

Université Toulouse III Paul Sabatier

Dossier de candidature

Pour obtenir le diplôme d'

Habilitation à diriger des recherches

Benoit PUJOL

Génétique quantitative : l'appel sauvage

Laboratoire Evolution & Diversité Biologique (UMR 5174 CNRS-ENFA-UPS)

Université Toulouse III Paul Sabatier

118 route de Narbonne

bâtiment 4R1

31062 Toulouse Cedex 9

Sommaire

Curriculum vitae	p4
Liste complète de publications	p11
Document de synthèse	p17
Introduction et contexte : les débuts de la génétique quantitative évolutive	p17
Quel intérêt pour des approches directes en populations naturelles ?	p20
Intégrer la variabilité du phénotype à l'information du génotype chez les plantes	p28
De l'histoire évolutive au potentiel évolutif des populations	p33
Hérédité non génétique	p42
Conclusion	p45
Références	p46

Curriculum vitae

Benoit PUJOL

Chargé de recherche CNRS INEE (CR2)

Informations personnelles

- Nationalité : français – date et lieu de naissance : 29 Novembre 1977 à Montpellier
- Adresse administrative : Laboratoire évolution & Diversité Biologique (EDB, <http://www.edb-tlse.fr>), UMR 5174, 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 9, France.
- Page web : <http://www.edb.ups-tlse.fr/Pujol-Benoit.html>

Parcours universitaire

- 2004. Thèse en écologie évolutive, Université Montpellier II et Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (superviseur : Prof. D.B. McKey)
- 2001-2004. Monitorat de l'enseignement Supérieur, Université Montpellier II et Université de Nîmes
- 2001. Master 2 « Ressources Phylogénétiques et Interactions Biotiques » - Université Montpellier II & Montpellier SupAgro (mention Bien, classement : 1^{er})

Parcours professionnel

- 2009-à ce jour. Chargé de recherche 2^{ème} classe CNRS InEE – Laboratoire Evolution & Diversité Biologique UMR 5174 EDB, Toulouse
- 2008-2009. Attaché temporaire d'enseignement et de recherche à l'Université Toulouse III Paul Sabatier
- 2005-2008. Postdoctorat en Génétique Quantitative Evolutive (laboratoire du Prof. J. Pannell), Université d'Oxford
- 2005. Attaché temporaire d'enseignement et de recherche à l'Université Montpellier II

Rayonnement et diffusion scientifique

- Articles et citations : Au 07/10/2013 – référencé par la source conservative ISI et Researcher ID (<http://www.researcherid.com/rid/A-8858-2011>) : 26 articles publiés dans des revues internationales à comité de lecture, 453 citations, h-index = 12 (653 citations, h-index = 12 suivant [Google scholar](#))
- Deux chapitres de livres dont un de vulgarisation scientifique portant sur l'évolution de la biodiversité et visant le grand public ainsi que deux actes de colloques en français à destination des gestionnaires de ressources génétiques
 - Participation à la réalisation de l'ouvrage public du CNRS InEE : BiodiversitéS : Nouveaux regards sur le vivant
 - Séminaires invités : Fédération de Recherche Agrobiosciences, Interactions et Biodiversité ; Institut de Biologie, Université de Neuchatel ; séminaire conjoint Université de Montpellier & Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive ; Wolfson College à l'Université d'Oxford ; Linacre College à l'Université d'Oxford, etc.
 - Participation à des conférences internationales : Meetings of the European Society for Evolutionary Biology – Evolution (USA) – Wild Annual Model Biannual Meeting, etc.
 - Organisation de sessions dans des conférences nationales et internationales : European Society for Evolutionary Biology meeting 2013 (Lisbonne), Petit Pois Déridé 2011 (Toulouse), Ecologie 2010 (Montpellier).
- Discussion d'experts organisée par Cell Press dans le cadre du Forum internet du journal Trends in Ecology & Evolution sur le thème de l'hérédité non génétique – cf. <http://news.cell.com/discussions/trends-in-ecology-and-evolution/rethinking-inheritance>.
 - Diffusion média : Article sur l'hérédité non génétique (Danchin et al. 2011 - Nature Reviews Genetics) présenté dans « Regards sur la biodiversité de la Société Française d'Ecologie », plébiscité sur Facebook et présenté en première page de LeMonde.fr (60000 visites le premier jour).
 - Participation à des événements de diffusion pour le grand public : ImproSciences (Toulouse) ; Fête de la science (Toulouse) ; soirée débat « la vie est dans le sol » (Communauté de communes des Corbières) ; soirée débat OGM « Nature et Progrès Aude » ; etc.

Responsabilités collectives

- Coordinateur du Groupement De Recherche 3448 CNRS InEE « Génétique Quantitative dans les Populations Naturelles » comptant une quarantaine de scientifiques issus d'une vingtaine d'équipes de recherche réparties sur toute la France (organisation de réunions annuelles, discussions relatives aux réponses aux appels d'offres, édition de cahiers thématiques dans des revues internationales à comité de lecture et organisation de symposia dans des colloques)
 - Responsable du comité de gestion de la serre expérimentale de la Station d'Ecologie Expérimentale du CNRS à Moulis
 - Membre du comité de mise en place de la plateforme de phénotypage haut-débit de la fédération de recherche « Agrobiosciences, Interactions et Biodiversité »
 - Responsable du comité scientifique du colloque du Petit Pois Dérivé 2011 à Toulouse
 - Membre du comité d'organisation des séminaires hebdomadaires scientifiques du laboratoire EDB (2010-2011)
- Arbitrage d'articles scientifiques pour les journaux: Nature, Proceedings of the National Academy of Science of the USA, Trends in Ecology & Evolution, New Phytologist, Molecular Ecology, Journal of Evolutionary Biology, etc.
 - Editeur associé du journal scientifique international à comité de lecture « Acta Botanica Gallica – Botany Letters » édité par la société botanique de France
 - Expertise de projets scientifiques pour l'ANR et la région Languedoc-Roussillon

Encadrement doctoral et autres niveaux d'études (une fois en poste)

- 2011-2014 Codirecteur de la thèse de Coline Jaworski (dir. principal : Jérôme Chave) : Dynamique des réseaux d'espèces Pyrénéennes face aux changements climatiques : une approche expérimentale
- 2013 Juliette Archambeau L1, Julien Bounet L3, Camille Favero L2, Laura Garaud L2, Pierre Henri Michel L3, Geoffroy Villejoubert L3 (mention biologie des populations). Suivi géographique, écologique et phénotypique des populations naturelles d'*Antirrhinum majus*
- 2009-2012 Codirecteur de la thèse de Joris Bertrand (dir. principal : Christophe Thébaud) : Causes sous-jacentes à la diversification évolutive de l'oiseau *Zosterops borbonicus* sur l'île de la réunion (soutenue le 15/07/2013)

- 2009-2012 Participant extérieur à l'encadrement de la thèse d'Aurélié Khimoun (Dir. Christophe Andalo et Monique Burrus) : histoire évolutive de la différenciation génétique et écologique des sous espèces d'*Antirrhinum majus* (soutenue le 29/06/2012)
- 2012 Cyril Barbet L2, Fanny Chaboud L2, Jonathan Duprix L2, Pauline Quintin L3, Mélanie Tanrattana L1 (mention biologie des populations). Suivi géographique, écologique et phénotypique des populations naturelles d'*Antirrhinum majus*
- 2012 Ingrid Auria, Arthur Avilez (L3 en biologie des populations). Génétique des populations d'*Antirrhinum majus*
- 2011 Pascal Marrot (Master 2 en biostatistiques et modélisation). Evolution de la sénescence chez la plante *Silene latifolia*
- 2011 Ousama Chamsi, Lucile Dewulf (Master 1 en écologie). Génétique des populations d'*Antirrhinum majus*
- 2011 Lisa Moreno, Antonin Videau (L3 en biologie des populations). Suivi géographique, écologique et phénotypique des populations naturelles d'*Antirrhinum majus*
- 2010 Pascal Marrot (Master 1 en écologie). Héritabilité du dimorphisme sexuel chez la plante *Silene latifolia*
- 2009 Yasmin Latour (Master 1 en écologie). Dimorphisme sexuel chez la plante *Silene latifolia*

Comité de thèse et Jury de thèse

- A venir 10 décembre 2013 : membre du jury de thèse de Louise Brousseau (Université de Lorraine Nancy) « Diversité et évolution dans les forêts tropicales : l'exemple d'*Eperua falcata* en Guyane française »
- 2013 : Jury de thèse de Joris Bertrand (EDB Toulouse) « Causes de la différenciation génétique à une très petite échelle spatiale chez un oiseau insulaire (*Zosterops borbonicus*) »
- 2012 : membre invité du jury de thèse d'Aurélié Khimoun (EDB Toulouse) « histoire évolutive, contexte spatial et écologique de la divergence de deux sous-espèces d'*Antirrhinum majus* »
- 2012 : Comité de thèse de Victor Colomina (EDB Toulouse) « Dégénérescence du chromosome Y chez l'homme et les primates, où en est-on ? Etude comparative des régions pseudo-homologues des chromosomes sexuels

- 2011 : Comité de thèse de Guillaume Laugier (CBGP Montpellier) « changements évolutifs et invasion biologique »
- 2010 : membre invité au jury de thèse de Benjamin Péliissié (CEFE Montpellier) « Evolution de l’hermaphrodisme et sélection sexuelle chez les animaux : étude théorique et approche empirique chez le gastéropode *Physa acuta* »

Activités d’enseignement à l’université Toulouse III Paul Sabatier

En tout plus de 120 heures réparties entre les modules de

- Ecole doctorale SEVAB – initiation à la rédaction scientifique
- Master 1 Ecologie - Génétique et dynamique des populations - Travaux dirigés
- Master 1 Ecologie - Approche pratique de l’écologie et de l’évolution - Travaux pratiques de terrain
- Master 1 Ecologie - Jury du stage d’initiation à la recherche
- L3 Biologie des Organismes et des Populations - Diversité, écologie et évolution des oiseaux - Travaux pratiques de terrain
- L3 Biologie des Organismes et des Populations – Sorties de botanique

Activités d’enseignement à l’université Montpellier II sciences et techniques du Languedoc

En tout plus de 300 heures dans le parcours

- DEUG Biologie option sciences de la vie – Cours magistraux (site de Nîmes) et travaux pratiques (site de Montpellier) sur l’évolution des plantes des cryptogames aux phanérogames

