le processus de reconnaissance du côté du pollen. A la suite de cette découverte, des amorces ont été également développées pour caractériser les différents allèles de la F-box (Vaughan et al. 2006). Combinées à celles développées sur la S-RNase, cela permet une caractérisation plus facile du locus S chez *P. avium*.

D'un point de vue évolutif, les locus d'auto-incompatibilité sont soumis à une pression de sélection appelée sélection fréquence dépendante négative car la sélection dépend de la fréquence de l'allèle dans la population (Wright 1939). Un allèle fréquent est contre-sélectionné et un allèle rare est sélectionné. Cette sélection se traduit par plusieurs signatures au niveau de la variabilité de la séquence ou au niveau du nombre et de la fréquence des allèles en populations naturelles. En particulier, on s'attend à l'observation de temps de coalescence long, à une diversité de séquence importante, à une détection de sélection positive, au moins sur certains endroits de la séquence, et enfin on s'attend à du polymorphisme ancestral partagé entre espèces (Castric et Vekemans 2004). Ces signatures ont été observées chez les *Prunus*, au niveau des séquences de la S-RNase et la F-box (Ortega et al. 2006 ; Newbigin et al. 2008 ; Sutherland et al. 2008). Cependant, au niveau populationnel on s'attend également à une signature de sélection balancée.

Le second objectif poursuivi lors de la thèse de Solenn Stoeckel a été notamment de rechercher cette signature de la sélection balancée au locus d'auto-incompatibilité gamétophytique en utilisant des amorces consensus pour identifier les différents allèles de la S-RNase dans les populations (Sonneveld et al. 2006). Tout d'abord, l'étude de la différenciation génétique a révélé un  $F_{ST}$  trois fois plus petit au locus S qu'aux marqueurs microsatellites (Stoeckel et al. 2008) en accord avec les prédictions

théoriques (migration plus efficace au locus *S*). D'autre part, nous avons recherché la signature de sélection entre deux générations en étudiant la répartition des fréquences alléliques chez des parents et des descendants dans deux populations. Tous les allèles ne suivant pas la prédiction (augmentation ou diminution selon la fréquence), nous avons développé, en collaboration avec Etienne Klein et Sylvie Oddou-Muratorio, de l'INRA-EFPA à Avignon, un modèle de dispersion incluant les caractéristiques du GSI. Nous avons montré que la dispersion et la fertilité des individus avaient également une influence sur l'évolution des fréquences des allèles (Stoeckel et al. 2012). Cette analyse a également révélé que la prise en compte de l'information du GSI affecte l'estimation de la courbe de dispersion du pollen, la distance de dispersion étant sous-estimée quand le GSI n'est pas inclus. Cela s'expliquerait par la structure intra-population qui diminue les croisements efficaces à courte distance chez ces populations.

#### 2.3.4. EVOLUTION D'UN SYSTEME DE REPRODUCTION COMBINANT REPRODUCTION ASEXUEE ET GSI

##### 2.3.4.1. DEVELOPPEMENT D'UN MODELE (NAVASCUES ET AL. HEREDITY 2010, PUBLICATION #17)

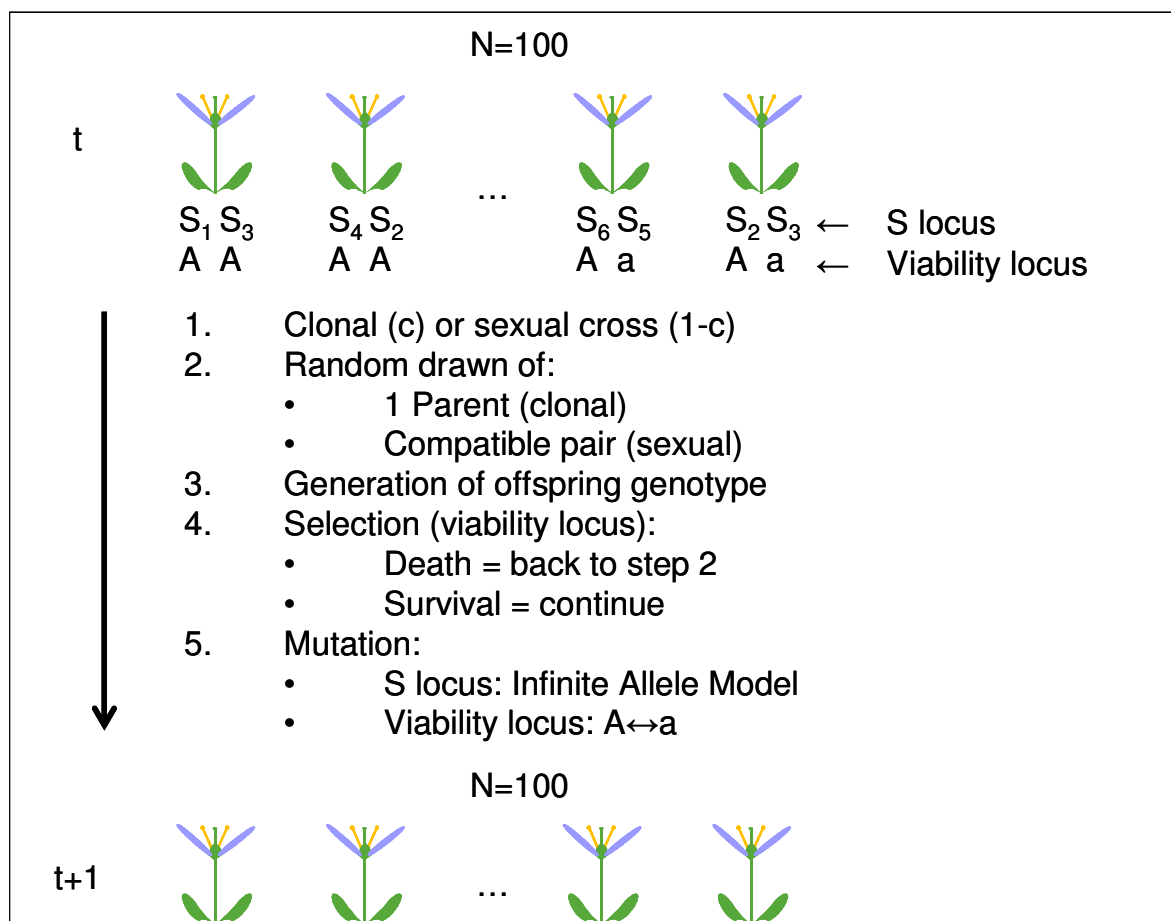
L'origine et le maintien de systèmes d'incompatibilité chez les angiospermes sont des questions débattues dans la littérature scientifique.

En étudiant analytiquement les croisements dans une population avec des allèles *S* et un allèle conférant l'autocompatibilité, Charlesworth et Charlesworth (1979) ont montré que : (i) un nombre important d'allèles *S* est nécessaire pour qu'un allèle conférant l'autocompatibilité (soit via le pollen soit via le style) soit éliminé d'une population, (ii) ce nombre dépend du niveau de dépression de consanguinité dans la population (au moins supérieure à 2/3). Ces résultats suggèrent que l'invasion d'une population par l'allèle autocompatible peut être théoriquement facile. Cependant des résultats contradictoires peuvent être trouvés dans la littérature en particulier pour les petites populations pour lesquelles la disparition de l'auto-incompatibilité est attendue car le nombre de reproducteurs compatibles peut y être faible. D'un côté, Bataillon et Kirkpatrick (2000) ont montré que de faibles niveaux de dépression de consanguinité sont attendus dans des petites populations et donc que le système d'auto-incompatibilité peut y disparaître. En revanche, Glémin et al. (2001) ont montré que des allèles délétères peuvent être «abrités» par le locus *S* (en cas de liaison entre le locus *S* et les locus portant les allèles délétères) et donc maintenir la dépression de consanguinité dans les petites populations.

L'idée d'une interaction entre clonalité et auto-incompatibilité est apparue il y a un certain temps dans la littérature. Par exemple, Chen et al. (1997) ont montré chez des Droseraceae australiennes que les espèces auto-incompatibles avaient toutes des formes de reproduction asexuée, alors que *Drosera glanduligera* annuelle est auto-compatible (et ne présente pas de reproduction asexuée). Leur interprétation était que les espèces auto-incompatibles faisant de la reproduction asexuée accumulaient particulièrement des allèles délétères, le fardeau génétique important maintenant la pression sélective sur l'auto-incompatibilité. Vallejo-Marín et O'Brien (2007) ont

également montré une association entre auto-incompatibilité et asexualité chez les Solanaceae. Ils ont émis deux hypothèses : l'asexualité « fournirait » une assurance de reproduction pour les espèces soumises à limitation de pollen, cela « permettant » de relâcher la pression de sélection sur l'auto-incompatibilité. Mais, au contraire, ils indiquent que l'asexualité pourrait au contraire favoriser la perte de l'auto-incompatibilité via l'agrégation locale d'individus auto-incompatibles. Young et al. (2002) ont suggéré quant à eux que l'asexualité devrait favoriser la perte de l'auto-compatibilité via la diminution de la diversité génotypique au locus *S* (locus responsable de l'auto-incompatibilité). Donc, les hypothèses formulées par ces auteurs ne s'excluent pas et posent la question de l'effet exact de l'asexualité sur l'auto-incompatibilité gamétophytique chez les populations naturelles.

Trois conditions sont généralement associées à la perte du GSI : une diminution de la dépression de consanguinité dans la population (qui va rendre l'autofécondation possible), une diminution du nombre d'allèles au locus *S* (qui entraîne une diminution des possibilités de croisement et un avantage sélectif fort au mutant auto compatible, notamment possible lors d'un goulot d'étranglement fort), une limitation du pollen disponible (le pollen compatible devient limitant et entraîne une pression de sélection sur l'auto incompatibilité). Porcher et Lande (2005) ont montré que la perte du GSI était possible dans un grand nombre de cas.



**Figure 2.** (d'après une figure de Miguel Navascués). Schéma explicitant le modèle.



Miguel Navascués, Solenn Stoeckel et moi avons entrepris en 2006 le développement d'un modèle visant à explorer l'évolution de différents paramètres (tels que dépression de consanguinité, déséquilibre de liaison et nombre d'allèles au locus *S*) chez une espèce combinant auto-incompatibilité gamétophytique et clonalité. Ce modèle repose sur l'adaptation du modèle précédemment développé par Glémin et al. (2001). La diversité au locus *S*, la diversité et les paramètres de fitness résultant d'un locus sous sélection sont étudiés dans des populations de taille différente. De plus, dans notre modèle, la reproduction est partiellement asexuée et le taux d'asexualité est fixé dans la population (voir **Figure 2**).

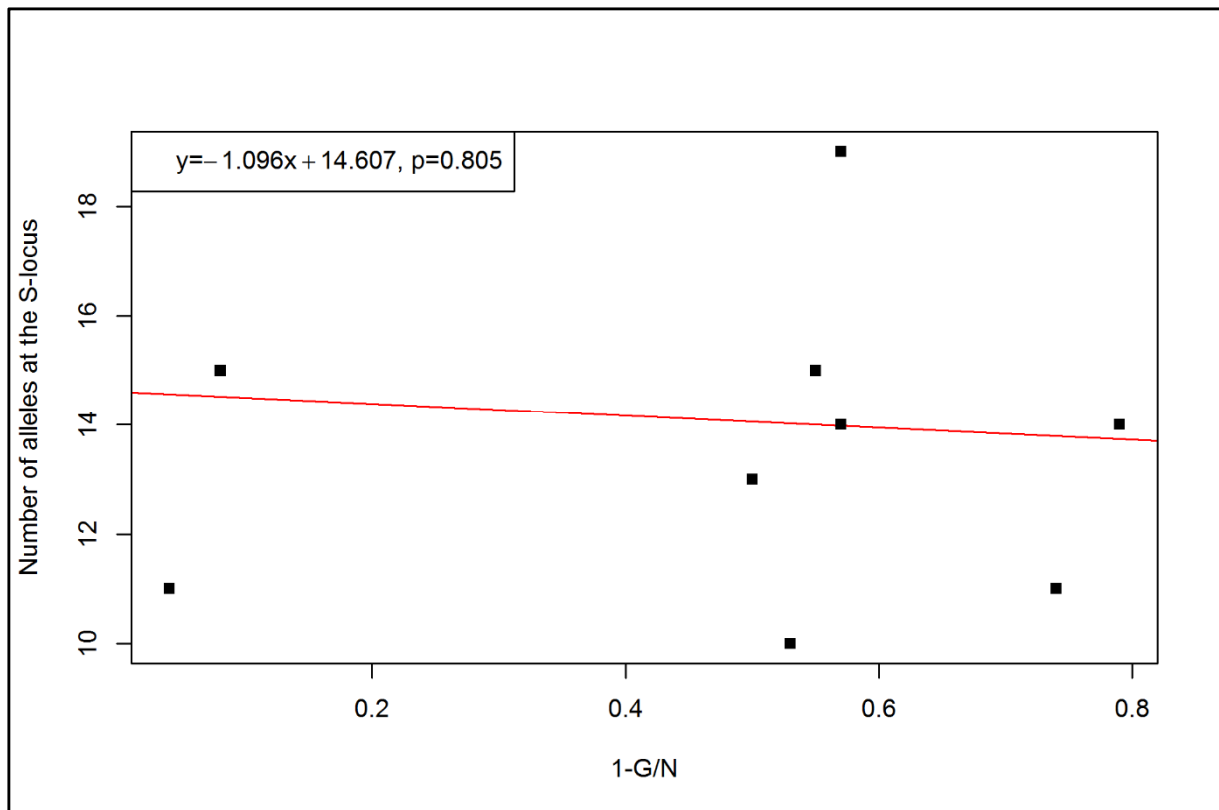
Les principaux résultats de notre modèle ont montré que la dérive génétique combinée avec l'asexualité partielle entraîne une diminution du nombre d'allèles au locus *S*, l'effet de la clonalité étant de réduire le nombre d'événements sexués dans la population (effet analogue à une diminution de la taille efficace de la population). Ce résultat a également été montré analytiquement par Vallejo-Marín et Uyenoyama (2008). Ce résultat suggère donc que la clonalité pourrait permettre la perte de l'autoincompatibilité par diminution du nombre d'allèles. En outre, un excès d'hétérozygotes a été observé dans la population, provoquant une augmentation du fardeau de mutation. Cet excès d'hétérozygotes a été amplifié par la mise en place d'un déséquilibre de liaison avec le système d'auto-incompatibilité dans les populations de petite taille. Pour ce qui est de la dépression de consanguinité, nous n'avons pas vu de différence entre les différentes populations. Enfin, les comparaisons de fitness que nous avons effectuées montrent que la fitness des individus se reproduisant par voie clonale serait plus élevée que celle des individus se reproduisant par voie sexuée (pas de production d'homozygotes) et nos résultats suggèrent donc que le maintien de l'auto-incompatibilité dans ces populations pourrait ne pas être indépendant du maintien du sexe lui-même (Navascués et al. 2010). Plutôt que devenir autocompatibles, les populations pourraient donc devenir complètement clonales.