Contrats de financements de la recherche

- 2014-2018 (porteur du projet : Benoit Pujol) : financement par l’Agence Nationale de la Recherche (programme jeunes chercheuses et jeunes chercheurs) du projet CAPA (prédire la capacité des populations à s’adapter en fonction de leur histoire évolutive et de leur contexte environnemental) à hauteur de 213694 euros.
- 2014-2018 (participant au projet/porteur Etienne Danchin) : financement par l’Agence Nationale de la Recherche (programme blanc) du projet SOC-H2 (l’hérédité sociale comme processus de biodiversité) à hauteur de 408928 euros

- 2011-2015 (porteur du projet : Benoit Pujol) : financement par le CNRS InEE du GDR3448GQPN (génétique quantitative dans les populations naturelles) à hauteur de 5000 euros par an.
- 2011-2014 (participant au projet/porteur : Jérôme Chave) : financement par le conseil scientifique de l'Université Paul Sabatier du projet BIODIWEB (Dynamique des réseaux d'espèces Pyrénéennes face aux changements climatiques : une approche expérimentale) à hauteur de 116000 euros (20000 euros de fonctionnement + bourse de thèse)
- 2013 (porteur du projet : Benoit Pujol) : financement par la société botanique de France du projet « le mystère du maintien de la diversité des sous espèces d'*Antirrhinum majus* L. : une nouvelle piste » à hauteur de 1000 euros
- 2013 (porteur du projet : Benoit Pujol /partenaire J-P. Galaud du laboratoire de recherche en sciences végétales) : financement par la Fédération de Recherche 3450 Agrobiosciences Interactions et Biodiversité du projet « approches combinées de génétique et de modélisation pour l'analyse de CML9 : une calmodulin-like protein d'*Arabidopsis*, au cœur d'un trade-off moléculaire dans les réponses des plantes aux stress biotique et abiotique » à hauteur de 10000 euros.
- 2012-2013 (participant au projet/porteur Etienne Danchin) : financement par le LABEX TULIP au titre des projets innovants du projet « hérédité sociale » à hauteur de 40000 euros.
- 2012 (porteur du projet : Benoit Pujol /partenaire J-P. Galaud du laboratoire de recherche en sciences végétales) : financement par la Fédération de Recherche 3450 Agrobiosciences Interactions et Biodiversité du projet prospective « vers l'intégration et la modélisation des données génétiques et transcriptomiques du mécanisme de signalisation cellulaire dépendant du calcium dans la réponse au stress chez *Arabidopsis* » à hauteur de 5000 euros.
- 2012 (porteur du projet : Benoit Pujol) : financement par le LABEX TULIP au titre des projets centraux du projet « interactions gènes*environnements en populations naturelles » à hauteur de 3500 euros.
- 2011 (porteur du projet : Benoit Pujol) : financement par le Laboratoire EDB au titre des Bourses Qualité Recherche internes du projet « Interactions gènes*environnements dans la population naturelles d'*Antirrhinum majus* de Bages » à hauteur de 2500 euros
- 2010 (porteur du projet : Benoit Pujol) : financement par le conseil scientifique de l'Université Paul Sabatier au titre des Bourses Qualité Recherche de l'université du projet

« Histoire évolutive des populations naturelles d'*Antirrhinum majus* » à hauteur de 8000 euros

Distinctions

- Couramment classé dans le Top 300 des reviewers par la revue scientifique Molecular Ecology
- Membre associé du Queen's college Oxford de 2005 à 2008, parrainé par Pr. Jane Langdale (Directrice du département des Science du végétal à l'Université d'Oxford)
- Titre de « Junior Research Fellow » de Wolfson College Oxford en 2005 et 2007

Liste complète de publications

2013. Bertrand J., Y.X.C. Bourgeois, B. Delahaie, T. Duval, R. Garcia-Jimenez, J. Cornuault, B. Mila, B. Pujol, & C. Thébaud. Extremely reduced dispersal and geneflow in an island bird. *Heredity*. In Press

2013. Carré C., F. Gamboa, B. Pujol, & E. Manfredi. Genetic Links among individuals : from genealogies to molecular markers. *ABG-Botany Letters* Early online DOI : 10.1080/12538078.2013.809316.

2013. Pujol B. & J-P. Galaud. A practical guide to quantifying the effect of genes underlying adaptation in a mixed genomics and evolutionary ecology approach. *ABG-Botany Letters*. Early Online DOI: 10.1080/12538078.2013.799045

2013. Danchin E., B. Pujol & R. Wagner. The double pedigree : A method for studying culturally and genetically inherited behaviour in tandem. *PLoS ONE* 8(5):e61254

2013. Mesoudi A., S. Blanchet, A. Charmantier, E. Danchin, L. Fogarty, E. Jablonka, K.N. Laland, T.J.H. Morgan, G.B. Müller, J. Odling-Smee, B. Pujol. Is non-genetic inheritance just a proximate mechanism ? A corroboration of the extended evolutionary synthesis. *Biological Theory* 7:189-195.

2013. Khimoun A., J. Cornuault, M. Burrus, B. Pujol, C. Thébaud & C. Andalo. Ecology predicts parapatric distributions in two closely related *Antirrhinum majus* subspecies. *Evolutionary Ecology* 27:51-64.

2012. McKey D., M. Elias, B. Pujol, A. Duputié, M. Delêtre, & D. Renard. Maintien du potentiel adaptatif chez les plantes domestiquées à propagation clonale ; leçons de gestion par les cultivateurs de manioc amérindiens. *Revue d'éthnoécologie* 1

2012. Debout G.D.G., E. Lhuillier, P-J. G. Malé, B. Pujol & C. Thébaud (all authors participated equally to this work). Development and characterization of 24 polymorphic microsatellite loci in two *Antirrhinum majus* subspecies (Plantaginaceae) using pyrosequencing technology. *Conservation Genetics Resources* 4:75-79.

2011. Danchin E., A. Charmantier, F.A. Champagne, A. Mesoudi, B. Pujol & S. Blanchet. Beyond DNA : integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *Nature Reviews Genetics* 12:475-486.

2011. Khimoun A., M. Burrus, C. Andalo, Z.-L. Liu, C. Vicédo-Cazettes, C. Thébaud & B. Pujol. Locally asymmetric introgressions between subspecies suggest circular range expansion at the *Antirrhinum majus* global scale. *Journal of Evolutionary Biology* 24:1433-1441.

2010. Pujol B., D.J. Obbard & J.R. Pannell. Symptoms of population range expansion : lessons from phenotypic and genetic differentiation in hexaploid *Mercurialis annua*. *Plants Ecology & Diversity* 3:103-108.

2010. McKey D., M. Elias, B. Pujol & A. Duputié. The evolutionary ecology of clonally domesticated plants. *New Phytologist* 186:318-332.

2010. Andalo C., M.B. Cruzan, C. Cazettes, B. Pujol, M. Burrus & C. Thébaud. Post-pollination barriers do not explain the persistence of two distinct *Anthirrhinum* subspecies with parapatric distributions. *Plant Systematics and Evolution* 286:223-237.

2009. Pujol B., S.-R. Zhou, J. Sanchez Vilas & J.R. Pannell. Reduced inbreeding depression after species range expansion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 36:15379-15383.

2009. Pannell J.R. & B. Pujol. The paradoxical spread of a new Y chromosome - a novel explanation. *Trends in Ecology & Evolution* 24:59-63.

2008. Pujol B., A.J. Wilson, R.I.C. Ross & J.R. Pannell. Are QST - FST comparisons for natural populations meaningful ? *Molecular Ecology* 17:4782-4785.

2008. Pujol B. & J.R. Pannell. Reduced responses to selection after species range expansion. *Science* 321:96.

2008. Mondolot L., A. Marlas, D. Barbeau, A. Gargadennec, B. Pujol & D. McKey. Domestication and defence : foliar tannins and C/N ratios in cassava and a close wild relative. *Acta Oecologica* 34:147-154.

2008. Pannell J.R., M.E. Dorken, B. Pujol & R. Berjano. Gender variation and transitions between sexual systems in *Mercurialis annua* (Euphorbiaceae). *International Journal of Plant Sciences* 169:129-139.

2008. Pujol B., J.L. Salager, M. Beltran, S. Bousquet & D. McKey. Photosynthesis and leaf structure in domesticated cassava (Euphorbiaceae) and a close wild relative : Have leaf photosynthetic parameters evolved under domestication ? *Biotropica* 40:305-312.

2007. David P., B. Pujol, F. Viard, V. Castella & J. Goudet. Reliable selfing rate estimates from imperfect population genetic data. *Molecular Ecology* 16:2474-2487.

2007. Pujol B., F. Renoux, M. Elias, L. Rival & D. McKey. The unappreciated ecology of landrace populations : Conservation consequences of soil seed banks in cassava. *Biological Conservation* 136:541-551.

2006. Pujol B. & D. McKey. Size asymmetry in intraspecific competition and the density-dependence of inbreeding depression in a natural plant population : a case study in cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae). *Journal of Evolutionary Biology* 19:85-96.

2005. Pujol B., G. Mühlen, N. Garwood, Y. Horoszowski, E.J.P. Douzery & D. McKey. Evolution under domestication : contrasting functional morphology of seedlings in domesticated cassava and its closest wild relatives. *New Phytologist* 166:305-318.

2005. Pujol B., P. David & D. McKey. Microevolution in agricultural environments : how a traditional farming practice favors heterozygosity in cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae). *Ecology Letters* 8:138-147.

2002. Pujol B., G. Gigot, G. Laurent, M. Pinheiro-Kluppel, M. Elias, M. Hossaert-McKey & D. McKey. Germination ecology of cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae) in traditional agroecosystems : Seed and seedling biology of a vegetatively propagated domesticated plant. *Economic Botany* 56:366-379.

Livre

2010. Prévot-Juliard A.C., V. Maris, K. Alain, Y. Ameeruddy-Thomas, V. Devictor, A. Langlais, F. Not, S. Puijalon & B. Pujol. *BiodiversitéS. Nouveaux regards sur le vivant*. Le cherche midi, Paris, France, pp. 175.

Chapitre de livre

2012. McKey D.B., M. Elias, B. Pujol & A. Duputié. Ecological approaches to crop domestication. Pages 377-406 in Gepts P., T.R. Famula, R.L. Bettinger, S.B. Brush, A.B. Damania, P.E. McGuire and C.O. Qualset, eds. *Biodiversity in agriculture - Domestication, evolution and sustainability*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

2005. Pujol B. & D. McKey. Domestication of cassava : understanding the ecological strategy of regeneration and growth opens perspectives for crop improvement. Pages 536-553 in Bureau des Ressources Génétiques, eds. *A dialog for the diversity. Les Actes du BRG 5*. BRG, Paris, France.

2003. Emperaire L., G. Santos Mülhen, M. Fleury, T. Robert, D. McKey, B. Pujol & M. Elias. Genetic and morphological diversity and local management of cassava in Amazonia (Brazil

and the Guianas). Pages 247-267 in Bureau des Ressources Génétiques, eds. *Genetic inheritance : the diversity and the resource*. Les Actes du BRG 4. BRG, Paris, France.

Introduction et contexte : les débuts de la génétique quantitative évolutive

La **génétique quantitative**, ou du moins l'idée qu'elle puisse voir le jour en unifiant la biométrie et l'étude de l'hérédité mendélienne, peut être datée à un peu plus d'un siècle (Roff, 2007). L'objectif principal de cette discipline à ses débuts était de comprendre les liens entre l'**architecture génétique des caractères quantitatifs** et la sélection, tel que formalisés par Fisher (1930). Il y a un demi-siècle, alors que la génétique quantitative était plus expressément utilisée pour l'amélioration génétique en agriculture et en élevage, elle fût **unie** avec le domaine de l'**écologie évolutive** (Barton and Turelli, 1989). Le but de cet union était, et reste à ce jour principalement d'étudier la question : **Comment la diversité des populations naturelles est-elle modelée par la sélection naturelle ?** Beaucoup d'efforts ont été dirigés vers des travaux de **modélisation** (Lande and Arnold, 1983; Charlesworth and Charlesworth, 1987; Barton and Turelli, 1989; Kirkpatrick and Lande, 1989) et le développement de **méthodes statistiques** afin de quantifier le déterminisme génétique et environnemental de la variation phénotypique et la réponse à la sélection naturelle des populations (Falconer and Mackay, 1996 ; Roff, 1997 ; Lynch and Walsh, 1998).

L'hétérogénéité environnementale s'est rapidement retrouver au cœur des préoccupations de la génétique quantitative évolutive (Bradshaw, 1965). Il fût découvert très tôt que la **plasticité phénotypique** jouait un double jeu. D'un coté, la variation environnementale peut **interférer** avec la **réponse microévolutive** à la sélection naturelle lorsqu'elle rend floue la relation entre génotype, phénotype et valeur sélective (Schlichting and Pigliucci, 1998). D'un autre, elle a le potentiel de **faciliter la réponse microévolutive** à la sélection en présence d'**interactions**

entre le **génotype** et l'**environnement** qui influencent le phénotype (Khan, Antonovics, and Bradshaw, 1976), dans le cas où cette interaction renforce également la relation entre valeur sélective et génotype.

L'environnement n'est pas le seul facteur d'intérêt affectant le phénotype et son évolution. Le **phénotype** varie aussi en **fonction de l'âge**. L'étude du lien entre la sélection et le vieillissement nous permet de mieux comprendre comment les caractères évoluent sous sélection. La raison en est que la sélection a moins de prise sur les individus âgés car un individu âgé participe en proportion moindre au pool de gènes de la génération suivante. Les modifications délétères qui caractérisent un phénotype vieillissant, en d'autres termes sénescence, n'en sont alors que moins contre sélectionnées (Hamilton, 1966). C'est un paramètre d'autant plus important à prendre en compte que l'âge des individus au sein d'une population est souvent hétérogène, ce qui peut avoir un impact direct sur leur évolution (Ronce and Promislow, 2010). La **sénescence** elle-même n'en demeure pas moins **capable d'évoluer** en réponse à la sélection (Rose and Charlesworth, 1980), ce qui en fait un processus particulièrement intéressant, et ce d'autant plus qu'il est trop souvent négligé, notamment chez les plantes.

L'**architecture génétique** des caractères quantitatifs est logiquement impliquée dans leur évolution. Cependant, elle est souvent plus complexe qu'il n'y paraît. La perspective classique sur le lien entre la pression de sélection, l'architecture génétique et la réponse microévolutive des populations, également l'une des plus employées, est celle basée sur « l'équation du sélectionneur » (Falconer and Mackay, 1996; Roff, 1997; Lynch and Walsh, 1998). Elle établit un lien de proportionnalité direct entre la sélection et la moyenne arithmétique du caractère mesuré chez les parents sélectionnés, ce qui permet de calculer la valeur attendue du caractère

chez les descendants. Cependant, cette équation ne prend en compte que le déterminisme des caractères par des gènes à **effet additif**, ce qui néglige la dominance, l'épistasie et la non indépendance des caractères. En cas de **dominance**, un caractère prendra une valeur influencée par la mutation dominante. Celle-ci n'est que **très peu étudiée** empiriquement, sinon par l'intermédiaire du plus célèbre de ces cas particuliers : la **dépression de consanguinité** (Charlesworth and Charlesworth, 1987). **Peu de travaux** considèrent le rôle probablement crucial de **l'épistasie** dans l'évolution des caractères quantitatifs (Carlborg and Haley, 2004), notamment d'un point de vue empirique. Si l'on considère également **l'absence d'indépendance** entre la plupart des **traits phénotypiques** tels que nous les définissons, du fait qu'ils partagent une architecture commune (Lande and Arnold, 1983), alors l'on s'aperçoit que **l'architecture génétique** des caractères constitue en elle-même un **point crucial** à prendre en compte.

Les **mécanismes et processus** qui modèlent **l'évolution des caractères quantitatifs** sont **complexes** et influencés par de **nombreuses sources de variation** de la diversité phénotypique. Celles de ces sources présentées ci-dessus ne représentent qu'un échantillon qui illustre le pourquoi de l'intérêt de prendre en compte le contexte environnemental et génétique spécifique de chaque population étudiée. Il est impossible au jour d'aujourd'hui de prendre en compte simultanément toutes ces sources de variation dans une approche de génétique quantitative. Afin de mieux comprendre leur impact, il serait néanmoins utile de les étudier plus en détail dans les **populations naturelles** où **le fond génétique** et **le contexte environnemental** des populations est extrêmement **variable** et recèle de nombreuses surprises. C'est de là que provient mon intérêt pour la **génétique quantitative en populations naturelles**. Depuis une vingtaine d'années, certains de ces aspects sont étudiés **directement dans les populations naturelles** (David, 1998; Ritland, 2000; Kruuk, 2004). Cependant,

comme nous allons le voir, cette **approche en plein essor** n'en reste pas moins qu'à ses débuts (Kruuk, Slate, and Wilson, 2008).

Dans le texte qui suit, je présente les **études empiriques** et les **réflexions conceptuelles** que j'ai menées **avec mes collaborateurs** [dont des étudiants de tous niveaux en formation par la recherche]. J'y présente comment elles s'insèrent dans le contexte plus large de la **génétique quantitative évolutive** dans le but de mieux **appréhender la complexité des populations naturelles**. J'ai opté pour une **présentation thématique** [synthétique] où s'intègrent et s'organisent études réalisées ou en cours et projets **selon leur apport conceptuel plutôt qu'en ordre chronologique**.

Quel intérêt pour des approches directes en populations naturelles ?

Le **contexte écologique** des populations naturelles est fortement impliqué dans les processus évolutifs qui modèlent leur diversité (Schluter, 2001; Pigliucci, 2005; Bradshaw, 2006; Schoener, 2011). De plus, chaque population naturelle est caractérisée par une **histoire évolutive** qui lui est spécifique, qui modèle son fond génétique et définit son potentiel évolutif (Lavergne and Molofsky, 2007; Pujol and Pannell, 2008; Pujol et al., 2009; Facon et al., 2011). Une **nouvelle question** a de fait émergé il y a quelques dizaines d'années : dans quelle mesure nos **hypothèses** bâties sur des **résultats expérimentaux** de génétique quantitative évolutive **s'appliquent également dans les populations naturelles** ? Pour répondre à cette question, le défi consiste à dépasser les simplifications inhérentes à l'expérimentation et à inclure dans nos analyses l'effet de l'hétérogénéité du fond génétique et du contexte environnemental qui caractérisent les populations naturelles.

La **dépression de consanguinité** constitue un exemple de choix pour documenter, même partiellement, cette comparaison. La démarche classique pour mesurer la dépression de consanguinité est expérimentale et consiste à mesurer la différence de valeur sélective entre les descendants issus de croisements contrôlés non consanguins et consanguins. Il est cependant possible de l'étudier **en population naturelle** en estimant la **corrélation entre valeur sélective et consanguinité**, comme nous l'avons fait avec Doyle McKey et Patrice David dans le cadre d'une étude de l'espèce végétale *Manihot esculenta* (Figure 1). Dans le cadre des populations naturelles, la consanguinité est estimée sur la base du génotype établi par marqueurs moléculaires ou sur la base du pedigree (David, 1998; Pujol, David, and McKey, 2005; Szulkin and Sheldon, 2007; Reid et al., 2011). **Aucune manipulation** invasive (croisements contrôlés, prélèvement massif de graines pour les plantes) **n'est alors requise**.

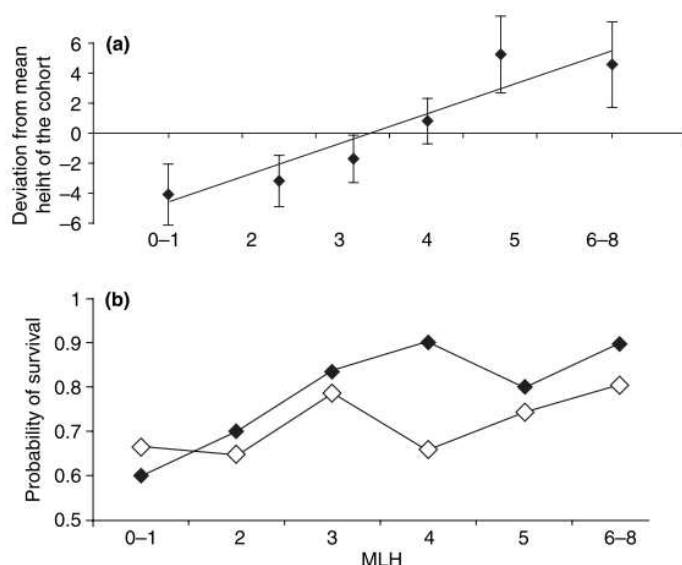


Figure 1 extraite de Pujol, David and McKey, 2005 (Ecology Letters). L'impact négatif de la consanguinité sur des plantes [issues de graines] de manioc dans une population naturelle sans aucune manipulation (excepté pour un prélèvement de tissu inoffensif) est révélé par la corrélation positive et significative de l'hétérozygotie des individus (en abscisse) avec leur taille (ordonnées du graphe du haut) ainsi qu'avec leur survie (ordonnées du graphes du bas).