Cependant, à partir de ce modèle, une prédiction simple entre taux de clonalité et niveau de diversité au locus *S* peut être faite et testée.

#### 2.3.4.2. TENTATIVES DE TEST DU MODELE (MERISIER : DONNEES NON PUBLIEES ; CERISIER : MARIETTE ET AL. BMC GENETICS 2010, PUBLICATION N#18)

A la suite des prédictions de ce modèle, j'ai donc cherché à savoir si l'effet de la clonalité sur la diversité au locus *S* pouvait être observé dans les populations de merisier (populations naturelles) ou dans les populations de cerisier (utilisation de la clonalité comme mode de propagation de l'espèce). Sur merisier, les données microsatellites et GSI acquises sur trois populations ont été aussi acquises sur trois autres populations (deux par l'INRA d'Orléans et une par le CGAF de l'ONF), et j'ai aussi considéré des données de la littérature (Jolivet et al. 2011), ce qui a permis de corrélérer le taux de clonalité avec la diversité au locus *S*. Aucune corrélation significative entre le taux de clonalité et le nombre d'allèles au locus *S* n'a été détectée dans les populations de merisier (**Figure 3**, Santi et al. données non publiées).





**Figure 3.** Nombre d'allèles au locus S intra-population en fonction du taux de reproduction asexuée dans des populations de merisier (Santi et al. données non publiées).

Lorsque je suis arrivée à l'UREF, j'ai aussi analysé la diversité d'un ensemble de variétés de cerisiers traditionnelles et modernes à l'aide de marqueurs microsatellites et à l'aide des marqueurs du locus de la SRnase et du locus SFB. Des merisiers (collection française de merisiers) ont été également analysés. Cette étude n'a révélé qu'un goulot d'étranglement très peu prononcé entre le pool sauvage et le pool domestique (espèces traditionnelles), mais ce goulot était beaucoup plus important chez les variétés modernes. Cependant la perte de diversité au locus S pourrait être plus intense qu'aux autres marqueurs étudiés chez le cerisier au cours de la domestication : 19 allèles trouvés dans le pool de merisiers, 15 chez les cerisiers et 9 seulement chez les variétés de cerisiers dites modernes (Mariette et al. 2010), sans que je puisse démontrer le lien avec l'utilisation de la reproduction asexuée.

### 2.3.5. COMPRENDRE LE POLYMORPHISME SI/SC ET LES CONSEQUENCES EVOLUTIVES D'UN PASSAGE A L'AUTO-COMPATIBILITE CHEZ LES PRUNUS CULTIVES : ETAT DES CONNAISSANCES ET PERSPECTIVES

#### 2.3.5.1. POLYMORPHISME SI/SC

A travers ma contribution à l'écriture du projet collectif de l'UREF et ma participation au projet ANR ABRIWG sur l'abricotier, j'ai été amenée à sortir du seul cas d'étude du *Prunus avium* et à m'intéresser à d'autres espèces cultivées du genre *Prunus*. Ces espèces peuvent permettre d'étudier l'effet de la domestication et de la dispersion de

l'espèce cultivée sur l'évolution de l'auto-incompatibilité d'origine génétique chez les arbres.

Nom de référence	Nom vernaculaire	Système de reproduction de l'espèce sauvage	Système de reproduction des variétés
Prunus armeniaca L.	Abricotier	SI (même espèce)	SC et SI
Prunus avium L.	Cerisier	SI (même espèce)	SI Allèle S4' dans certaines variétés
Prunus domestica L.	Prunier	SC et SI Prunus cerasifera Prunus spinosa	SC et SI
Prunus dulcis (Mill.) D.A. Webb	Amandier	SI (même espèce)	SC et SI
Prunus persica (L.) Batsch	Pêcher	SI Prunus mira Prunus davidiana Prunus kansuensis	SC

**Tableau 1.** Caractéristiques du système de reproduction chez les principales espèces de Prunus cultivés et leurs apparentés sauvages.

En effet, l'examen du **Tableau 1** montre qu'il existe un polymorphisme SI/SC dans ce genre.

- (1) L'espèce peut être totalement autofertile : cas du pêcher (Tao et al. 2007).
- (2) L'espèce peut être polymorphe SI/SC : cas de l'abricotier (Halász et al. 2007), de l'amandier (Boskovic et al. 2003) et du prunier (Hegedüs et Halász 2006), le polymorphisme étant *a priori* d'origine naturelle.
- (3) L'espèce peut être auto-incompatible de manière prépondérante, malgré une auto-compatibilité provoquée par mutagenèse par l'homme chez le cerisier (allèles S3' et S4' : Sonneveld et al. 2005, S3' n'étant pas utilisé dans les sélections variétales), avec quelques exceptions de variétés auto-compatibles d'origine non-humaine (Marchese et al. 2007).

L'origine de l'auto-compatibilité chez l'ensemble des espèces serait une mutation ou une délétion dans la séquence du gène SFB qui s'exprime dans le pollen, à part chez l'amandier où l'origine serait une mutation de la S-RNase (Boskovic et al. 2007). L'apparition de l'auto-compatibilité plutôt via des mutations au gène s'exprimant dans le pollen est attendue (Uyenoyama et al. 2001 ; Busch et Schoen 2008). En effet, le pollen portant la mutation empêchant l'interaction d'auto-incompatibilité peut polliniser n'importe quel pistil, contrairement aux pollens fonctionnels, et a donc une probabilité de transmission plus forte que tous les autres pollens. En revanche, un pistil portant la mutation empêchant l'interaction d'auto-incompatibilité ne bénéficie pas de ce gain

de fitness par rapport aux autres pistils, sauf s'il y a beaucoup de grains de pollen déposés, et différents les uns des autres (Tsuchimatsu et al. 2012).

Comment expliquer cette auto-compatibilité partielle ou totale chez les Prunus cultivés?

1. Le trait d'auto-fertilité ne serait pas lié à la domestication et/ou à la dispersion de l'espèce par l'homme. Ce serait le cas du pêcher pour lequel la divergence d'avec *P. kansuensis* est datée d'environ 2.5 Mya (Yu et al. 2018). On peut faire l'hypothèse que l'auto-compatibilité serait apparue après cet événement de spéciation, peut-être graduellement en passant par une phase d'autofécondation partielle comme cela semble avoir été le cas pour *Arabidopsis thaliana* depuis l'évènement de spéciation (Tang et al. 2007).
2. La polyploïdisation 6X chez le prunier pourrait avoir joué un rôle dans le passage à l'auto-compatibilité chez cette espèce, car dans une population polymorphe du point de vue de la ploïdie, les polyplœides subissent une forte pression de sélection pour la perte de l'auto-incompatibilité (Sutherland et al. 2018).
3. Comme expliqué plus haut, le passage à l'auto-compatibilité peut être lié à une baisse de la diversité au locus S. Outre l'impact théorique de l'utilisation de la reproduction asexuée, comme vu plus haut, on peut penser que la dispersion à longue distance, et plus particulièrement en l'absence d'espèces apparentées pollinisatrices, pourrait également jouer un rôle dans le passage à l'auto-compatibilité partielle lors de l'introduction de certaines de ces espèces à l'ouest de l'Europe. En effet, cela implique un effet de fondation à partir de quelques variétés et donc avec peu d'allèles au locus S, d'où une pression de sélection forte sur le système de reproduction pouvant conduire à un passage partiel à l'auto-compatibilité. C'est ce qui serait observé chez amandier et abricotier voire chez le prunier. Si l'effet de fondation est l'explication, on devrait s'attendre à un gradient de diversité entre l'aire de distribution de l'espèce sauvage et les variétés cultivées. De plus, cette explication permettrait de comprendre pourquoi le cerisier reste en majorité auto-incompatible sur le continent européen où l'espèce sauvage et ses apparentés avec lesquels il peut se croiser sont présents. On peut penser que la limitation en allèles compatibles est alors moins marquée.
4. La dépression de consanguinité pourrait également avoir diminué au cours de la dispersion et des bottlenecks successifs associés, permettant le succès des mutants auto-compatibles (Pujol et al. 2009).

L'examen du **Tableau 2** montre qu'il est difficile de conclure quant à l'existence d'un goulot d'étranglement lié à la domestication ou bien à la dispersion de ces espèces. Plusieurs types de marqueurs ont été utilisés (SSR, NGS), l'estimation du goulot ne repose pas sur les mêmes indices et les reconstructions d'histoire démographique n'ont pas été faites systématiquement. De plus, si on regarde les études dans le détail, les échantillonnages d'individus ou de variétés ne couvrent pas

les mêmes aires de distribution, d'où les conclusions éventuellement contradictoires ou pas cohérentes.

Nom de référence	Nom vernaculaire	Bottleneck sauvage/variétés anciennes	Bottleneck variétés anciennes/modernes
Prunus armeniaca L.	Abricotier	SSR : 2.56 – 12.22 (ratio de tailles de population Decroocq et al. 2016)	SSR : 41-47% (Bourguiba et al. 2012)
Prunus avium L.	Cerisier	SSR : 3% (Mariette et al. 2010) NGS : 27.5% (Pinosio et al. en préparation)	SSR : 38% (Mariette et al. 2010) NGS : 11% (Pinosio et al. en préparation)
Prunus domestica L.	Prunier	NA	NA
Prunus dulcis (Mill.) D.A. Webb	Amandier	SSRs : gradient longitudinal (Delplancke et al. 2013) NGS : Pas de bottleneck (Velasco et al. 2016)	Pas quantifié exactement (Halász et al. 2019)
Prunus persica (L.) Batsch	Pêcher	NGS : Bottleneck ancien (Velasco et al. 2016) Ratio de theta = 5 (Yu et al. 2018)	Ratio de theta = 1.8 (Li et al. 2019)

**Tableau 2.** Estimation du goulot d'étranglement de domestication et d'amélioration chez les principales espèces de Prunus cultivés.

Cependant, pour l'espèce que j'ai particulièrement étudiée, le cerisier, l'étude de structure (voir Mariette et al. 2010) avait montré que certaines variétés traditionnelles étaient *admixed* avec le groupe de merisiers étudié (exclusivement de la collection nationale de merisiers), suggérant des flux de gènes entre cerisier et merisier à l'ouest, comme cela avait déjà été suggéré lors de l'étude menée par Muriel Tavaud (Tavaud 2002) lors de sa thèse. Elle avait en effet montré une différenciation génétique faible avec les merisiers de l'ouest. Enfin, une étude récente (Pinosio et al. en préparation), se basant sur des génomes reséquencés, mais cependant sur très peu d'individus, irait dans le même sens. Les merisiers venant d'Europe seraient plus proches génétiquement des variétés cultivées qu'un merisier venant du sud-ouest de l'Azerbaïdjan que j'avais collectés.

Cependant, sur cette espèce, des données de génotypage ont été acquises sur un grand nombre de variétés mais le fait que des données n'aient pas été acquises en parallèle sur le pool sauvage à de large échelle géographique et de manière concertée (par exemple en utilisant exactement le même jeu de marqueurs) empêche toute conclusion. Une perspective pourrait donc être d'acquérir des données de génome entier sur des merisiers bien choisis et de tester des scénarios évolutifs sur cette espèce.

#### 2.3.5.2. CONSEQUENCES GENETIQUES DU PASSAGE A L'AUTO-COMPATIBILITE

Comme indiqué plus haut dans ce texte, il est attendu que les systèmes de reproduction modèlent la diversité génétique et l'évolution moléculaire. En particulier, si l'on contraste l'influence de l'autofécondation et de l'allofécondation, on s'attend à ce que l'autofécondation conduise à une réduction de la taille efficace de la population et de taux de recombinaison efficace (Glémin et al. 2006). Ainsi on observe un niveau de diversité plus faible chez les espèces pratiquant l'autofécondation (Chen et al. 2017), ainsi qu'un déséquilibre de liaison plus élevé (Glémin et al. 2006). Par ailleurs, il est également attendu que l'impact des systèmes de reproduction sur la taille efficace affecte également l'efficacité de la sélection (Chen et al. 2017).

Détecte-t-on ces différences chez les principales espèces cultivées de Prunus (**Tableau 3**)?

Nom de référence	Nom vernaculaire	Theta pi	Décroissance du déséquilibre de liaison
Prunus armeniaca L.	Abricotier	7.9 10 <sup>-3</sup> (Mariette et al. 2016)	Moins d'une centaine de kb (Mariette et al. 2016)
Prunus avium L.	Cerisier	2.6 10 <sup>-3</sup> (Pinosio et al. en préparation)	Une centaine de kb (Campoy et al. 2016)
Prunus domestica L.	Prunier	Pas de données publiées	Pas de données publiées
Prunus dulcis (Mill.) D.A. Webb	Amandier	6.6 10 <sup>-3</sup> (Yu et al. 2018)	Une centaine de kb (Yu et al. 2018)
Prunus persica (L.) Batsch	Pêcher	1.5 10 <sup>-3</sup> (Verde et al. 2013)	Plusieurs centaines de kb (Yu et al. 2018)

**Tableau 3.** Estimation de la diversité génomique et de la décroissance du déséquilibre de liaison chez les principales espèces de Prunus cultivés.

Les données génomiques disponibles permettent de conclure que la diversité la plus faible est effectivement observée chez le pêcher, mais on ne met rien en évidence pour les espèces partiellement auto-compatibles. Il en est de même pour le déséquilibre de liaison qui est en moyenne plus étendu chez le pêcher (voir la comparaison entre plusieurs espèces apparentées au pêcher dans Yu et al. 2018).

Cependant, pour les espèces partiellement auto-compatibles, aucune des études citées dans le **Tableau 3** n'explore réellement les estimateurs de diversité ou leur variance, en considérant des pools génétiques tenant compte de la fonctionnalité du locus S ou bien tenant compte de l'histoire récente de chaque variété.

Un très récent article a toutefois considéré les variétés auto-compatibles d'amandier par rapport à d'autres groupes de variétés et il se trouve que le nombre d'allèles et l'hétérozygotie observée calculés sur des marqueurs microsatellites donnent les valeurs les plus faibles dans ce groupe (Halász et al. 2019), mais le fait que seules 5 variétés étaient analysées pourrait aussi expliquer le résultat observé.

De nombreuses études théoriques se sont intéressées à l'effet de l'autofécondation totale ou partielle sur la variabilité génétique à l'équilibre (Abu Awad et Roze 2018). Cependant, s'attend-t-on un effet d'un passage très récent (quelques générations) et partiel à l'auto-compatibilité ? Quelles méthodes utiliser pour le détecter ? Par ailleurs dans le cas des espèces cultivées, peut-on mettre en évidence un signal indépendamment d'un éventuel bottleneck associé à l'apparition de l'auto-compatibilité partielle ?

Une perspective est donc de tester par exemple par voie de simulation si on s'attend à un signal particulier dans ce cas.

Une seconde perspective est de reconsidérer les données génomiques existantes et de tester si les groupes auto-compatibles diffèrent des groupes de variétés auto-incompatibles.

Enfin, il n'y a pas d'étude systématique de l'efficacité de la sélection chez ces espèces. Une étude visant à quantifier le fardeau mutationnel dans les différentes espèces ou groupes de variétés serait également intéressante.

«As a first step, the whole system of society is to be torn down and built up anew. Then the very nature of the opposite sex, or its long hereditary habit, which has become like nature, is to be essentially modified before woman can be allowed to assume what seems a fair and suitable position.»

Nathaniel Hawthorne, «The Scarlet Letter»

## **2.4. SYSTEME DE RERODUCTION, HISTOIRE D'INTRODUCTION ET ADAPTATION LOCALE CHEZ UNE ESPECE D'ARBRE INVASIF, LE ROBINIER**

### 2.4.1. SYSTEMES DE REPRODUCTION ET INVASIONS BIOLOGIQUES

Comme pour l'utilisation effective des plantes domestiquées en dehors de leur aire d'origine, les invasions biologiques impliquent une dispersion d'individus à plus ou moins longue distance des populations sources, puis une multiplication qui doit être efficace pour que la dispersion donne lieu à une invasion, et une extension de l'aire de répartition. Ce rapprochement entre les deux phénomènes pourrait paraître discutable car une invasion biologique n'est *a priori* pas désirée par les humains, alors que la culture des espèces domestiquées l'est, la dispersion des graines étant généralement contrôlée par l'homme. Cependant, dans le cas particulier des arbres, les espèces invasives ont souvent été introduites au départ volontairement à des fins de foresterie ou d'horticulture ornementale (Richardson et Rejmánek 2011).

Au cours de ces processus d'expansion et d'invasion à large échelle géographique, il est prédit que les systèmes de reproduction jouent un rôle clé dans la probabilité d'installation initiale et influencent les possibilités d'adaptation locale, par le rôle clé qu'ils jouent pour déterminer des paramètres directement reliés au processus d'adaptation, c'est-à-dire la recombinaison, la taille efficace de population, les flux de gènes et la répartition de la diversité intra et inter-populations (Hamrick et Godt 1996 ; Glémin et al. 2006 ; Chen et al. 2017). Les invasions biologiques permettent donc de s'intéresser au processus d'évolution rapide et au rôle joué par les systèmes de reproduction (Barrett et al. 2008).

Dans ce contexte des invasions, on peut donc se questionner tout d'abord sur le lien entre invasion et caractéristiques du système de reproduction. En particulier, la loi de Baker (Baker 1955) prédit que les espèces auto-compatibles ont plus de chance d'établir des nouvelles populations se reproduisant de manière sexuée que des espèces auto-incompatibles, car un seul individu suffit pour la reproduction («With self-compatible individuals a single propagule is sufficient to start a sexually-reproducing colony, making its establishment much more likely than if the chance growth of two self-incompatible yet cross-compatible individuals sufficiently close together spatially and temporally is required. Dans le même texte, Baker indique que chez les plantes l'apomixie et la reproduction végétative sont aussi des stratégies possibles («with plants apomixis and purely vegetative reproduction are also available to replace selfincompatible hermaphroditism (and monoecism) or dioecism»). Chez les espèces auto-incompatibles ou bien très allogames comme les arbres, on s'attend donc à ce

que le fait d'être invasif soit plus particulièrement associé à la capacité de propagation asexuée.

Ensuite, on peut interroger l'influence que peut avoir le système de reproduction sur le goulot d'étranglement attendu lors d'une phase d'invasion, l'attendu étant que ce goulot soit plus fort pour des espèces à propagation clonale ou pratiquant l'autofécondation (Brown et Marshall 1981). Les revues bibliographiques ne permettent pas de conclure définitivement quant à ce rôle du système de reproduction, même si les goulots sont généralement mis en évidence, et tempérés par des introductions multiples (Dlugosch et Parker 2008 ; Dlugosch et al. 2015).

Enfin, se pose la question du lien entre système de reproduction et adaptation chez les espèces invasives. En effet, la littérature prédit que le potentiel d'adaptation soit plus faible pour les espèces autogames, en raison d'une plus faible taille efficace attendue chez ces espèces ce qui affecterait directement l'efficacité de la sélection. Cependant, les flux de gènes limités chez ces espèces pourraient au contraire favoriser l'adaptation locale (Wright et al. 2013). La littérature prédit aussi un lien entre le taux de reproduction asexuée dans la population et le potentiel invasif, en lien avec le taux de variance additive dans la population souche (Bazin et al. 2014).

#### 2.4.2. ETAT DES CONNAISSANCES SUR LES ARBRES INVASIFS EN FRANCE

Les espèces d'arbres invasifs en France sont relativement peu nombreuses par rapport à la totalité des espèces. La base de données INPN (Inventaire National du Patrimoine Naturel) du Muséum National d'Histoire Naturelle qui renseigne les espèces introduites invasives (<https://inpn.mnhn.fr/espece/listeEspeces/statut/metropole/J>) fait état de 54 espèces de plantes, sur 151 espèces au total, 6 sont des arbres (*Acacia dealbata* Link, *Acacia mearnsii* De Wild., *Acacia saligna* (Labill.) H.L.Wendl., *Acer negundo* L., *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Robinia pseudoacacia* L.) et 4 des arbrisseaux ou arbustes (*Amorpha fruticosa* L., *Baccharis halimifolia* L., *Buddleja davidii* Franch., *Rhododendron ponticum* L.).

La plupart de ces espèces sont capables de propagation asexuée. Pour les espèces du genre *Acacia*, il a par ailleurs été montré que celles répertoriées invasives sont plus capables de rejeter que les espèces qui ne sont pas déclarées invasives (Gibson et al. 2011). J'ai pu également trouver le taux d'autofécondation pour certaines, et les résultats suggèrent une certaine capacité à l'autofécondation (**Tableau 4**, voir également la discussion de Gibson et al. 2011 pour les acacias). Si l'ensemble semble suggérer que les prédictions de Baker quant aux caractéristiques du système de reproduction soient vérifiées chez ces espèces, des données plus précises sur la caractérisation du système de reproduction manquent dans la littérature pour conclure.



Type	Nom de référence	Nom vernaculaire	Asex/sex	Autofécondation
Arbre	Acacia dealbata Link, 1822	Mimosa argenté Mimosa des fleuristes Mimosa de Bormes	Asexuée par marcottage et bouturage, graines	Possible?
Arbre	Acacia mearnsii De Wild., 1925	Mimosa argenté Mimosa vert	Asexuée par rejets, graines	Possible?
Arbre	Acacia saligna (Labill.) H.L.Wendl., 1820	Mimosa à feuilles de Saule	Asexuée par drageons possible, graines	Taux d'alofécondation=0.91 (George et al. 2008)
Arbre	Acer negundo L., 1753	Érable negundo Érable frêne Érable Négondo	Asexuée par rejets, graines	Taux d'alofécondation=0.90 (Thomas 2014)
Arbre	Ailanthus altissima (Mill.) Swingle, 1916	Faux vernis du Japon Ailante glanduleux Ailante Ailante	Asexuée par drageons, graines	?
Arbrisseau	Amorpha fruticosa L., 1753	Indigo du Bush Amorphe buissonnante	Asexuée par rejets, graines	?
Arbuste	Baccharis halimifolia L., 1753	Séneçon en arbre Baccharis à feuilles d'Halimione	Graines, mais capacité à rejeter et drageonner	?
Arbuste	Buddleja davidii Franch., 1887	Buddleja du père David Arbre à papillon Arbre aux papillons	Graines, bouturage possible	Taux d'auto-incompatibilité=96% (Ebeling et al. 2012)
Arbuste	Rhododendron ponticum L., 1762	Rhododendron des parcs Rhododendron pontique Rhododendron de la mer Noire	Graines et marcottes	?
Arbre	Robinia pseudoacacia L., 1753	Robinier faux-acacia Carouge	Graines, rejets et drageons	Taux d'alofécondation=0.83 (Surles et al. 1990)

**Tableau 4.** Caractéristiques du système de reproduction des 10 espèces d'arbres et arbrisseaux invasives en France à partir de la base de données INPN (Inventaire National du Patrimoine Naturel) du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Encore moins nombreuses sont les études de génétique des populations et/ou de génétique quantitative évolutive sur ces espèces. On peut faire état des études commencées à Biogeco sur l'érable *negundo* visant à comparer la plasticité phénotypique entre natifs et invasifs (Porté et al. 2011 ; Lamarque et al. 2013 ; Lamarque et al. 2015). La mise en place de jardins communs regroupant des provenances natives et invasives posent un problème de fond pour faire ce type d'études.

#### 2.4.3. PROJET MENE SUR LE ROBINIER : RESULTATS ET PERSPECTIVES

J'ai développé, en collaboration avec Annabel Porté, un axe de recherche sur (i) l'histoire de l'introduction et (ii) l'évolution rapide chez le robinier (*Robinia pseudoacacia* L.) au cours de l'invasion de l'espèce en Europe. En 2013, nous avons commencé notre collaboration par la rédaction d'un projet («Tree Invasions: disentangling the role of Genetic by Environment interactions on invasion mechanisms and impacts across Europe») pour répondre à l'appel d'offres ANR-Biodiversa («Pan-European call for research proposals on invasive species and biological invasions»). Même si non financé, ce projet a servi de base à l'écriture de plusieurs sous-projets qui ont été financés : projet de développement de marqueurs SNPs financé par le projet européen Trees For Future en collaboration avec des chercheurs de l'université de Gembloux (Verdu et al. 2016), master Labex COTE qui a permis de financer le master de Xavier Bouteiller en 2015, Agence de l'Eau qui a permis de financer la thèse de Xavier Bouteiller, puis des projets de financement pour échantillonner en Europe et aux USA. Il faut aussi noter que ce projet a servi de base de réflexion à une thèse menée au laboratoire sur une espèce de chêne exotique, le chêne rouge (thèse de Nastasia Merceron).

Le robinier (*Robinia pseudoacacia*, Fabaceae, également appelé robinier faux-acacia) est originaire d'Amérique du Nord. Introduit en Europe au XVII<sup>ème</sup> siècle comme arbre d'ornement, il a été redécouvert au XIX<sup>ème</sup> siècle et utilisé comme piquet de vigne ou comme essence de (re)boisement dans des friches post-industrielles par exemple. Le bois du robinier a des qualités relativement exceptionnelles : « La norme NF EN 335 concerne la durabilité du bois et définit 5 classes de risque d'attaque biologique (plus l'indice est élevé, plus la résistance est satisfaisante). Le robinier est, avec le teck, l'une des rares essences admises naturellement, à l'état brut et sans aucun traitement chimique, en risque 4 » (<http://www.alternabois.fr/robinier/>). Cependant, il est reconnu comme invasif dans de nombreuses régions du monde, et notamment en Chine, en Australie ou en Europe (Richardson et Rejmánek 2011). C'est une espèce pionnière à croissance rapide. Il se reproduit à la fois de façon sexuée et asexuée (Cierjacks et al. 2013). Une étude a montré un taux d'allofécondation de 83% (Surles et al. 1990).