Ces approches recèlent de **quelques « subtilités »** (Pemberton, 2004; Szulkin, Bierne, and David, 2010) qui les cantonnent à un petit nombre de cas d'études. Les approches incluant une manipulation des croisements leur sont généralement préférées chez les plantes, y compris en population naturelle où des croisements contrôlés permettent de générer un grand

nombre de graines (Norman et al., 1995; Hauser and Loeschcke, 1996; Cheptou et al., 2001; Cheptou and Schoen, 2003). **Chaque type d'approche a ses avantages et ses inconvénients.** Si les croisements sont artificiels, ils nous permettent d'évaluer la dépression de consanguinité qui peut potentiellement s'exprimer dans la population naturelle mais laissent planer le doute quant à l'existence réelle de tels croisements consanguins au sein de la population. Ces doutes peuvent néanmoins être levés par une approche indirecte décrivant le régime de reproduction dans les populations échantillonnées. Pour ce qui est des approches sans manipulation, elles permettent d'évaluer directement si la dépression de consanguinité s'exprime dans des populations naturelles, et ce même si des croisements artificiels ne sont pas envisageables dans ces populations. Par contre, les tests directs dans les populations naturelles ne permettent pas toujours de quantifier clairement la dépression de consanguinité en raison de contraintes spécifiques liées à l'analyse statistique (puissance statistique, estimateur confondant les effets de l'hétérosis, etc.).

L'un des avantages des études de dépression de consanguinité en population naturelle est qu'il est possible d'évaluer la **sensibilité de la dépression de consanguinité aux contraintes environnementales** telles que la compétition pour les ressources, l'exposition à des produits toxiques, le stress dû à la température et le stress hydrique. Des études expérimentales sur le même sujet, menées en conditions contrôlées, sont disponibles. Il est ainsi possible d'en comparer les conclusions. C'est dans ce contexte que Doyle McKey et moi avons étudié **l'impact de la compétition intraspécifique sur la dépression de consanguinité au sein de populations naturelles** l'espèce végétale *Manihot esculenta* (Figure 2). Que ce soit notre étude, ou les autres études menées **en conditions expérimentales ou en populations naturelles**, les **conclusions** obtenues sont **relativement similaires**. La présence d'un **stress environnemental modéré renforce** l'emprise de la **dépression de consanguinité** en

amplifiant la différence de valeur sélective entre individus consanguins et non consanguins (Hedrick and Kalinowski, 2000 ; Armbruster and Reed, 2005).

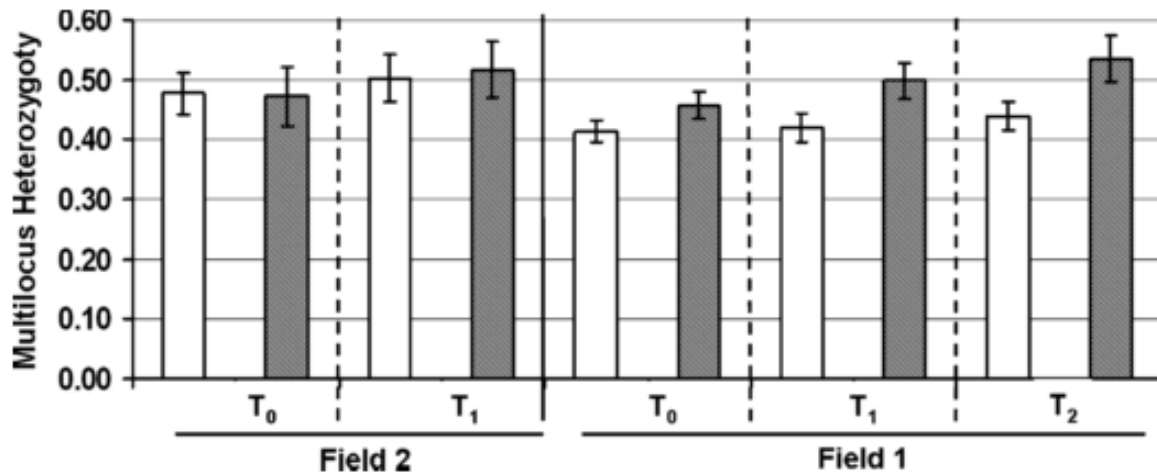


Figure 2 extraite de Pujol and McKey, 2006 (Journal of Evolutionary Biology). L'impact plus grand de la dépression de consanguinité lorsque les plantes [issues de graines] de manioc sont en compétition entre elles s'illustre par une augmentation plus grande de l'hétérozygotie (en ordonnée) des plantes survivantes à un type de compétition asymétrique pour les ressources (en gris) relativement aux plantes non exposées à ce type de compétition intraspécifique (en blanc), lorsque leur effectif est réduit au cours du temps par la mortalité naturelle (de T₀ à T₁ et à T₂) pour deux populations (Field 1 et 2).

Lorsqu'il s'agit de l'**adaptation locale**, l'affaire se complique. Un vif débat entoure plusieurs aspects de l'étude de l'adaptation locale, y compris en ce qui concerne le manque de consensus entre les conclusions obtenues en conditions naturelles et expérimentales. Le premier volet de ce débat que je vais discuter porte sur des aspects méthodologiques. Les approches indirectes de type comparaison QST/FST qui sont pratiquées pour tester la présence d'adaptation locale consistent à mesurer si la différenciation génétique des populations pour des marqueurs moléculaires neutres, dont la distribution n'est pas affectée par la sélection, est inférieure à celle mesurée pour des caractères quantitatifs qui reflètent potentiellement aussi la signature de la divergence adaptative. Non seulement ces méthodes sont décriées (Merila and Crnokrak, 2001; McKay and Latta, 2002; Whitlock, 2008) mais leur **utilisation en populations naturelles** a généré son lot de **confusion** et de **spéculation**. Ainsi,

comme nous l'avons exprimé avec mes collaborateurs Rebecca Ross [alors doctorante à l'Université d'Oxford], Alastair Wilson et John Pannell : « la moitié des comparaisons [de type SQT/FST] qui utilisent seulement des **données** collectées en **populations naturelles confondent** la variation **phénotypique** avec la variation **génétique** » ce qui amène à conclure que « ce type d'approche ne nous autorise pas à évaluer le rôle de la sélection naturelle dans la divergence évolutive entre populations parce que la divergence estimée sur la base de données phénotypiques mélange la divergence génétique additive entre populations [naturelles] avec l'effet de l'environnement. » (extraits traduits de Pujol et al., 2008 Molecular Ecology). En d'autres termes ; comment affirmer que des différences morphologiques relevées entre populations naturelles ne résultent pas de la réponse plastique du phénotype à l'environnement local. Pour tester l'adaptation locale de populations, une alternative, certes conservative, qui **évite la confusion** consiste à mener une approche directe de **transplant réciproque**. Cette approche consiste à tester si chaque population est caractérisée par une valeur sélective plus grande dans son habitat d'origine, relativement à une population venant d'ailleurs qui y a été transplantée (Kawecki and Ebert, 2004; Leinonen et al., 2008). Cependant, elle est également **assez intrusive** et peut avoir des conséquences irréversibles sur les populations. J'essaie actuellement de développer une **autre alternative**, cette fois **non intrusive**, qui consisterait à prendre en compte les **échanges de gènes entre habitats différents** comme autant de transplants réciproques, non pas d'individus mais de gènes d'une population dans le fond génétique et l'environnement d'une autre population et de mesurer l'impact de ces échanges sur la valeur sélective (Pujol et al., 2008a). La méthodologie pour mener une telle approche n'est pas encore totalement au point, ni de fait disponible, mais elle pourrait permettre [si l'approche est valide] d'étudier l'adaptation locale, **sans manipulation**, tout en prenant directement en compte l'hétérogénéité environnementale de l'habitat naturel. Une telle approche est **difficile** à mettre en place à l'heure actuelle car elle nécessite des

populations partiellement isolées en terme de reproduction et donc souvent assez proches géographiquement (tout du moins chez les plantes) mais néanmoins réparties sur des sites où l'environnement diffère, ce qui peut s'avérer difficile à trouver. **Vérifier** si ce type d'approche est **possible** est l'un des **objectifs** du **projet « GbyE »** que je mène au laboratoire Evolution & Diversité Biologique de Toulouse sur la base de financements récurrents et de « bourses qualité recherche » de l'Université Toulouse III Paul Sabatier et du Labex TULIP. Ce **projet à long terme**, qui n'en est encore qu'à ces débuts [mais a déjà mobilisé pas moins de 15 étudiants de Licence sous ma supervision], consiste à faire un **suivi annuel** très détaillé de **patches de plantes** de l'espèce *Antirrhinum majus* structurés localement suivant une **mosaïque d'environnements extrêmement hétérogènes** dans le parc régional de la Narbonnaise. A ce jour, après 4 années de suivi, plus de 1500 plantes ont été mesurées pour de nombreux caractères dont certains sont l'enjeu d'hypothèses adaptatives. Toutes ces plantes ont été **géolocalisées** sur 6 îlots séparés par une étendue d'eau salée et échantillonnées pour leur **ADN** afin de les génotyper et de reconstruire le **pedigree** qui les relie. Une fois reconstruit, ce pedigree nous permettra d'estimer les interactions gènes*environnement qui sont associées à un avantage sélectif et sont donc au cœur de l'adaptation locale de ces populations naturelles.