Le premier axe de la thèse de Xavier Bouteiller nous a permis d'établir une comparaison grossière du système de reproduction entre aire native et aire d'invasion et d'explorer l'histoire de l'introduction du robinier en utilisant des données de

génétique des populations. Pour cela, 818 individus, issus de 63 populations de l'aire d'origine et d'Europe, ont été génotypés à l'aide de 113 SNPs développés au laboratoire. Nous avons pu montrer un taux de reproduction asexuée plus élevée dans l'aire d'introduction. En effet, bien que nous ayons adopté une méthode d'échantillonnage identique dans les deux aires visant à éviter d'échantillonner les clones, nous avons trouvé plus de génotypes identiques intra-population dans l'aire d'introduction que dans l'aire native (Bouteiller et al. 2019). Nous avons également estimé des  $F_{is}$  négatifs, autre signature de la propagation asexuée.

Dans une étude centrée sur une collection de robiniers échantillonnés en France et plantés à l'Unité expérimentale Forêt de Pierroton, j'ai également pu montrer que la reproduction asexuée semble très importante dans le sud-ouest, en particulier dans le Sauternais où le robinier a été longtemps utilisé comme piquet de vigne et où un seul génotype est retrouvé dans plusieurs bois échantillonnés (Mariette et al. données non publiées). La confirmation de l'existence d'un clone fréquent est en cours d'étude. Nous cherchons également à en identifier l'origine.

Nous avons aussi pu montrer qu'une zone géographique restreinte à l'est de l'aire de répartition serait à l'origine des populations fondées en Europe, sans qu'un goulot d'étranglement massif n'ait été mis en évidence (Bouteiller et al. 2019). Quand nous avons modifié l'échantillonnage de SNPs, en tentant de rééquilibrer la distribution vers des SNPs à faible fréquence de l'allèle mineur, une baisse de la richesse allélique significative dans l'aire invasive a été montrée (**Tableau 5** extraite de Bouteiller et al. 2019). Sur ce jeu de données, j'ai aussi tenté de tester quelques scénarios simples en utilisant une approche *Approximate Bayesian Computation* avec le logiciel DIYABC (Cornuet et al. 2014), mais l'estimation des distributions postérieures n'était pas précise (peu de puissance) et, en prenant le jeu de données complet, le point observé était trop distant des points simulés (biais de distribution de la MAF).

Estimation	Richesse allélique		Nombre total d'allèles		Hétérozygotie attendue		Hétérozygotie observée	
Nb SNPs	113	251	113	251	113	251	113	251
US	2.00	<b>1.96</b>	226	<b>494</b>	0.26	0.20	0.22	0.17
EU	2.00	<b>1.91</b>	226	<b>485</b>	0.27	0.21	0.24	0.19

**Tableau 5.** Effet de l'échantillonnage de SNPs sur les estimations de diversité entre les deux aires. En gras les valeurs qui sont significativement différentes.

Le second axe de la thèse de Xavier Bouteiller nous a permis d'analyser les différences phénotypiques de populations natives et invasives en étudiant des données acquises sur des plants âgés de quelques jours à quelques mois en chambres climatiques. Nous avons construit un dispositif de génétique quantitative sur la base d'un échantillonnage de 5 graines sur une dizaine d'arbres par population, avec 11 populations américaines et 9 populations européennes. Parmi les résultats

détaillés dans Bouteiller et al. (en préparation), trois peuvent être soulignés: (1) la masse des graines était plus grande en Europe qu'aux USA, (2) le taux de germination était plus grand en Europe qu'aux USA, même en contrôlant pour l'effet de la masse des graines mais la vitesse n'était pas plus grande, (3) l'héritabilité des traits était plus grand aux USA qu'en Europe (**Tableau 6**), ces différences étant significatives.

Estimation	Masse des graines	Taux de germination	Héritabilité moy. sur 13 traits
US	17.13mg	60%	0.294
EU	21.89mg	88%	0.203

**Tableau 6.** Effet de l'échantillonnage de SNPs sur les estimations de diversité entre les deux aires. En gras les valeurs qui sont significativement différentes.

Une interprétation évolutive de ces résultats obtenus sur taux de propagation asexuée, masse des graines et taux de germination est en lien avec l'hypothèse EICA (Evolution of Increased Competitive Ability) : le processus d'invasion peut être vu comme un déplacement de l'allocation des ressources. En présence d'herbivores, l'allocation des ressources va de manière prioritaire à la défense contre l'herbivorie (donc dans la zone native) et en l'absence d'herbivores (dans la zone d'invasion), la sélection favorise les génotypes qui croissent et se reproduisent plus (Blossey et Nötzold 1995 ; Pantoja et al. 2018). Cette hypothèse est très largement débattue dans la littérature (Orians et Ward 2010, Rotter et Holeski 2018). Dans le cas du robinier, nous n'avons pas de données sur l'évolution des défenses contre l'herbivorie. Par conséquent, une perspective serait d'en acquérir sur populations natives et invasives. D'autre part, une variation latitudinale adaptative de la reproduction asexuée ne peut être exclue non plus (van Kleunen et Fischer 2008).

Par ailleurs, on ne peut pas écarter un effet de la sélection par l'homme, laquelle aurait favorisé les génotypes avec des graines plus grosses et germant mieux. De plus, le fait qu'on observe plus de reproduction asexuée peut résulter de la sylviculture adoptée (coupe puis rejets et drageons), comme cela peut être le cas dans le Sauternais ou bien encore dans une des forêts échantillonnées en Allemagne.

C'est pourquoi, en 2018, afin de tester si la différence de taux de reproduction asexuée différent entre populations américaines et européennes a une base génétique, nous avons tenté de comparer le taux de rejets des racines sur jeunes plants dans un dispositif avec populations américaines et européennes, mais nous n'avons pas été en mesure d'observer des variations de développement racinaire. Pouvoir comparer en environnement commun les taux d'asexualité est une perspective de ce travail.

De plus, une caractérisation plus fine du système de reproduction (taux de clonalité et d'autofécondation) serait nécessaire pour confirmer le rôle joué par le système de reproduction dans l'invasion. Notamment, dans le cadre du projet Clonix2D (voir liste des projets), j'envisage d'analyser le rôle de la propagation asexuée dans la colonisation depuis les premiers peuplements installés en Sauternais.

Pour ce qui est du goulot d'étranglement, sa détection effective dépendait du lot de SNPs utilisés, c'est-à-dire biaisé ou non dans la distribution de la MAF, comme expliqué plus haut. Par ailleurs, nous n'avons pas pu estimer l'effet du biais de recrutement initial (seulement 9 individus séquencés) sur cette estimation.

Cependant, une baisse d'héritabilité de 30% telle que celle observée entre USA et EU peut être interprétée comme une diminution de la variance génétique additive entre aire native et aire d'introduction.

Ré-estimer la diversité et/ou la variabilité phénotypique dans les pools génétiques natif et invasif est une perspective de ce travail (NeSel-CHANGE déposé au Labex COTE en septembre 2018, mais refusé).

«J'ai volontiers laissé mon corps conditionné s'orienter d'instinct vers la fonction publique. J'avais besoin de la sécurité de l'emploi et d'une rémunération constante dé耦plée de mes performances. Tu nous soupçonnes de paresse, tu as raison et tort : nous sommes des employés traîne-savates et des bosseurs fous. Je voulais lambiner au turbin pour turbiner du cerveau. Je voulais m'acheter des heures d'esprit libre, libre des calculs de valorisation de ma force de travail. Je voulais ménager, dans mon quotidien, des espaces de rêverie auto-rétribués, des espaces de disponibilité non lucrative à l'art. Et à la pensée.»

François Bégaudeau, «Histoire de ta bêtise».

## **2.5. PLASTICITE TECHNIQUE ET METHODOLOGIQUE : DU LABORATOIRE A LA BIOINFORMATIQUE**

Jusqu'en 2010, je n'avais analysé que des jeux de données de taille modeste en terme de nombres de marqueurs tant pendant ma thèse que pendant mes recherches au *Cemagref* et au département de Génétique et d'Amélioration des Plantes à l'INRA. Une inflexion méthodologique majeure dans mes activités a été de passer de quelques dizaines de marqueurs dominants ou co-dominants à l'analyse :

- 1/ de larges jeux de données SNPs,
- 2/ de données de type *Next-Generation Sequencing*.

C'est une transition méthodologique d'ampleur que de nombreux généticiens des populations ont fait ou doivent faire aujourd'hui pour s'approprier les nouvelles techniques mais aussi toutes les nouvelles méthodes d'analyse de données qui permettent d'appréhender l'information à l'échelle du génome entier ou d'une grande quantité de données de séquences ou de marqueurs SNPs. J'ai effectué cette transition principalement en échangeant avec deux bioinformaticiens (Fabienne Wong Jun Tai et Yec'han Laizet) et par apprentissage « sur le tas ».

### 2.5.1. GENETIQUE D'ASSOCIATION CHEZ L'ARABETTE ET L'ABRICOTIER

#### 2.5.1.1. CONTEXTE SCIENTIFIQUE : L'ANALYSE DU DETERMINISME GENETIQUE DES CARACTERES QUANTITATIFS

La variabilité des caractères phénotypiques et le déterminisme génétique de cette variabilité sont largement étudiés chez les généticiens, notamment à l'INRA sur les espèces domestiquées animales et végétales. En effet, comprendre ce déterminisme peut permettre d'orienter la sélection de nouvelles variétés pour l'agriculture de demain. Jusqu'à récemment, la cartographie de QTL (*Quantitative Trait Loci*) sur croisement bi-parental (ou quelquefois sur des dispositifs multi-parentaux) était la voie principale pour répondre à deux questions : le caractère est-il monogénique ou polygénique ? quel est l'effet de chaque locus sur la variabilité phénotypique ? Cependant, l'accès à la séquence complète d'un nombre significatif d'espèces animales et végétales, ainsi qu'au génotypage haut-débit sur de nombreux individus a permis d'envisager la génétique d'association (c'est-à-dire l'étude de la corrélation entre variation génétique et variation phénotypique) à l'échelle du génome entier sur de nombreux modèles. La publication d'Atwell et al. (2010) sur *Arabidopsis thaliana* L., espèce à très petit génome (135 Mb), a ainsi ouvert la voie sur les plantes.

Cependant, les études d'association nécessitent d'avoir une bonne connaissance de la structure neutre des populations étudiées afin d'éviter les faux positifs dus à l'existence de déséquilibre de liaison créé par la structure entre populations (Korte et Farlow 2013). Mener des études de génétique d'association nécessite également d'analyser la variabilité du DL à l'échelle génomique, et ses origines, dans les populations étudiées afin de pouvoir interpréter les résultats de l'analyse d'association. Si le DL est faible (quelques kb), on pourra espérer une résolution fine validant l'implication d'un gène donné, voire d'un polymorphisme de séquence donné, dans la réalisation d'un phénotype. Dans le cas d'un DL sur de plus grandes distances, les méthodes d'association peuvent permettre de repérer les régions génomiques qui participent à la variation phénotypique d'un caractère donné en utilisant un nombre raisonnable de marqueurs (Flint-Garcia et al. 2003).

Par conséquent, sur les espèces domestiquées, mener des études d'association nécessite d'étudier, si ce n'est leur histoire évolutive, au moins la structure génétique des collections étudiées et l'étendue du déséquilibre de liaison. En parallèle, une étude du polymorphisme des caractères quantitatifs permet de connaître leur distribution dans les populations. Ces deux approches permettent de réfléchir au mieux l'échantillonnage des individus, ainsi que la densité de marqueurs à mettre en œuvre.

Dans le cadre du projet collectif de l'Unité de Recherches sur les Espèces Fruitières, j'avais proposé de mettre en place un programme de recherche visant à utiliser la génétique d'association pour étudier le déterminisme génétique de caractères phénotypiques pouvant être impliqués dans l'adaptation aux changements climatiques. Les caractères phénotypiques visés lors de ce projet étaient ceux potentiellement concernés lors du dérèglement climatique, par ex. la phénologie de la floraison et de la fructification.

J'ai commencé certains aspects de cette partie du projet de l'UREF que j'avais écrit et pour lequel j'avais répondu à des appels d'offre. L'idée de développer la GWAS sur *Prunus* a été largement reprise ensuite, notamment du fait de la petite taille du génome diploïde chez les *Prunus* (moins de deux fois la taille du génome d'*Arabidopsis thaliana* : 265Mb chez le pêcher *Prunus persica*).

[2.5.1.2. ETUDE DU DETERMINISME GENETIQUE DE LA RESISTANCE A LA SHARKA CHEZ ARABIDOPSIS THALIANA ET CHEZ PRUNUS ARMENIACA \(PAGNY ET AL. NEW PHYTOLOGIST 2012, PUBLICATION N#23 ; POQUE ET AL. BMC PLANT BIOLOGY 2015, PUBLICATION N#25 ; MARIETTE ET AL. NEW PHYTOLOGIST 2016, PUBLICATION N#26\)](#)

A la suite du projet écrit pour l'UREF, j'ai participé à deux études de GWAS : l'une sur arabette et l'autre sur abricotier, dans le but d'analyser le déterminisme génétique de la résistance au virus de la sharka, dans le cadre de projets coordonnées par Véronique Decroocq au sein de l'UMR BFP (anciennement GDPP). Sur arabette, les données génétiques étaient disponibles alors que sur abricotier, développer la GWAS a impliqué de produire et d'analyser des données NGS.

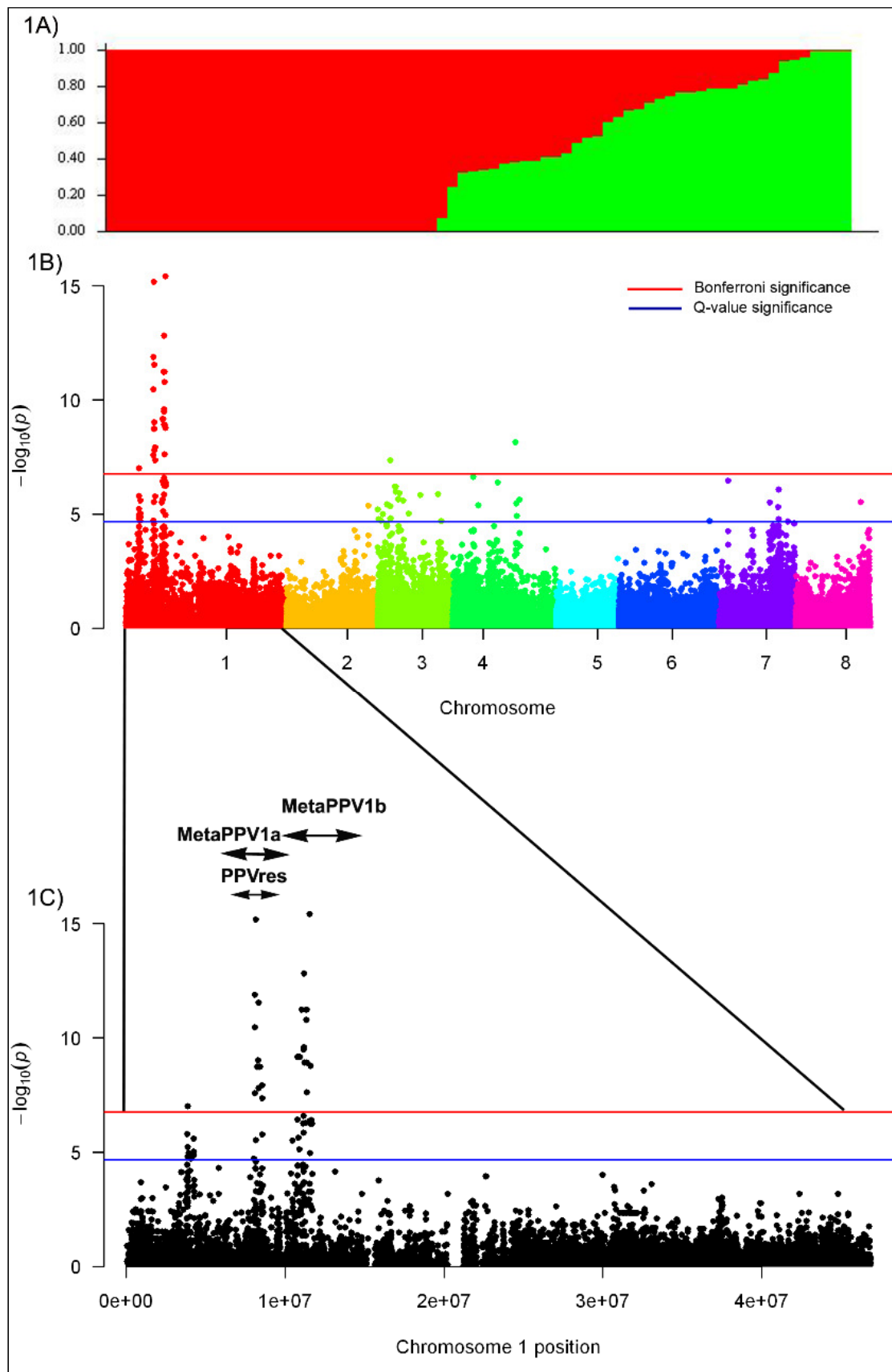
Concernant l'arabette, les analyses de données que j'ai menées ont été intégrées dans la thèse de Sylvain Poque. Les jeux de données SNPs que j'ai étudiés sur *Arabidopsis thaliana* (jeu de données SNPs sur les lignées MAGIC, voir Kover et al.

2009, et jeu de données 250K SNP développés par un consortium pour les études d'association, voir Atwell et al. 2010) m'ont permis de développer des compétences en analyse de larges jeux de données via l'utilisation de programmation bash sous Linux, du logiciel de statistique R et de l'ensemble d'outils programmés dans PLINK principalement.

Concernant l'abricotier, j'ai travaillé dans le cadre de l'ANR Excellence obtenue par AG Abbott. Sur abricotier, mon implication a été de très longue durée car j'avais discuté très en amont de l'implémentation de la *GWAS* chez les *Prunus* avec Véronique Decroocq. Au cours du projet, j'ai participé au choix du panel d'association. J'ai interagi quotidiennement avec Fabienne Wong Jun Tai, la bio-informaticienne qui travaillait sur les données de séquençage Illumina, afin d'améliorer le pipeline d'analyses bio-informatiques, le but étant d'obtenir un génotypage fiable. Ce projet m'a sensibilisée au biais de génotypage inhérent à l'analyse de données NGS. En effet, dans le cadre de ce projet, des accessions d'abricotier ont été re-séquencées mais en l'absence de génome sur l'espèce, les séquences Illumina ont été alignées sur la séquence du pêcher. L'analyse fine du polymorphisme observé a permis de montrer un excès d'hétérozygotes observé en fonction de la profondeur de couverture, ce qui pouvait être attribué partiellement à des problèmes d'alignement sur séquences paralogues. Une partie du travail sur ce jeu de données a donc consisté à travailler sur la qualité des données avant de faire les analyses d'association. Quoique le genre *Prunus* soit connu pour sa très grande synténie (Dirlewanger et al. 2004), cette étude a aussi montré que l'alignement de la totalité d'un génome sur une espèce « proche » était illusoire puisque nous avons restreint la partie du génome étudiée aux gènes. Ainsi, on peut questionner l'approche visant à re-séquencer des génomes entiers quand un assemblage de qualité du génome d'une espèce n'est pas disponible. Cependant, ce projet a ouvert des perspectives stimulantes pour une utilisation en routine de la *GWAS* chez les *Prunus*. La collection d'abricotier séquencée à 15X peut être phénotypée et analysée pour de nombreux autres traits (qualité du fruit, résistance aux stress biotiques et abiotiques).

La maladie de la sharka est due à un virus de quarantaine, le *Plum Pox Virus* (PPV), infectant les arbres fruitiers du genre *Prunus*. Il est nécessaire de trouver des moyens de lutte, telle que la sélection de plantes résistantes. Or, chez ces espèces, les sources de résistance sont à l'heure actuelle en nombre limité. Deux stratégies principales ont été mises en place par Véronique Decroocq dans son programme de recherche pour trouver des gènes de résistance. D'une part, le PPV étant capable d'infecter l'arabette (*Arabidopsis thaliana*), cette espèce modèle est utilisée pour tenter de trouver de nouvelles sources de résistance, et de la diversité aux locus identifiés est ensuite recherchée chez les *Prunus* par séquençage. D'autre part, l'étude du déterminisme génétique est directement menée notamment chez l'abricotier (*Prunus armeniaca*), où l'on trouve une variabilité de réponse à l'infection. Chez les deux espèces, la complémentarité entre génétique d'association et la cartographie de liaison a été utilisée afin de valider les zones candidates (Bergelson et Roux 2010).





**Figure 4.** Extraite de Mariette et al. (2016) : analyse de structure et analyse d'association comparée à la position des méta-QTLs sur abricotier.

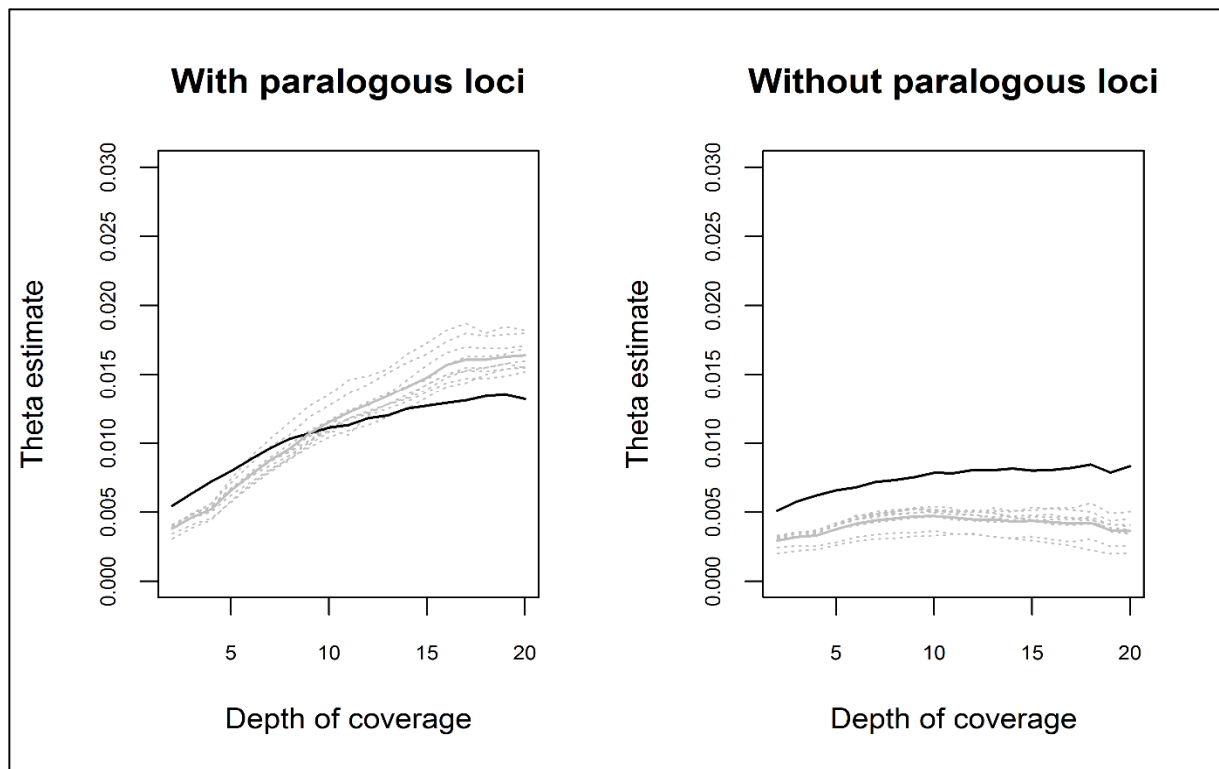
Chez l'arabette, le virus peut être inoculé par inoculation mécanique, par biolistique et par agro-inoculation. Le phénotype de résistance n'est pas le même selon le type d'inoculation. Une résistance partielle et de type récessif est observée chez certaines accessions lorsque le virus est inoculé mécaniquement. Nous avons montré que le gène qui contrôlerait cette résistance serait *cPGK2* (*chloroplast phosphoglycerate kinase*) situé sur le chromosome 1. Ce gène avait été précédemment cloné pour la résistance au virus WMV (*Watermelon mosaic virus*) par Ouibrahim et al. (2014). A l'état fonctionnel, ce gène est nécessaire pour l'accumulation du virus dans la plante. Ainsi, les accessions résistantes auraient des variations alléliques à ce gène qui empêcherait l'interaction avec le virus (Poque et al. 2015). Cette résistance est contournée lorsque le virus est inoculé par biolistique ou par agro-inoculation. Cependant, lorsque le virus est agro-inoculé, des accessions résistantes sont également détectées, et nous avons pu montrer la présence de locus impliqués dans la résistance sur les chromosomes 1, 3 et 5. Le pic d'association le plus clair se situe sur le chromosome 3, à proximité d'une région contenant 7 gènes de type RTM3 (RTM pour *Restricted Tobacco etch virus Movement*). La résistance RTM3 serait plutôt de type dominant (Cosson et al. 2010 ; Cosson et al. 2012). Or, la résistance mise en évidence ici serait récessive donc d'autres gènes que RTM3 pourraient être impliqués (Pagny et al. 2012).

Chez l'abricotier, l'analyse d'association a permis de détecter deux zones sur le groupe de liaison 1 des *Prunus* (voir **Figure 4** extraite de Mariette et al. 2016). Deux gènes candidats ont été proposés dans l'article.

#### 2.5.2. EXPLORATION DES METHODES D'ANALYSE DES DONNEES DE SEQUENÇAGE HAUT-DEBIT POUR LA GENOMIQUE DES POPULATIONS (VERDU ET AL. ECOLOGY & EVOLUTION 2016, PUBLICATION#27)

Depuis mon arrivée à Biogeco, au sein de l'équipe Génétique et Ecologie des Populations, j'ai contribué à deux études utilisant des données RAD-seq (Restriction site associated DNA markers), l'une sur robinier (collaboration avec Cindy Verdu et Ludivine Lassois à Gembloux Agro-Biotech) et l'autre sur Lecythidaceae (collaboration avec Myriam Heuertz, et contribution à l'encadrement de Quentin Jehanne, master 2 en Bioinformatique).

Concernant le robinier (voir Verdu et al. 2016), il s'agissait de faire une pré-sélection de SNPs *in silico* dans le but d'optimiser le succès de génotypage de SNPs réalisé avec la technologie Mass Array de Sequenom, et nous avons notamment pris soin de filtrer les SNPs en utilisant un programme de génotypage de SNP *in silico* développé dans le but de détecter des SNPs issus d'assemblage de paralogues (reads2snp, Gayral et al. 2013). Au cours de cette étude, nous avons également exploré l'effet de la profondeur de couverture (i.e. taille de la « pile » de séquences assemblée ensemble) sur les estimations de diversité ainsi que sur notre capacité à valider le SNP par génotypage (**Figure 5**). Globalement, nous avons pu valider 330 SNPs sur les 377 testés.