Un autre volet du débat sur l'adaptation locale concerne un aspect plus fondamental. La **majorité des études publiées** testant si des populations sont adaptées localement, qu'elles aient été menées chez des espèces végétales ou animales, **concluent** à la présence **d'adaptation locale** (Kawecki and Ebert, 2004; Greischar and Koskella, 2007; Leinonen et al., 2008). Si l'on néglige les biais méthodologiques discutés dans le paragraphe ci-dessus, et les biais de publication (le fait que les études ne détectant pas d'adaptation sont moins publiées que leurs contreparties), alors il semble que la plupart des populations étudiées **expérimentalement** aient répondu à la sélection imposée par leur environnement local. En

présence d'hétérogénéité environnementale entre populations, un **attendu** logique serait alors qu'il est plus probable d'observer **l'empreinte** laissée par la réponse **microévolutive adaptative** des populations aux pressions de sélection générées par leur environnement direct que l'inverse. La signature évolutive de la sélection que l'on s'attend à détecter dans ce cas là est qu'une partie de la variabilité génétique des caractères liés à la valeur sélective ait disparu car elle a été contre sélectionnée (Fisher, 1930). **Pourtant**, les études menées dans des populations sauvages non manipulées ne relèvent pas cette signature évolutive. Les conclusions de ces études suggèrent plutôt que la réponse microévolutive à la sélection dans les populations naturelles est en fait bien plus rare que ce que l'on pense. Ces **études** ont poussé l'investigation jusqu'à mesurer directement la variation génétique adaptative des **populations** dans la **nature**. Elles montrent que cette variation est maintenue en présence de pressions de sélection, ce qui **suggère l'absence de réponse microévolutive à la sélection** dans ces populations et leur état de stase évolutive (Merila, Sheldon, and Kruuk, 2001; Merilä, 2012). Les approches en génétique quantitative des populations naturelles menées durant les vingt dernières années ont apporté un éclairage nouveau cette question. Elles ont identifié certains mécanismes qui interfèrent avec la réponse microévolutive des populations à la sélection ; notamment les corrélations génétiques entre caractères, les effets parentaux, la plasticité phénotypique et la sénescence (voir la revue de ces travaux par Kruuk, Slate, and Wilson, 2008). Malgré tout, ce type d'études est peu fréquent. Le manque d'études, et notamment l'absence de cas où l'on ne retrouverait pas de variation adaptative pour des traits sous sélection en population naturelle, limite notre capacité à comprendre l'origine du manque de consensus entre résultats expérimentaux et résultats obtenus en populations naturelles.

Globalement, le contexte environnemental et génétique propre à chaque population affecte l'évolution des caractères quantitatifs d'une manière qui ne peut pas toujours être prédite (ou

accessible) sur la base d'études expérimentales. Compléter les connaissances acquises sur la base ces dernières par des approches de **génétique quantitative en populations naturelles** ne peut être que profitable. Afin d'avancer sur ce point, il faut **multiplier** le nombre d'études, ce qui requiert de **faire sauter** les **verrous** qui limitent leur accès afin d'en « démocratiser » la pratique. Afin de **soutenir le développement** de ce domaine en France, je coordonne actuellement un **groupement de recherche CNRS**, le GDR3448 « génétique quantitative dans les populations naturelles », qui regroupe une quarantaine de scientifique de divers laboratoires. L'objectif de ce GDR est de stimuler et d'animer l'activité scientifique à l'échelle nationale. Nous y discutons des résultats obtenus et des projets en cours pour profiter de l'expertise commune du groupe mais également des verrous méthodologiques et des priorités de recherche. C'est ainsi que deux verrous méthodologiques ont pu être identifiés : l'impossibilité de mener des études fiables directement sur la base de marqueurs moléculaires sans reconstruction de pedigree, et la difficulté pour ceux qui ne sont pas spécialisés dans le domaine de mener des études de cas. Pour le premier verrou, des travaux de modélisation sur l'utilisation directe de marqueurs moléculaires devraient être publiés sous peu par des membres du GDR (Laurène Gay et al., Eduardo Manfredi et al.) qui ouvriront de nouvelles opportunités d'études. Pour le deuxième verrou, nous sommes en train de mettre en place une logique de publication de guides pratiques d'utilisation dans la lignée de celui élaboré par Wilson et al. (Wilson et al., 2010). Ces guides peuvent être publiés directement sous la forme d'articles de méthodologie, ou en annexe de cas d'études, pour expliquer les approches et servir de tutoriel (données et protocoles fournis), comme par exemple l'article de Pujol & Galaud (Pujol and Galaud, 2013) qui explicite un exemple de quantification des interactions entre gènes et environnements par l'utilisation d'un modèle de régression aléatoire (plus d'éléments sur ce travail présentés plus bas). La mise en place de ce réseau nous a également permis d'organiser des sessions thématiques lors de colloques internationaux tels que l'ESEB

et d'éditer un cahier thématique dans une revue scientifique internationale à comité de lecture.

La prochaine étape du GDR est la rédaction (en cours) d'un article de revue retraçant l'évolution de la discipline qui discutera notre contribution à ses avancées et les nouvelles pistes que nous privilégions.

La **génétique quantitative évolutive dans les populations naturelles** est un domaine de recherche jeune et en plein essor. Autant au travers de mes recherches, que dans le cadre de l'animation et de la coordination du GDR, dont les objectifs sont chevauchants, j'essaie de participer aux avancées qui rendent possible la prise en compte de la complexité des populations naturelles dans les études de génétique quantitative évolutive. Dans la prochaine section de ce texte, j'élabore sur cette complexité et sur l'intérêt d'intégrer l'hétérogénéité environnementale et l'hétérogénéité en âge des populations. Dans les sections suivantes, je discuterai de la poursuite de nouvelles pistes d'investigation dans le domaine.

Intégrer la variabilité du phénotype à l'information du génotype chez les plantes

L'**hétérogénéité de l'environnement** affecte le développement des individus et la diversité de leurs phénotypes (Schlichting and Pigliucci, 1998). Ce paramètre a longtemps été vu comme un frein à la réponse microévolutive des populations à la sélection avant d'apparaître comme un acteur à part entière du processus dynamique de la sélection (Pigliucci, 2005). D'une manière assez similaire, **l'âge modifie le phénotype** des individus et son hétérogénéité au sein d'une population affecte la diversité phénotypique (Ronce, Gandon, and Rousset, 2000). Tous les individus d'une population ne sont pas égaux devant les effets de l'environnement et de l'âge (Khan, Antonovics, and Bradshaw, 1976 ; Rose and Charlesworth, 1980). Les différences entre individus dans leur capacité à ajuster leur phénotype aux contraintes de

l'environnement ou à survivre et se reproduire à un âge avancé modifient l'emprise de la sélection sur les populations (Galloway and Etterson, 2007; Wilson, Charmantier, and Hadfield, 2008). **Négliger** l'impact sur l'adaptation des **interactions** entre **gènes** à effets additifs (ceux qui sont impliqués dans la réponse à la sélection directionnelle) et **environnements** (G*E) et celui des interactions entre ces mêmes gènes et l'**âge** (G*A) revient à **se priver d'une part des processus évolutifs**. Par exemple, si certaines populations naturelles d'oiseaux ont pu s'adapter aux changements rapides de leur environnement, ce n'était non pas grâce à leur potentiel génétique seul, mais grâce aux possibilités offertes par les interactions entre gènes et environnements qui ont amplifié leur capacité d'adaptation (Charmantier et al., 2008). L'implication de la structure en âge des populations naturelles dans le processus adaptatif est également documenté (Nussey et al., 2006; Nussey et al., 2007). Ces résultats sont documentés en populations naturelles non manipulées mais ne concernent généralement que les animaux. Leur **absence dans les populations végétales naturelles** est probablement due au moins en partie à un manque d'accès à la **méthodologie** (comme cité plus haut dans le contexte du GDR).

Les méthodologies permettant de mener ces approches dans les populations naturelles sont assimilables à des approches expérimentales prenant en compte la diversité des fonds génétiques, leur recombinaison et une gamme continue d'environnements. Rendre accessibles ces méthodes constitue à mon avis un premier pas pour réduire la rupture entre études expérimentales et études en populations naturelles, et à termes voir apparaître ce genre d'études en populations de plantes. Afin de **promouvoir ces approches**, j'ai mis au point avec Jean-Philippe Galaud d'un **guide pratique** incluant un **tutoriel** (Pujol and Galaud, 2013). Sur la base d'un exemple fictif (issu de données réelles renommées et altérées), notre tutoriel montre **comment prendre en compte la norme de réaction du phénotype** à une gamme de

variation de l'environnement (Figure 3). Ce guide pratique est basé sur l'utilisation d'une variante du modèle animal de **génétique quantitative** ; le modèle de régression aléatoire, qui décompose le déterminisme environnemental et génétique de la norme de réaction de chaque individu.

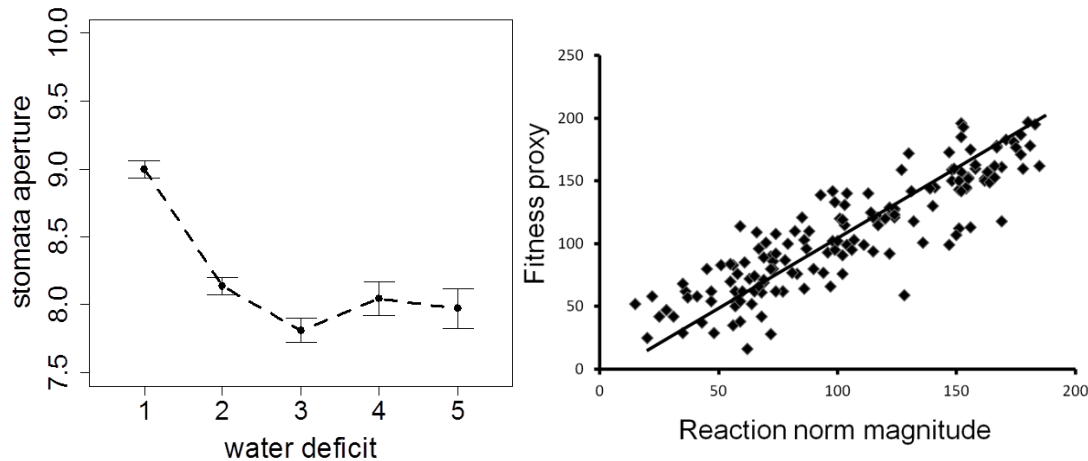


Figure 3 extraite de Pujol and Galaud (2013). A gauche, la fonction non linéaire définissant la réponse des stomates (en ordonnée) à un déficit en eau (en abscisse) telle que modélisée dans un exemple fictif par la régression aléatoire, et dont la variabilité génétique entre individus ($G \times E$) peut être quantifiée. A droite, la relation positive entre la magnitude de la norme de réaction à l'environnement des individus (en abscisse) et un estimateur de leur valeur sélective (en ordonnée) au sein de la population, garante de la valeur adaptative de la norme de réaction.