**Figure 5.** Extrait de Verdu et al. (2016): effet de la profondeur de séquençage sur l'estimation de la diversité nucléotidique estimée avec tous les loci RAD assemblés (à gauche) ou bien en enlevant les loci RAD où des SNPs "paralogues" sont détectés avec reads2snps (à droite). J'avais estimé la diversité de deux manières: en gris avec le programme MLRHO (Lynch 2008 ; Haubold et al. 2010) et en noir avec le programme alnpi (Lawrence et al. 2015).

Sur Lecythidaceae, au cours du stage de master 2 de Quentin Jehanne, nous avons exploré trois logiciels d'assemblage (Stacks, Pyrad et CLC) en utilisant des données RAD-seq sur 8 individus. Nous avons testé le succès entre loci prédits et loci vérifiés par PCR et re-séquençage selon les méthodes. Ce sont les loci détectés avec Pyrad qui ont été le plus validés par PCR (Jehanne 2016). Lors de l'analyse des données avec Stacks, il est nécessaire de fixer notamment un paramètre d'analyse M qui est la distance entre deux piles de séquences. Si M est trop bas, les locus assemblés ont un grand risque d'être trouvés en intra-spécifique, et si M est trop grand on assemble des locus paralogues. En revanche, Pyrad fait les piles en intégrant une possibilité de variation de type indel, qui correspond aussi à ce que l'on peut attendre en terme de variation interspécifique, ce qui peut expliquer le meilleur succès observé avec cet algorithme.

L'ensemble des travaux que j'ai pu mener ces dernières années sur des données de type NGS m'ont invitée à conclure que l'on peut faire beaucoup d'erreurs de base quand on n'a pas la formation adéquate, par exemple négliger la donnée de qualité de la séquence, qui sur données de robinier, pouvait générer des taux de SNPs paralogues plus élevés que quand on prenait en compte la qualité des données. De plus, sur au moins deux modèles cités, que l'on peut qualifier de non-modèle ou bien

d'espèce orpheline, ce n'est pas un pipeline mais plusieurs qui à chaque fois ont été testés afin de définir la meilleure stratégie d'analyse. Pour l'abricotier, il n'y a pas eu de véritable étape de validation du polymorphisme, car seuls quelques SNPs, ceux qui étaient positifs dans les résultats d'association, ont été validés. D'ailleurs, cette vérification avait permis de trouver des erreurs de nom d'individus au cours de l'analyse ou du phénotypage. Mais, sur robinier et sur Lecythidaceae, nous avons pu montrer que la stratégie d'analyse pouvait largement faire varier le taux de validation du locus/SNP. Sur robinier, nous avons également montré l'effet du pipeline sur la diversité nucléotidique mesurée avec les données *in silico*. Cette conclusion – le fait qu'il y ait un effet quantifiable et significatif du pipeline d'analyse sur les estimations de paramètres de génomique des populations en utilisant les données de NGS – a été démontré par ailleurs, voir par exemple les travaux de Shafer et al. (2017), qui ont testé pas moins de 312 combinaisons de paramètres d'analyse bioinformatique sur des données RAD-seq, et qui concluent notamment, entre autres, à la nécessité d'utiliser plusieurs pipelines, à la nécessité de cross-valider les analyses, et à la nécessité de faire des réplicats d'échantillons.

A court terme, je pense continuer à me former dans ce domaine afin d'acquérir une plus grande autonomie encore dans le traitement de données de séquençage haut-débit. Cela passera par l'apprentissage probable du Python, car bash et R ne me semblent plus suffisants.

En lien avec les questions de recherche expliquées précédemment, je vais continuer à explorer les méthodes d'analyse de NGS avec trois objectifs : 1. estimation de diversité nucléotidique, 2. estimation de taille efficace, et/ou de sa variation, et 3. Voire détection de signaux de sélection sur des espèces du genre *Prunus* et sur *Robinia pseudoacacia*.

Sur le genre *Prunus*, des données déjà publiées peuvent être réutilisées et sur robinier, selon les moyens financiers que je réussirai à dégager, soit je repasserai par des données RAD-seq soit par un assemblage de transcriptome et une analyse de données RNA-seq.

«For what do we live, but to make sport for our neighbors, and laugh at them in our turn?»

Jane Austen, «Pride and Prejudice»

## **2.6. CONTRIBUTION AU DEVELOPPEMENT D'UN OUTIL DE SIMULATIONS «FORWARD» EN GENETIQUE DES POPULATIONS, gMETAPOP**

Depuis mes premiers travaux de recherche en 1996, j'ai combiné approche expérimentale et approche de modélisation en génétique des populations, cependant sans que la modélisation ne soit le centre de mes recherches. Ma démarche est plutôt de tenter d'asseoir le plus possible mes travaux expérimentaux sur des prédictions théoriques et j'utilise des outils de modélisation déjà programmés pour tester des hypothèses évolutives.

Au cours de mon DEA et de ma thèse, j'ai ainsi utilisé, et contribué à modifier, un programme de simulations de métapopulations, Metapop, développé initialement au laboratoire Ecologie, Systématique et Evolution à Orsay pendant la thèse de Nathalie Machon (projet d'article à la fin de la thèse de Nathalie Machon : «METAPOPOP : a program simulating evolutionary processes acting on metapopulations» signé par Nathalie Machon, Didier Baradat et Bernard Godelle).

Ensuite, dans le cadre des travaux sur le merisier, en collaboration avec Solenn Stoeckel et Miguel Navascués, nous avons développé un programme visant à étudier un système de reproduction combinant asexualité et système d'auto incompatibilité gamétophytique (voir plus haut).

Depuis 2010, je participe à un projet dont le but est de rendre disponible gMetapop, un outil de simulations combinant les principaux processus évolutifs, à une communauté scientifique beaucoup plus large qu'un cercle restreint de modélisateurs, grâce en particulier au développement d'une interface graphique (GUI) flexible et conviviale. Ce projet est coordonné par Pauline Garnier-Géré (Chercheuse INRA en génomique des populations et en génétique quantitative évolutive). Il associe également les compétences de Frédéric Raspail (ingénieur informaticien), qui maîtrise les langages C et C++, ainsi que Qt (bibliothèque multiplateforme permettant de créer des GUI), et de Frédéric Austerlitz (Directeur de Recherche CNRS au Musée de l'Homme, qui est théoricien et modélisateur).

La version initiale du programme, appelée Metapop, avait été utilisée pour étudier la recolonisation post-glaciaire chez les arbres (Le Corre et al. 1997) et pour étudier le maintien de l'allèle sélectionné au cours du processus de la domestication chez les plantes allogames et autogames (Le Thierry d'Ennequin et al. 1999). Puis le code initial du programme a été modifié dans deux directions majeures :

1. Un module démographique pour des espèces pérennes à générations chevauchantes, a été développé et utilisé par Frédéric Austerlitz et collaborateurs à partir de 1996 (version servant de support à Austerlitz et al. 2000, Austerlitz et Garnier-Géré 2003, Machon et al. 2003). Noter que cette version a été également modifiée pour complexifier la modélisation du système

de reproduction (ajout d'un taux de reproduction asexuée qui n'existait pas dans la première version du logiciel).

2. Un module visant à modéliser un caractère quantitatif sous sélection phénotypique intra- et inter-populations a été développé et utilisé par Valérie Le Corre et collaborateurs à partir de 1997 (version servant de support à Kremer et al. 2000 ; Mariette et al. 2002 mais sans modélisation des caractères phénotypiques ; Le Corre et Kremer 2003 ; Kremer et Le Corre 2012). Cette version du logiciel a été reprise, développée et recodée par Jean-Paul Soularue et collaborateurs, notamment pour modéliser de l'*assortative mating* (Soularue et Kremer 2012 ; Soularue et Kremer 2014) et cette version du logiciel a été publiée (Soularue et al. 2019).

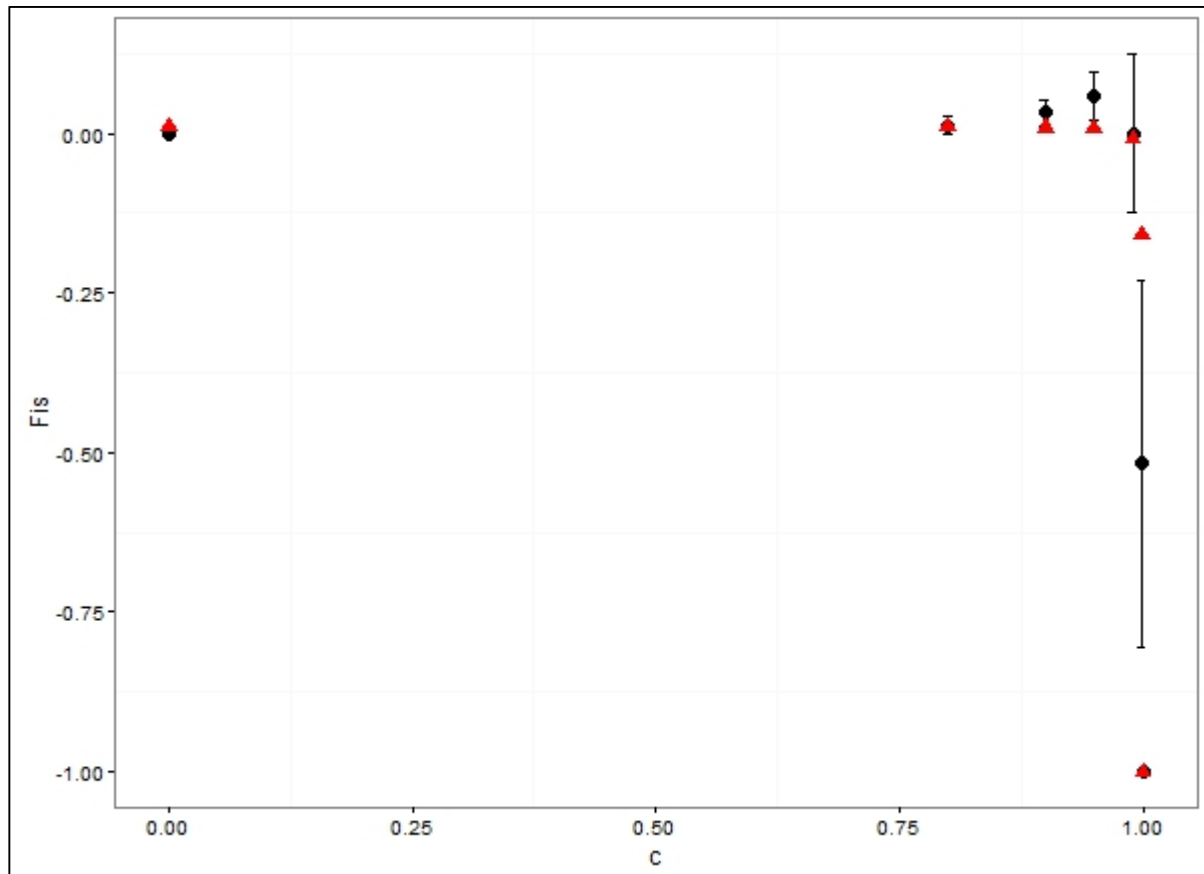
Le projet gMetapop a été initié il y a une dizaine d'années lors d'un atelier animé par Pauline Garnier-Géré, qui rassemblait les modélisateurs et les contributeurs historiques du code de certaines versions. A l'issue de cet atelier, il avait été décidé de fusionner la version modifiée majoritairement par Frédéric Austerlitz et la version modifiée majoritairement par Valérie Le Corre. C'est ce travail qui a été entrepris, avec l'idée également de développer une interface pour faciliter les simulations. Le logiciel est actuellement constitué de 2 composantes indépendantes : gMetapop\_GUI, le code de l'interface graphique, et gMetapop\_CORE qui inclut le code permettant de gérer les fichiers d'entrées et de sorties et de modéliser les processus évolutifs.

La GUI a pour but de proposer un ensemble cohérent de paramètres nécessaires à la réalisation d'une simulation complexe pour un modèle d'espèce théorique le plus proche possible du modèle biologique d'intérêt pour l'utilisateur. Ces paramètres sont en général très nombreux et le processus de configuration est d'autant plus long et complexe que les scénarios envisagés sont élaborés. La GUI permet donc non seulement à l'utilisateur de se focaliser sur les propriétés de son modèle biologique, mais aussi de gagner un temps considérable pendant la construction du fichier de configuration initial, et de réaliser ces simulations sans expertise poussée en modélisation et programmation.

gMetapop est un logiciel *forward-in-time* qui permet de simuler l'évolution au cours du temps de la diversité de gènes et de traits quantitatifs au sein d'individus, en populations subdivisées pour des espèces ayant une démographie complexe. Différents types de gènes et de nombreux processus peuvent être simulés, et les populations peuvent être connectées par des flux de gènes, soit par une migration des zygotes (ex : graines) soit par celle de gamète males (ex : pollen).

Dans le cadre de ce projet, je contribue à la conception et à la réalisation des tests scientifiques qui touchent à des sous-ensembles complets de code permettant d'aller au bout d'une simulation. L'idée de ces tests est de modéliser les processus évolutifs majeurs et de confronter les résultats de simulations avec les prédictions analytiques de résultats théoriques, en produisant notamment des programmes R permettant d'automatiser le post-traitement des données de simulations. J'ai plus particulièrement contribué au test sur l'interaction de la dérive et de la migration (estimation de la

différenciation génétique inter-populations) et au test permettant d'estimer l'indice de fixation  $F_{IS}$  en fonction du taux de reproduction asexuée dans une population (**Figure 6** ci-dessous). La phase de test s'est révélée être extrêmement efficace pour *debugger* toutes les étapes de l'utilisation de l'interface ainsi que les processus modélisés.