Pour promouvoir les approches quantifiant **l'interaction gènes-âge** dans les populations naturelles de plantes, il faut non seulement débloquer un verrou méthodologique mais aussi un verrou conceptuel. Le verrou méthodologique étant le même que pour les interactions gènes-environnements, il suffit de **remplacer l'environnement par l'âge** dans l'approche présentée ci-dessus, ce qui ne requiert **pas d'effort de recherche méthodologique supplémentaire**. Bien que de nombreuses études en populations naturelles d'animaux confirment le **rôle** important joué par la **sénescence** dans l'**évolution** de leur diversité (Wilson, Charmantier, and Hadfield, 2008), ce rôle a été **remis en question chez les plantes** par le passé. La raison invoquée en est l'absence de lignée germinale immortelle chez les plantes du fait de leur reproduction modulaire diffuse à travers le soma. Il n'existe cependant

aucun fondement théorique appuyant cet argument. En théorie, une seule règle est nécessaire pour que l'évolution de la sénescence s'applique : il suffit que la participation d'un individu au pool de gènes de la prochaine génération diminue avec l'âge. Les conséquences évolutives de la sénescence sont de fait attendues chez tout organisme à partir du moment où sa probabilité de mortalité augmente avec l'âge (Hamilton, 1966) et/ou que son succès reproducteur diminue avec l'âge (Partridge and Barton, 1993). Théoriquement, seul un organisme se divisant clonalement en deux organismes exactement similaires à lui-même (comme par scission) et se reproduisant *ad vitam aeternam* a le potentiel d'éviter les conséquences évolutives de la sénescence. Il n'en évitera pas pour autant les conséquences de l'absence de recombinaison associées à un mode de reproduction exclusivement clonale. Certains articles mettent en avant la durée de vie particulièrement longue de certaines herbacées et de certains arbres comme une preuve de la non validité de la théorie évolutive de la sénescence chez les plantes (Watkinson and White, 1986; Garcia, Dahlgren, and Ehrlén, 2011) mais aucune preuve démographique convaincante qui vienne appuyer ces dires n'est présentée dans ces articles. Les effets de l'âge sur le phénotype sont amplement documentés chez les plantes (Thomas, 2013). De nombreuses études confirment également la signature démographique de la sénescence chez les plantes (Silvertown, Franco, and Perez-Ishiwara, 2001). Cependant, aucun test n'est disponible dans la littérature qui soutienne l'hypothèse que la sénescence évolue également chez les plantes (Roach, 1993). Grâce au travail de quelques étudiants de deuxième année et techniciens que j'ai encadré durant mon postdoc à l'université d'Oxford, il m'a été possible d'acquérir des données phénotypiques datées pour trois générations expérimentales de plantes de l'espèce *Silene latifolia*. Grâce à ces données, John Pannell, Pascal Marrot [alors étudiant de M2 sous ma supervision, aujourd'hui en thèse à Sherbrooke au Canada] et moi avons récemment pu détecter ce que nous pensons être la signature sur la variation génétique quantitative de l'évolution de la sénescence. Nos résultats

préliminaires montrent une augmentation de la variance génétique additive avec l'âge, comme attendu sous l'hypothèse que la sélection a moins d'emprise sur la variation génétique des traits d'histoire de vie lorsque l'âge augmente (Figure 4). Ces interactions gènes-âge ont pu être quantifiées grâce l'utilisation d'un modèle de régression aléatoire. Une fois ces résultats publiés, nous rendrons le protocole d'analyse disponible pour tous, par souci de transparence et à titre de tutoriel. Si ces **résultats préliminaires** se confirment après un examen plus approfondi (travail en cours), nous aurons **contribué à faire sauter le verrou conceptuel** pesant sur l'évolution de la sénescence et les interactions entre gènes et âge chez les plantes (affaire à suivre).

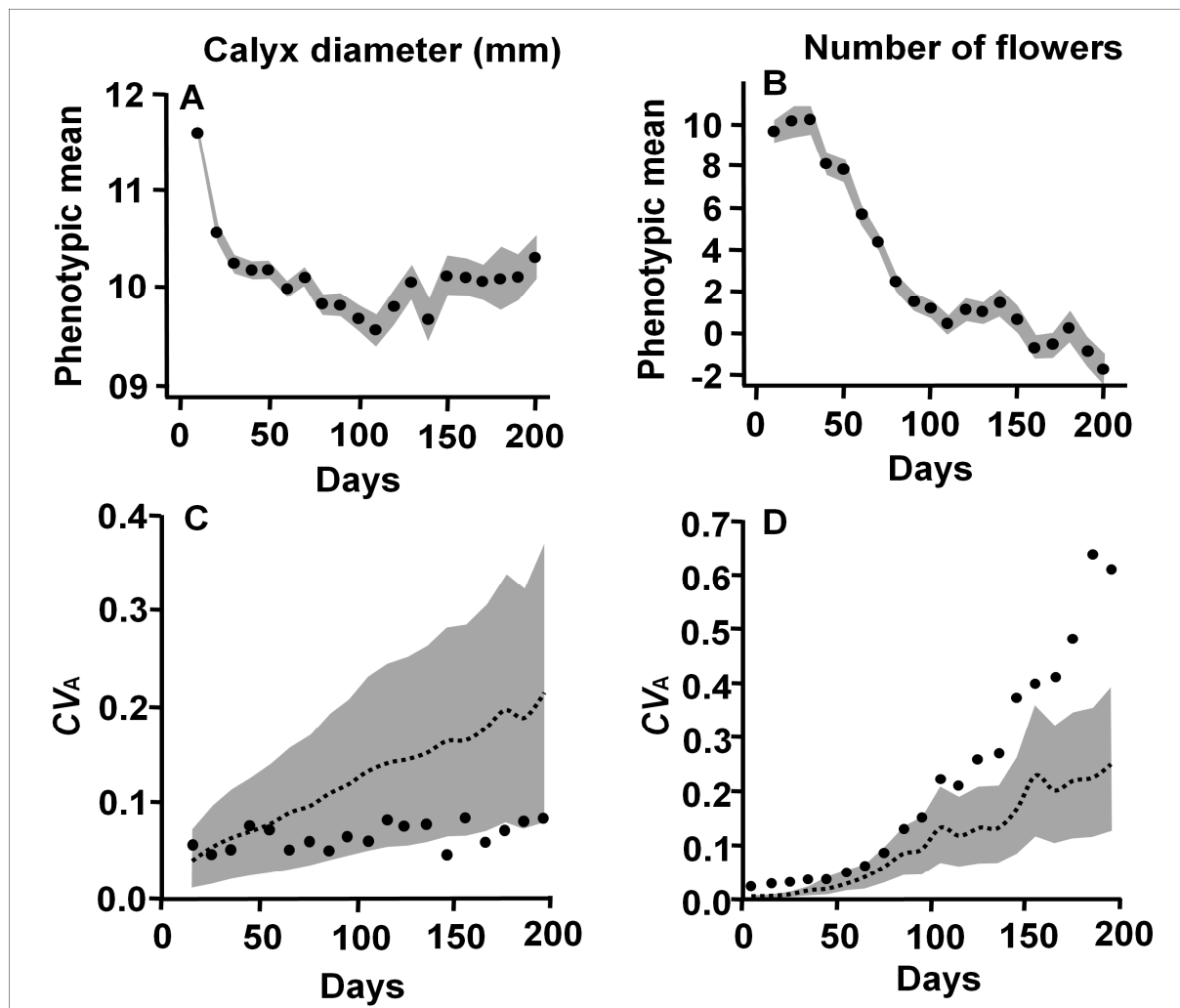


Figure 4 (extraite de Pujol et al. en préparation). Diminution avec le temps de la performance moyenne des plantes mesurée pour des caractères associés à la valeur sélective de la plante (diamètre du calice floral en A et nombre de fleurs en B) et augmentation de la variance

génétique additive (standardisée par la moyenne) pour ces caractères (respectivement en C et D) avec le temps. La zone grise représente l'erreur standard associée à la moyenne pour A et B. En C et D, les points noirs représentent les valeurs de variance additive génétique tels que calculées par classe d'âge, qui ne sont pas indépendants et ne permettent donc pas d'analyser leur variation dans le temps avec une régression (bien que cela ait été mené ainsi par le passé suivant la méthode dite « character state approach »). Le trait en pointillé représente les valeurs de variance additive génétique tels que calculés par le modèle de régression aléatoire qui prend en compte la non indépendance entre classes d'âge. En C et D, la zone en gris correspond à l'intervalle de confiance à 95% des estimations de la variance additive génétique.

Avec l'identification de facteurs d'hétérogénéité dans les populations naturelles tels que l'âge et l'environnement, qui interagissent avec les gènes pour moduler l'évolution de la diversité phénotypique, nous appréhendons chaque jour un peu mieux les paramètres à prendre en compte pour étudier l'évolution des populations naturelles du point de vue de la génétique quantitative. Pour citer Loeske Kruuk, ce domaine d'études a apporté durant les vingt dernières années de « **nouvelles réponses à de vieilles questions** » (Kruuk, Slate, and Wilson, 2008). Il n'en reste pas moins que de **nouvelles questions** ont également émergées ces dernières années. Dans les deux sections suivantes, je présenterai ma contribution aux deux thématiques suivantes : Quel est l'impact de l'histoire évolutive de colonisation des populations sur leur potentiel évolutif ? Quelle est la place de l'hérédité non génétique dans la génétique quantitative évolutive ?

De l'histoire évolutive au potentiel évolutif des populations

Chaque population naturelle diffère des autres de par les spécificités de son histoire évolutive. Il existe de multiples études documentant l'histoire évolutive des populations, mais il en existe beaucoup moins qui documentent son impact sur leur potentiel évolutif. **Dans un premier temps**, je présenterai les conséquences que **l'histoire d'expansion d'aire géographique d'une espèce** peut avoir sur sa capacité à répondre à la sélection. Je présenterai

les résultats de mon travail sur la mercuriale annuelle (*Mercurialis annua*) intégrés à d'autres résultats dans le domaine. L'histoire évolutive se compose également d'**une** histoire adaptative. Dans un **deuxième temps** je présenterai comment l'**histoire adaptative** du manioc (*Manihot esculenta*) a révélé les pistes qui ont permis d'identifier les aspects évolutifs du maintien de sa capacité d'adaptation. Enfin dans un **troisième temps**, je présenterai un **projet** qui commencera en Janvier 2014 qui aura pour but d'étudier de concert les conséquences évolutives de l'histoire d'expansion et d'adaptation chez la gueule de loup (*Antirrhinum majus*).

Dans la nature, l'interaction entre les changements historiques et contemporains qui affectent la démographie des populations, leur isolement et leur contact, a le potentiel d'apposer sa signature sur leur fond génétique (Eckert, Samis, and Loughheed, 2008; Excoffier, Foll, and Petit, 2009). **L'expansion d'aire géographique** des espèces est richement documentée pour les espèces ayant colonisé des latitudes devenant clémentes pour leur établissement et leur survie à la fin de la dernière aire glaciaire (Hewitt, 2000) ainsi que pour de nombreuses espèces ayant été introduites volontairement par l'homme ou par accident dans de nouveaux habitats (Sakai et al., 2001). Les conséquences évolutives d'une telle histoire sont prévisibles. Une **baisse de la diversité génétique est attendue** dans les populations ayant subies des goulets d'étranglement de la diversité lorsqu'elles ont colonisées de nouveaux habitats ; i.e. parce que les fondateurs de ces populations ne constituent qu'un échantillon de la diversité présente dans la population d'origine (Austerlitz et al., 1997). Une telle baisse de diversité après colonisation a pu être confirmée dans deux tiers des études sur le sujet (Eckert, Samis, and Loughheed, 2008). Cependant, alors que ces études décrivent les variations du fond génétique des populations pour ce qui concerne leur **diversité génétique neutre**, et donc indépendante de la sélection, leur pendant pour la **diversité génétique adaptative**, et donc

pour le potentiel évolutif des populations à répondre à la sélection reste **peu documenté** (Olivieri, 2009; Sexton et al., 2009).

Afin d'avancer sur ces questions, nous avons testé si l'expansion et son lot de réduction de diversité génétique neutre avait un impact sur la réponse des populations à la sélection chez l'espèce *Mercurialis annua* (Pujol and Pannell, 2008). A l'aide d'une expérience comparant la réponse à la sélection directionnelle de multiples populations réparties le long des corridors de colonisation postglaciaire de l'espèce, nous [avec l'aide de deux techniciens de la station expérimentale de Wytham près d'Oxford, qui avaient été alloués à mon projet, et l'aide de plus d'une dizaine d'étudiants ayant participé au phénotypage des plantes, sous ma supervision] avons ainsi pu confirmer que le **potentiel des populations à répondre à la sélection** était **réduit** dans les populations ayant colonisé des nouvelles régions (Figure 5).

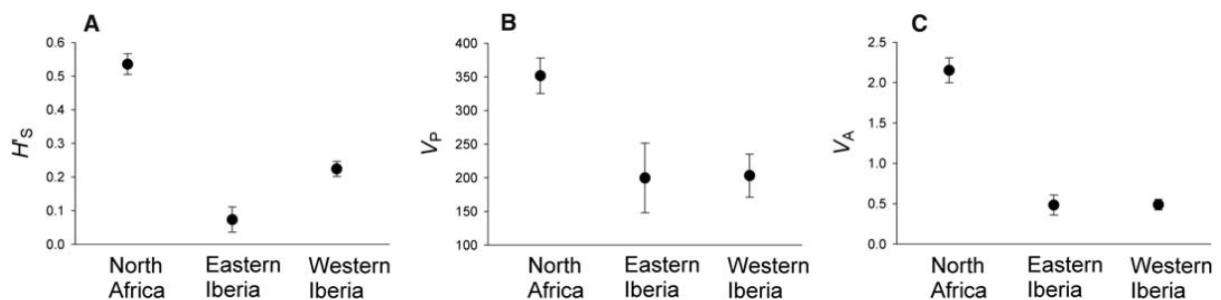


Figure 5 extraite de Pujol and Pannell, 2008 (Science). Réduction de A. la diversité génétique neutre $H'S$ B. la variation phénotypique estimée par la variance phénotypique moyenne des populations en conditions contrôlées et C. la variation génétique additive moyenne des populations estimée sur la base de leur réponse microévolutive à la sélection mesurée expérimentalement, présentées en ordonnées à une échelle 1/100, entre l'Afrique du Nord, centre de diversité et refuge glaciaire de l'espèce et les corridors côtiers de colonisation à l'Est et à l'Ouest de la péninsule ibérique, présentés en abscisse.

L'histoire d'isolement reproducteur et de contact des populations est également cruciale pour établir le scénario qui modèle le potentiel évolutif des populations (Olivieri, 2009). Si les populations ayant colonisé de nouvelles régions ont perdu un pan de leur diversité, les **échanges de gènes** entre populations peuvent **régénérer leur niveau de diversité et leur**

potentiel évolutif de réponse à la sélection (Lavergne and Molofsky, 2007; Facon et al., 2008). La situation n'est cependant **pas toujours aussi simple**. En étudiant les patrons de différenciation génétique chez *M. annua*, nous avons ainsi pu nous apercevoir que les échanges de gènes contemporains n'avaient pas restauré le potentiel de réponse à la sélection tel qu'il est dans les populations occupant les zones d'origine (Pujol, Obbard, and Pannell, 2010).

Dans les études présentées ci-dessus, la variation génétique neutre et la variation génétique additive des caractères quantitatifs, cette dernière étant celle qui entre en jeu dans la réponse microévolutive à la sélection directionnelle, ont été prises en compte. Pour ce qui est du **déterminisme génétique dominant et récessif des caractères**, il existe encore moins d'exemples documentés. Dans les populations peu diverses des régions nouvellement colonisées, les mutations récessives à l'état homozygote sont exprimées plus souvent. Lorsque ces mutations ont un impact délétère fort sur la valeur sélective des organismes, elles peuvent être contre sélectionnées jusqu'à être purgées de la population (Facon et al., 2011). Dans ce cas, la **dépression de consanguinité** est logiquement **réduite après colonisation**. Chez les plantes de l'espèce *M. annua*, nos résultats (Figure 6) montrent également une baisse de la dépression de consanguinité dans les régions colonisées versus régions d'origines (Pujol et al., 2009).

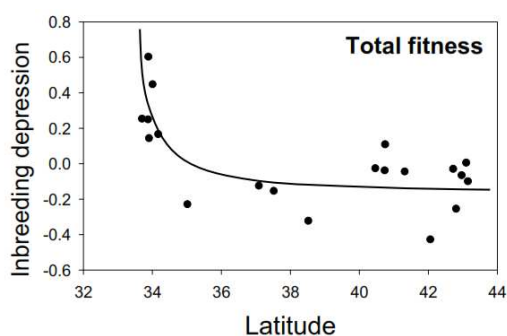


Figure 6 extraite de Pujol et al. 2009 (PNAS). Réduction de la dépression de consanguinité (en ordonnées) mesurée par la différence de valeur sélective estimée par une mesure englobant l'effort de reproduction mâle et le succès de reproduction femelle entre descendants de croisements consanguins et non consanguins, avec la latitude (en abscisse) qui estime la distance de colonisation parcourue depuis la région d'origine au sud.

Bien que ce résultat puisse s'expliquer par la purge de mutations récessives délétères à effet fort, nous avons pu mettre en évidence une explication alternative à ce résultat. Les résultats d'un **modèle de simulation** reprenant les paramètres propres aux populations de *M. annua* [réalisé par Shu-Rong Zhou maintenant en poste à Fudan University] indiquent que nos résultats peuvent également s'expliquer par des **mutations** ayant un **faible impact délétère** sur la valeur sélective. Au lieu d'être purgées, ces mutations peuvent **augmenter en fréquence** par le biais de la dérive génétique dans les populations peu diverses des régions nouvellement colonisées. Certaines mutations vont même se retrouver fixées dans ces populations. La fixation de ces mutations chez tous les individus de la population, qu'ils soient ou non apparentés, entraîne alors l'expression de leur effet délétère chez les descendants de tous les croisements, qu'ils soient consanguins ou non. Dans ce cas là, les **croisements consanguins ne sont pas plus délétères que les autres** et la dépression de consanguinité devient nulle à l'intérieur des populations (Figure 7).

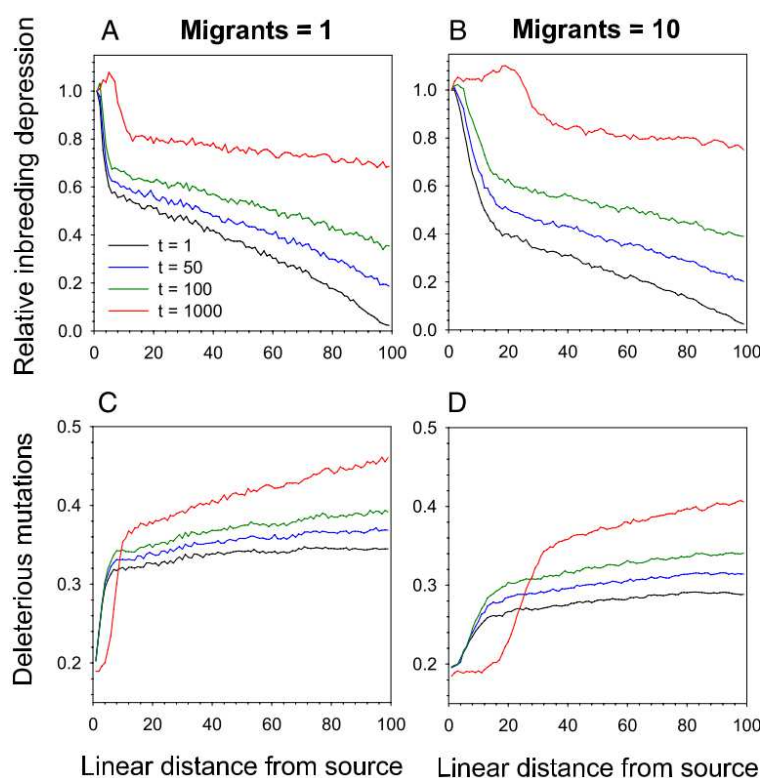


Figure 7 extraite de Pujol et al. 2009 (PNAS). Modèle de simulation qui montre en haut, A et B, la dépression de consanguinité (en ordonnées) qui diminue avec la distance de colonisation parcourue, mesurée par le rang de colonisation des populations nouvellement fondées (en abscisse). Les lignes de couleurs indiquent différents nombres de générations. En bas, C et D, la fréquence des mutations récessives à faible effet délétère dans la population (en ordonnées) en fonction de la distance de colonisation parcourue (en abscisse). Colonne de gauche : un migrant par génération, de droite : 10 migrants par génération.

L'histoire évolutive d'expansion, d'isolement reproducteur et de contact, qui caractérise les populations naturelles est connue dans de nombreuses espèces, et de plus en plus accessible grâce à la batterie de méthodes de génétique des populations qui permettent d'accéder à cette information (Estoup and Guillemaud, 2010). Les scénarios évolutifs qui relient le fond génétique d'une population tel que modelé par son histoire évolutive à son potentiel évolutif à répondre à la sélection sont désormais documentés. Il va de soi qu'il reste à prendre du recul sur ces résultats pour savoir s'ils sont généralisables car les études empiriques restent encore très rares. Cela n'empêche pas d'entrevoir d'ores et déjà la prochaine étape de recherche qui consistera à analyser si, et comment, ces scénarios évolutifs d'isolement et de contact affectent l'évolution des caractères quantitatifs directement dans les populations naturelles, là potentiel évolutif ne va pas toujours de paire avec réponse évolutive (Merila, Sheldon, and Kruuk, 2001; Ozgul et al., 2009).