**Figure 6.** Comparaison de la valeur du  $F_{IS}$  dans des populations partiellement clonales, obtenue par simulations avec gMetapop et obtenue en utilisant la formule théorique publiée par Balloux et al. (2003).

A court terme, une fois les tests terminés et l'aide achevée, le programme va être publié et mis à disposition des utilisateurs. Concernant l'impact sur la communauté scientifique, mes collègues et moi-même pensons que ce projet permettra de répondre à un besoin important en modélisation de processus génétiques, notamment pour des modèles biologiques ayant des cycles de vie relativement complexes, comme c'est le cas pour des espèces forestières (ou autres) qui sont pérennes et possèdent une structure en classes d'âge ou de développement différents. De plus, étant donné l'ensemble des tests mis en place et qui modélisent les processus évolutifs majeurs (dérive, mutation, migration, sélection), nous pensons que ce programme pourra servir d'appui à l'enseignement de la génétique des populations et de la génétique quantitative évolutive. Une fois que la publication sera faite, je souhaite utiliser le programme pour tester des hypothèses d'évolution rapide sur les espèces invasives, par exemple en partant d'une étude telle que celle de Bazin et al. (2014).

## BIBLIOGRAPHIE

- Abu Awad D, Roze D (2018) Effects of partial selfing on the equilibrium genetic variance, mutation load, and inbreeding depression under stabilizing selection. *Evolution* 72:751-769.
- Akagi T, Henry IM, Morimoto T, Tao R (2016) Insights into the Prunus-Specific S-RNase-Based Self-Incompatibility System from a Genome-Wide Analysis of the Evolutionary Radiation of S Locus-Related F-box Genes. *Plant and Cell Physiology* 57:1281-1294.
- Atwell S, Huang YS, Vilhjálmsson BJ, Willems G, Horton M, Li Y, Meng D, Platt A, Tarone AM, Hu TT, Jiang R, Mulyati NW, Zhang X, Amer MA, Baxter I, Brachi B, Chory J, Dean C, Debieu M, de Meaux J, Ecker JR, Faure N, Kniskern JM, Jones JDG, Michael T, Nemri A, Roux F, Salt DE, Tang C, Todesco M, Traw MB, Weigel D, Marjoram P, Borevitz JO, Bergelson J, Nordborg M (2010) Genome-wide association study of 107 phenotypes in *Arabidopsis thaliana* inbred lines. *Nature* 465: 627-631.
- Austerlitz F, Jung-Muller B, Godelle B, Gouyon P-H (1997) Evolution of coalescence times, genetic diversity and structure during colonization. *Theoretical Population Biology* 51: 148-164.
- Austerlitz F, Garnier-Géré PH (2003) Modelling the impact of colonisation on genetic diversity and differentiation of forest trees: interaction of life cycle, pollen flow and seed long-distance dispersal. *Heredity* 90:282-290.
- Baker HG (1955) Self-compatibility and establishment after long distance dispersal. *Evolution* 9:347-349.
- Balloux F, Lehmann L, de Meeûs T (2003) The population genetics of clonal and partially clonal diploids. *Genetics* 164:1635-1644.
- Barrett SCH (2002) The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* 3:274-284.
- Barrett SCH, Colautti RI, Eckert CG (2008) Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular Ecology* 17:373-383.
- Bataillon T, Kirkpatrick M (2000) Inbreeding depression due to mildly deleterious mutations in finite populations: size does matter. *Genetical Research* 75:75-81.
- Bazin E, Mathe-Hubert H, Facon B, Carlier J, Ravigne V (2014) The effect of mating system on invasiveness: some genetic load may be advantageous when invading new environments. *Biological Invasions* 16:875-886.
- Bergelson J, Roux F (2010) Towards identifying genes underlying ecologically relevant traits in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Review Genetics* 11, 867-879.
- Blossey B, Nötzold R (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants – A hypothesis. *Journal of Ecology* 83:887-889.
- Bourguiba H, Audergon JM, Krichen L, Trifi-Farah N, Mamouni A, Trabelsi S, D'Onofrio C, Asma BM, Santoni S, Khadari B (2012) Loss of genetic diversity as a signature of apricot domestication and diffusion into the Mediterranean Basin. *BMC Plant Biology* 12:49.



- Bošković R, Russell K, Tobutt KR (1997) Inheritance of stylar ribonucleases in cherry progenies, and reassignment of incompatibility alleles to two incompatibility groups. *Euphytica* 95:221–228.
- Bošković R, Tobutt KR (1996) Correlation of stylar ribonuclease zymograms with incompatibility alleles in sweet cherry. *Euphytica* 90:245-250.
- Boskovic R, Tobutt KR, Batlle I, Duval H, Martinez-Gomez P, Gradziel TM (2003) Stylar ribonucleases in almond: correlation with and prediction of incompatibility genotypes. *Plant Breeding* 122:70-76.
- Boskovic RI, Tobutt KR, Ortega E, Sutherland BG, Godini A (2007) Self-(in)compatibility of the almonds *P. dulcis* and *P. webbii*: detection and cloning of 'wild-type S-f' and new self-compatibility alleles encoding inactive S-RNases. *Molecular Genetics and Genomics* 278:665-676.
- Brown AHD, Marshall DR (1981) Evolutionary changes accompanying colonization in plants. In: *Evolution Today* (eds GG Scudder, JI Reveal), pp. 351 – 363.
- Busch JW, Schoen DJ (2008) The evolution of self-incompatibility when mates are limiting. *Trends In Plant Science* 13:128-136.
- Byers DL, Waller DM (1999) Do plant populations purge their genetic load? Effects of population size and mating history on inbreeding depression. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30:479-513.
- Campoy JA, Lerigoleur-Balsemin E, Christmann H, Beauvieux R, Girollet N, Quero-García J, Dirlwanger E, Barreneche T (2016) Genetic diversity, linkage disequilibrium, population structure and construction of a core collection of *Prunus avium* L. landraces and bred cultivars. *BMC Plant Biology* 16:49.
- Castric V, Vekemans X (2004) Plant self-incompatibility in natural populations: a critical assessment of recent theoretical and empirical advances. *Molecular Ecology* 13:2873-2889.
- Charlesworth D, Charlesworth B (1979) The evolution and breakdown of S-allele systems. *Heredity* 43:41-55.
- Charlesworth D, Charlesworth B (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:237-268.
- Charlesworth D, Morgan MT, Charlesworth B (1993) Mutation accumulation in finite outbreeding and inbreeding populations. *Genetical Research* 61:39-56.
- Chen L, Stace HM, James SH (1997). Self-incompatibility, seed abortion and clonality in the breeding systems of several Western Australian *Drosera* species (*Droseraceae*). *Australian Journal of Botany* 45:191–201.
- Chen J, Glémin S, Lascoux M (2017) Genetic Diversity and the Efficacy of Purifying Selection across Plant and Animal Species. *Molecular Biology and Evolution* 34:1417–1428.
- Cierjacks A, Kowarik I, Joshi J, Hempel S, Ristow M, Lippe M, Weber E (2013) Biological flora of the British Isles: *Robinia pseudoacacia*. *Journal of Ecology* 101:1623-1640.
- Cornuet J-M, Pudlo P, Veyssier J, Dehne-Garcia A, Gautier M, Leblois R, Marin J-M, Estoup A (2014) DIYABC v2.0: a software to make approximate Bayesian computation inferences about population history using single nucleotide

- polymorphism, DNA sequence and microsatellite data. *Bioinformatics* 30:1187-1189.
- Cosson P, Sofer L, Le QH, Leger V, Schurdi-Levraud V, Whitham SA, Yamamoto ML, Gopalan S, Le Gall O, Candresse T, Carrington JC, Revers F (2010) RTM3, Which Controls Long-Distance Movement of Potyviruses, Is a Member of a New Plant Gene Family Encoding a Meprin and TRAF Homology Domain-Containing Protein. *Plant Physiology* 154:222-232.
- Cosson P, Schurdi-Levraud V, Le QH, Sicard O, Caballero M, Roux F, Le Gall O, Candresse T, Revers F (2012) The RTM Resistance to Potyviruses in *Arabidopsis thaliana*: Natural Variation of the RTM Genes and Evidence for the Implication of Additional Genes. *Plos One* 7:6.
- Crane MB, Lawrence WJC (1929) Genetical and cytological aspects of incompatibility and sterility in cultivated fruits. *Journal of Pomology and Horticultural Science* 7:276–301.
- Decroocq S, Cornille A, Tricon D, Babayeva S, Chague A, Eyquard JP, Karychev R, Dolgikh S, Kostriysyna T, Liu S, Liu WS, Geng WJ, Liao K, Asma BM, Akparov Z, Giraud T, Decroocq V (2016) New insights into the history of domesticated and wild apricots and its contribution to Plum pox virus resistance. *Molecular Ecology* 25: 4712-4729.
- Delplancke M, Alvarez N, Benoit L, Espindola A, Joly HI, Neuenschwander S, Arrigo N (2013) Evolutionary history of almond tree domestication in the Mediterranean basin. *Molecular Ecology* 22: 1092-1104.
- De Meeûs T, Balloux F (2004) Clonal reproduction and linkage disequilibrium in diploids: a simulation study. *Infection, Genetics and Evolution* 4:345–351.
- De Meeûs T, Lehmann L, Balloux F (2006) Molecular epidemiology of clonal diploids: A quick overview and a short DIY (do it yourself) notice. *Infection, Genetics and Evolution* 6:163-170.
- Dirlewanger E, Graziano E, Joobeur T, Garriga-Calderé F, Cosson P, Howad W, Arús P (2004) Comparative mapping and marker-assisted selection in Rosaceae fruit crops. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 101:9891-9896.
- Dlugosch KM, Parker IM (2008) Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology* 17:431-449.
- Dlugosch KM, Anderson SR, Braasch J, Cang FA, Gillette HD (2015) The devil is in the details: genetic variation in introduced populations and its contributions to invasion. *Molecular Ecology* 24:2095-2111.
- Ducci F, Santi F (1997) The distribution of clones in managed and unmanaged populations of wild cherry (*Prunus avium*). *Canadian Journal of Forest Research* 27, 1998-2004.
- Duminil J, Fineschi S, Hampe A, Jordano P, Salvini D, Vendramin GG, Petit RJ (2007) Can population genetic structure be predicted from life-history traits? *American Naturalist* 169:662-672.

- Duminil J, Hardy OJ, Petit RJ (2009) Plant traits correlated with generation time directly affect inbreeding depression and mating system and indirectly genetic structure. *BMC Evolutionary Biology* 9:177.
- Ebeling SK, Schreiter S, Hensen I, Durka W, Auge H (2012) Outcrossing breeding system does not compromise invasiveness in *Buddleja davidii* Susan K. *Flora* 207:843–848.
- Eckert CG (2002) The loss of sex in clonal plants. *Evolutionary Ecology* 15:501-520.
- Entani T, Iwano M, Shiba H, Che FS, Isogai A, Takayama S (2003) Comparative analysis of the self-incompatibility (S-) locus region of *Prunus mume*: identification of a pollen-expressed F-box gene with allelic diversity. *Genes Cells* 8:203-213.
- Flint-Garcia SA, Thornsberry JM, Buckler ES IV (2003) Structure of linkage disequilibrium in plants. *Annual Review of Plant Biology* 54:357–374.
- Franklin-Tong VE, Franklin FCH (2003) Gametophytic self-incompatibility inhibits pollen tube growth using different mechanisms. *Trends in Plant Science* 8:598-605.
- Frascaria N, Santi F, Gouyon PH (1993) Genetic differentiation within and among populations of chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and wild cherry (*Prunus avium* L.). *Heredity* 70:634-641.
- Gayral P, Melo-Ferreira J, Glémin S, Bierne N, Carneiro M, Nabholz B, Lourenco JM, Alves PC, Ballenghien M, Faivre N, Belkhir K, Cahais V, Loire E, Bernard A, Galtier N (2013) Reference-free population genomics from next-generation transcriptome data and the vertebrate-invertebrate gap. *PLoS Genetics* 9: e1003457.
- George N, Byrne M, Yan G (2008) Mixed mating with preferential outcrossing in *Acacia saligna* (Labill.) H. Wendl. (Leguminosae: Mimosoideae). *Silvae Genetica* 57:139-145.
- Gibson MR, Richardson DM, Marchante E, Marchante H, Rodger JG, Stone GN, Byrne M, Fuentes-Ramírez A, George N, Harris C, Johnson SD, Le Roux JJ, Miller JT, Murphy DJ, Pauw A, Prescott MN, Wandrag EM, Wilson JRU (2011) Reproductive biology of Australian acacias: important mediator of invasiveness? *Diversity and Distributions* 17:911-933.
- Glémin S, Bataillon T, Ronfort J, Mignot A, Olivieri I (2001) Inbreeding depression in small populations of self-incompatible plants. *Genetics* 159:1217-1229.
- Glémin S, Bazin E, Charlesworth D (2006) Impact of mating systems on patterns of sequence polymorphism in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273:3011-3019.
- Goodwillie C, Kalisz S, Eckert CG (2005) The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: Occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36:47-79.
- Halász J, Kodad O, Galiba GM, Skola I, Ercisli S, Ledbetter CA, Hegedus A (2019) Genetic variability is preserved among strongly differentiated and geographically diverse almond germplasm: an assessment by simple sequence repeat markers. *Tree Genetics & Genomes* 15:12.

- Halász J, Pedryc A, Hegedus A (2007) Origin and dissemination of the pollen-part mutated S-C haplotype which confers self-compatibility in apricot (*Prunus armeniaca*). *New Phytologist* 176:792-803.
- Halkett F, Simon JC, Balloux F (2005) Tackling the population genetics of clonal and partially clonal organisms. *Trends in Ecology and Evolution* 20:194-201.
- Hamrick JL, Godt MJW, Sherman-Broyles SL (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6: 95-124.
- Hamrick JL, Godt MJW (1996) Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 351:1291-1298.
- Haubold B, Pfaffelhuber P, Lynch M (2010) miRho - a program for estimating the population mutation and recombination rates from shotgun-sequenced diploid genomes. *Molecular Ecology* 19:277–284.
- Hegedüs A, Halász L (2006) Self-incompatibility in plums (*Prunus salicina* Lindl., *Prunus cerasifera* Ehrh. and *Prunus domestica* L.). A mini review. *International Journal of Horticultural Science* 12:137-140.
- Hiscock SJ, Tabah DA (2003) The different mechanisms of sporophytic self-incompatibility. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 358:1037-1045.
- Honnay O, Bossuyt B (2005) Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? *Oikos* 108:427-432.
- Jolivet C, Höltkén AM, Liesebach H, Steiner W, Degen B (2011) Spatial genetic structure in wild cherry (*Prunus avium* L.): I. variation among natural populations of different density. *Tree Genetics & Genetics* 7:271-283.
- Knight TM, Steets JA, Vamosi JC, Mazer SJ, Burd M, Campbell DR, Dudash MR, Johnston MO, Mitchell RJ, Ashman T-L (2005) Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36:467-497.
- Korte A, Farlow A (2013) The advantages and limitations of trait analysis with GWAS: a review. *Plant Methods* 9:29.
- Kover PX, Valdar W, Trakalo J, Scarcelli N, Ehrenreich IM, Purugganan MD, Durrant C, Mott R (2009) A multiparent advanced generation inter-cross to fine-map quantitative traits in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genetics* 5:e1000551.
- Kremer A (1998) Les marqueurs moléculaires en génétique des populations. In: *Les marqueurs moléculaires en génétique et biotechnologies végétales*. (ed. de Vienne D), pp. 119-138. INRA.
- Kremer A, Le Corre V (2012) Decoupling of differentiation between traits and their underlying genes in response to divergent selection. *Heredity* 108:375-385.
- Lamarque LJ, Lortie CJ, Porté AJ, Delzon S (2015) Genetic differentiation and phenotypic plasticity in life-history traits between native and introduced populations of invasive maple trees. *Biological Invasions* 17:1109-1122.
- Lamarque LJ, Porte AJ, Eymeric C, Lasnier JB, Lortie CJ, Delzon S (2013) A test for pre-adapted phenotypic plasticity in the invasive tree *Acer negundo* L. *Plos One* 8:9.

- Lawrence TJ, Kauffman KT, Amrine KCH, Carper DL, Lee RS, Becich PJ, Canales CJ, Ardell DH (2015) FAST: FAST Analysis of Sequences Toolbox. *Frontiers in Genetics* 6:172.
- Le Corre V, Machon N, Petit RJ, Kremer A (1997) Colonization with long-distance seed dispersal and genetic structure of maternally inherited genes in forest trees: a simulation study. *Genetics Research* 69:117-125.
- Le Corre V, Kremer A (2003) Genetic variability at neutral markers, quantitative trait loci and trait in a subdivided population under selection. *Genetics* 164:1205-1219.
- Le Thierry d'Ennequin M, Toupance B, Robert T, Godelle B, Gouyon PH (1999) Plant domestication: a model for studying the selection of linkage. *Journal of Evolutionary Biology* 12:1138-1147.
- Li Y, Cao K, Zhu GR, Fang WC, Chen CW, Wang XW, Zhao P, Guo J, Ding TY, Guan LP, Zhang Q, Guo WW, Fei ZJ, Wang LR (2019) Genomic analyses of an extensive collection of wild and cultivated accessions provide new insights into peach breeding history. *Genome Biology* 20:36.
- Lynch M (2008) Estimation of nucleotide diversity, disequilibrium coefficients, and mutation rates from high-coverage genome-sequencing projects. *Molecular Biology and Evolution*, 25, 2409–2419.
- Machon N, Bardin P, Mazer SJ, Moret J, Godelle B, Austerlitz F (2003) Relationship between genetic structure and seed and pollen dispersal in the endangered orchid *Spiranthes spiralis*. *New Phytologist* 157:677-687.
- McKey D, Elias M, Pujol B, Duputie A (2010) The evolutionary ecology of clonally propagated domesticated plants. *New Phytologist* 186:318-332.
- Marchese A, Boskovic RI, Caruso T, Raimondo A, Cutuli M, Tobutt KR (2007) A new self-compatibility haplotype in the sweet cherry 'Kronio', S-5', attributable to a pollen-part mutation in the SFB gene. *Journal of Experimental Botany* 58:4347-4356.
- Newbigin E, Paape T, Kohn JR (2008) RNase-based self-incompatibility puzzled by pollen S. *Plant Cell* 20:2286-2292.
- Nybohm H (2004) Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology* 13:1143-1155.
- Orians CM, Ward D (2010) Evolution of plant defences in nonindigenous environments. *Annual Review of Entomology* 55:439-459.
- Ortega E, Boskovic RI, Sargent DJ, Tobutt KR (2006) Analysis of S-RNase alleles of almond (*Prunus dulcis*): characterization of new sequences, resolution of synonyms and evidence of intragenic recombination. *Molecular Genetics and Genomics* 276:413-426.
- Ouibrahim L, Mazier M, Estevan J, Pagny G, Decroocq V, Desbiez C, Moretti A, Gallois J-L, Caranta C (2014) Cloning of the Arabidopsis rwm1 gene for resistance to Watermelon mosaic virus points to a new function for natural virus resistance genes. *Plant Journal* 79:705-716.
- Pantoja PO, Paine CET, Vallejo-Marin M (2018) Natural selection and outbreeding depression suggest adaptive differentiation in the invasive range of a clonal plant. *Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences* 285:1882.

- Porcher E, Lande R (2005) Loss of gametophytic self-incompatibility with evolution of inbreeding depression. *Evolution* 59:46-60.
- Porté AJ, Lamarque LJ, Lortie CJ, Michalet R, Delzon S (2011) Invasive *Acer negundo* outperforms native species in non-limiting resource environments due to its higher phenotypic plasticity. *BMC Ecology* 11:28.
- Pujol B, Zhou SR, Vilas JS, Pannell JR (2009) Reduced inbreeding depression after species range expansion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 15379-15383.
- Richardson DM, Rejmánek M (2011) Trees and shrubs as invasive alien species—a global review. *Diversity and Distributions* 17:788-809.
- Rotter MC, Holeski LM (2018) A meta-analysis of the evolution of increased competitive ability hypothesis: genetic-based trait variation and herbivory resistance trade-offs. *Biological Invasions* 20:2647-2660.
- Shafer ABA, Peart CR, Tusso S, Maayan I, Brelford A, Wheat CW, Wolf JBW (2017) Bioinformatic processing of RAD-seq data dramatically impacts downstream population genetic inference. *Methods in Ecology and Evolution* 8:907-917.
- Sonneveld T, Robbins TP, Bošković R, Tobutt KR (2001) Cloning of six cherry self-incompatibility alleles and development of allele-specific PCR detection. *Theoretical and Applied Genetics* 102:1046–1055.
- Sonneveld T, Robbins TP, Tobutt KR (2006) Improved discrimination of self-incompatibility S-RNase alleles in cherry and high throughput genotyping by automated sizing of first intron polymerase chain reaction products. *Plant Breeding* 125:305–307.
- Sonneveld T, Tobutt KR, Robbins TP (2003) Allele-specific PCR detection of sweet cherry self-incompatibility (S) alleles S1 to S16 using consensus and allele-specific primers. *Theoretical and Applied Genetics* 107:1059–1070.
- Sonneveld T, Tobutt KR, Vaughan SP, Robbins TP (2005) Loss of pollen-S function in two self-compatible selections of *Prunus avium* is associated with deletion/mutation of an S haplotype-specific F-box gene. *Plant Cell* 17:37-51.
- Soularue J-P, Kremer A (2012) Assortative mating and gene flow generate clinal phenological variation in trees. *BMC Evolutionary Biology* 12:79.
- Soularue J-P, Kremer A (2014) Evolutionary responses of tree phenology to the combined effects of assortative mating, gene flow and divergent selection. *Heredity* 113:485-494.
- Soularue J-P, Thöni A, Arnoux L, Le Corre V, Kremer A (2019) Metapop: an individual-based model for simulating the evolution of tree populations in spatially and temporally heterogeneous landscapes. *Molecular Ecology Resources* 19:296–305.
- Surles SE, Hamrick JL, Bongarten BC (1990) Mating systems in open-pollinated families of black locust (*Robinia pseudoacacia*). *Silvae Genetica* 31:35–40.
- Sutherland BG, Tobutt KR, Robbins TP (2008) Trans-specific S-RNase and SFB alleles in *Prunus* self-incompatibility haplotypes. *Molecular Genetics and Genomics* 279:95-106.

- Sutherland BL, Galloway LF (2018) Effects of glaciation and whole genome duplication on the distribution of the *Campanula rotundifolia* polyploid complex. *American Journal of Botany* 105:1760-1770.
- Tang CL, Toomajian C, Sherman-Broyles S, Plagnol V, Guo YL, Hu TT, Clark RM, Nasrallah JB, Weigel D, Nordborg M (2007) The evolution of selfing in *Arabidopsis thaliana*. *Science* 317:1070-1072.
- Tao R, Watari A, Hanada T, Habu T, Yaegaki H, Yamaguchi M, Yamane H (2007) Self-compatible peach (*Prunus persica*) has mutant versions of the S haplotypes found in self-incompatible *Prunus* species. *Plant Molecular Biology* 63:109-123.
- Tavaud M (2002) Diversité génétique du cerisier doux (*Prunus avium* L.) sur son aire de répartition : Comparaison avec ses espèces apparentées (*P. cerasus* et *P. x gondouinii*) et son compartiment sauvage. ENSAM-Montpellier PhD.
- Thomas PA (2014) *Trees: Their Natural History*. Second Edition. Cambridge University Press. p. 177.
- Tsuchimatsu T, Kaiser P, Yew C-L, Bachelier JB, Shimizu KK (2012) Recent loss of self-incompatibility by degradation of the male component in allotetraploid *Arabidopsis kamchatica*. *PLoS Genetics* 8:7 e1002838.
- Ushijima K, Sassa H, Dandekar AM, Gradziel TM, Tao R, Hirano H (2003) Structural and Transcriptional Analysis of the Self-Incompatibility Locus of Almond Identification of a Pollen-Expressed F-Box Gene with Haplotype-Specific Polymorphism. *Plant Cell* 15:771-781.
- Uyenoyama MK, Zhang Y, Newbigin E (2001) On the origin of self-incompatibility haplotypes: Transition through self-compatible intermediates. *Genetics* 157:1805-1817.
- Vallejo-Marín M, O'Brien HE (2007) Correlated evolution of self-incompatibility and clonal reproduction in *Solanum* (Solanaceae). *New Phytologist* 173:415-421.
- Vallejo-Marín M, Uyenoyama MK (2008) *On the evolutionary modification of self-incompatibility: implications of partial clonality for allelic diversity and genealogical structure*. In: Franklin-Tong VE (ed). *Self-Incompatibility in Flowering Plants. Evolution, Diversity, and Mechanisms*. Springer: Berlin, pp 53–71.
- Vallejo-Marín M, Dorken ME, Barrett SCH (2010) The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 41, 193-213.
- van Kleunen M, Fischer M (2008) Adaptive rather than non-adaptive evolution of *Mimulus guttatus* in its invasive range. *Basic and Applied Ecology* 9:213-223.
- Vaughan SP, Russell K, Sargent DJ, Tobutt KR (2006) Isolation of S-locus F-box alleles in *Prunus avium* and their application in a novel method to determine self-incompatibility genotype. *Theoretical and Applied Genetics* 112:856-866.
- Vekemans X, Hardy OJ (2004) New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations. *Molecular Ecology* 13:921-935.
- Velasco D, Hough J, Aradhya M, Ross-Ibarra J (2016) Evolutionary Genomics of Peach and Almond Domestication. *G3 – Genes Genomes Genetics* 6: 3985-3993.

- Verde I et the Int Peach Genome Initiative (2013) The high-quality draft genome of peach (*Prunus persica*) identifies unique patterns of genetic diversity, domestication and genome evolution. *Nature Genetics* 45 487-496.
- Wright S (1939) The distribution of self-sterility alleles in populations. *Genetics*, 24:538–552.
- Wright SI, Kalisz S, Slotte T (2013) Evolutionary consequences of self-fertilization in plants. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 280: 20130133
- Young AG, Hill JH, Murray BG, Peakall R (2002) Breeding system, genetic diversity and clonal structure in the subalpine forb *Rutidosia leiolepis* F Muell. (Asteraceae). *Biological Conservation* 106:71–78.
- Yu Y, Fu J, Xu YG, Zhang JW, Ren F, Zhao HW, Tian SL, Guo W, Tu XL, Zhao J, Jiang DW, Zhao JB, Wu WY, Wang GC, Ma RC, Jiang Q, Wei JH, Xie H (2018) Genome re-sequencing reveals the evolutionary history of peach fruit edibility. *Nature Communications* 9:5404.
- Zohary D, Hopf M (2000) *Domestication of plants in the Old World. The origin and spread of cultivated plants in West Asia, Europe and the Nile Valley*. 3<sup>rd</sup> edition. Edited by Oxford University Press.