L'**histoire évolutive** des populations contient également un **chapitre adaptatif**. Décrypter l'histoire adaptative d'une espèce peut également nous éclairer sur son potentiel évolutif. Le manioc (*Manihot esculenta*) est une espèce à tubercule racinaire dont les variétés sont propagées par bouture de tige par les cultivateurs. Parce que sa **multiplication** est **clonale**, le rôle de la **reproduction sexuée** dans l'évolution des caractères quantitatifs de cette plante a été **négligé** pendant longtemps. Au travers d'une collaboration débutée lors de ma thèse avec Marianne Elias, Anne Duputié [alors étudiante] et notamment Doyle McKey en tant que porteur de projet, et encore d'actualité à ce jour, nous avons pu mettre en évidence l'importance de la reproduction sexuée non contrôlée et de la dépression de consanguinité dans les champs de manioc. Ces derniers permettent le **renouvellement dynamique de la diversité** génétique neutre et adaptative des variétés de manioc, ce qui permet le maintien de

leur potentiel évolutif (McKey et al., 2010; McKey et al., 2012). Dans un premier temps, la **polyclonalité des variétés** révélée par des marqueurs moléculaires (Elias, Panaud, and Robert, 2000) a éveillé notre curiosité. La multiplication clonale combinée à l'échantillonnage d'un petit nombre de plantes donnant la majorité des boutures lors de la phase de propagation, véritable goulet d'étranglement de la diversité, aurait du au contraire entrainer la **monoclonalité des variétés**. L'étude des pratiques de culture des agriculteurs et de leur impact sur la variation génétique des variétés a révélé que ceux-ci **incorporaient** de temps en temps des **plantes issues de la reproduction sexuée** non contrôlée entre variétés, ayant germées spontanément dans les champs (Elias et al., 2001; Pujol et al., 2007). L'étude du **syndrome de domestication** du manioc, qui retrace **l'histoire adaptative** de l'espèce, a alors révélé que non seulement des **traits complexes** tels que la photosynthèse [travail incluant la supervision de Sandie Bousquet, alors étudiante en Licence] (Pujol et al., 2008b) ou les défenses chimiques (Mondolot et al., 2008), mais également des **caractères liés à la reproduction sexuée** tels que la dormance des graines (Pujol et al., 2002) et le développement des plantules issues de graines (Pujol et al., 2005) avaient encouru des modifications adaptatives profondes résultantes de la domestication. **Reproduction sexuée et sélection** étaient donc **liées** dans **l'histoire adaptative** de l'espèce. Les adaptations relevées lors des études de domestication ayant permis d'inférer l'existence de pressions de **sélection pour la rapidité de croissance**, nous avons entrepris des **études dans les populations naturelles** de plantes issues de graines (dont les résultats sont présentés en Figure 1 et Figure 2 issues de Pujol, David, and McKey, 2005; Pujol and McKey, 2006) qui ont confirmé la contre sélection des plantes issues de graines dont la croissance était la plus lente, qui étaient également les plus consanguines. L'étude de **l'histoire adaptative** de l'espèce n'a pas révélée à proprement parler comment se produisait le **renouvellement de la diversité adaptative** des

variétés qui **garantit** le **potentiel évolutif** de ces populations mais elle a permis de mettre en évidence l'existence d'un lien entre **reproduction et sélection**.

Dans le **projet CAPA** (diminutif de capacité d'adaptation) dont je suis le coordinateur, retenu pour **financement par l'ANR** au titre de l'appel d'offre **Jeune Chercheuse Jeune Chercheur** 2013, qui devrait débiter en 2014, nous prévoyons d'**étudier conjointement l'histoire évolutive d'expansion, d'isolement et de contact, et l'histoire adaptative** des populations de l'espèce végétale *Antirrhinum majus*. Comme présenté plus haut dans le texte, les **flux de gènes** entre populations ont le **potentiel de régénérer le potentiel** des populations à évoluer en réponse à la sélection, et de fait à s'adapter leur environnement. Cependant, ils **peuvent également contrecarrer l'adaptation locale** des populations en homogénéisant leur fond génétique, ce qui peut les empêcher de diverger (Lenormand, 2002). Une partie de **l'histoire évolutive** de l'espèce, qui retrace l'isolement et les échanges de gènes entre les deux sous espèces d'*A. majus* ; *A. m. pseudomajus* et *A. m. striatum* (Figure 8), a été **documentée** par nos soins dans **55 populations** [lors d'un volet du travail de thèse d'Aurélié Khimoun que j'ai été invité à supervisé par ses directeurs de thèse] (Khimoun et al., 2011). Nous avons également documenté [travail supervisé par Christophe Andalo] la niche écologique qui décrit l'éventail des conditions climatiques et le couvert végétal caractéristique de ces populations (Khimoun et al., 2013). Ces conditions environnementales varient notamment suivant un gradient altitudinal de 0 à 1800m qui caractérise l'habitat d'*A. majus* des bords de la méditerranée jusque sur la partie Est du massif Pyrénéen. Dans ce projet [qui inclura l'embauche et la supervision d'un ingénieur d'étude, deux étudiants de Master 2 et si tout se passe bien d'un étudiant de thèse], nous étudierons l'adaptation locale de populations situées sur le gradient altitudinal et de là utiliserons ces informations, ainsi que celles disponibles sur les échanges de gènes entre sous-espèces pour **construire un scénario**

évolutif qui inclura un attendu quant au **potentiel des populations à répondre à la sélection**, potentiel que nous testerons empiriquement par la suite.

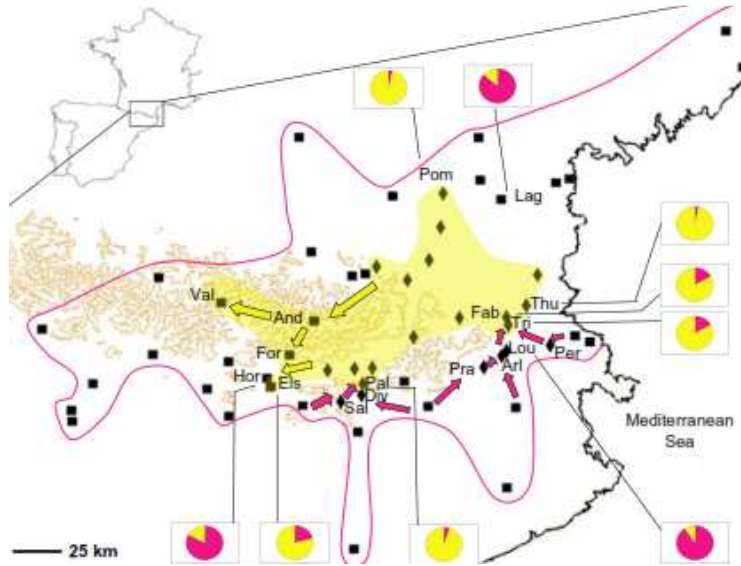


Figure 8. extraite de Khimoun et al. 2011 (J. Evol. Biol.). Carte géographique de l'introgession génétique entre sous-espèces d'*A. majus*. En jaune apparaît l'aire de distribution d'*A. m. striatum*. Les flèches jaunes indiquent les populations d'*A. m. pseudomajus* introgessées par des gènes d'*A. m. striatum*. Les flèches magenta indiquent l'introgession de populations d'*A. m. striatum* par *A. m. pseudomajus*. Le polymorphisme de certaines populations est représenté par les diagrammes circulaires.

Le projet G*E mené dans une population naturelle de la même espèce, structurée en îlots, présenté plus haut dans le texte, vise les mêmes objectifs fondamentaux mais en utilisant directement une approche de génétique quantitative en population naturelle structurée, dont chaque îlot est caractérisé par une mosaïque d'environnements différents.

Notre objectif n'est pas de prédire exactement le potentiel évolutif des populations sur la base des quelques paramètres évolutifs que nous quantifierons lors de ces études, car le contexte écologique et évolutif des populations naturelles est trop complexe et dynamique pour que cela soit réaliste [bien que le contraire soit souvent revendiqué dans certaines études]. Notre objectif est de comprendre comment certaines propriétés « tranchées » de l'histoire évolutive et adaptative des populations se combinent pour influencer leur potentiel à répondre à la sélection.

Hérédité non génétique

Afin d'évaluer les changements qui affectent la variation des caractères quantitatifs en réponse aux pressions évolutives dans les populations naturelles, où les effets de l'environnement sont omniprésents, il est utile prendre en compte la transmission entre génération de variation phénotypique non associée à la variabilité de la séquence ADN. Dans un **travail de revue** de la littérature assez récent paru dans Nature Reviews Genetics, nous avons avec un groupe d'experts pluridisciplinaire et international formé sous l'initiative d'Etienne Danchin et comprenant également Alex Mesoudi, Frances Champagne, Simon Blanchet, Anne Charmantier et moi, relevé un nombre important de **mécanismes proximaux** permettant la **transmission entre générations de variation phénotypique** (Danchin et al., 2011). S'y retrouvent la **transmission de marques épigénétiques** moléculaires, par exemple les méthylations de l'ADN, entre générations (Champagne, 2008) ; les **effets parentaux non génétiques** qui impliquent que le phénotype parental affecté par son environnement affecte à son tour le phénotype de sa descendance (Griffith, Owens, and Burke, 1999 ; Townley and Ezard, 2013). Ce dernier est plus communément étudié chez les animaux où les soins parentaux sont fréquents mais n'en existe pas moins chez les plantes. Par exemple, la réponse phénotypique plastique d'élongation de la tige (entreneuds de croissance plus longs) assez commune chez les plantes exposées à une luminosité moindre peut se transmettre de génération en génération par le biais de l'ombre générée par la plante mère (Galloway and Etterson, 2007). La **transmission sociale** fait également partie de ces mécanismes (Danchin and Wagner, 2010) ; ainsi que la **transmission de la niche écologique** des parents (terrier, territoire, etc.) aux descendants (Odling-Smee, 2010; Stopher et al., 2012) ; et la **transmission directe** de facteurs participant aux **interactions biotiques** comme la flore intestinale (de

Vries, Jacobs, and Breeuwer, 2001) ou les anticorps présents dans le lait maternel (Grindstaff, Brodie, and Ketterson, 2003).

La recherche menée sur le rôle de **l'hérédité non génétique** dans l'évolution entraîne un **débat houleux**. Certains hurlent au lamarckisme et clament haut et fort qu'elle n'existe pas (Dickins and Rahman, 2012). Cependant, comme nous l'avons fait entendre avec certains collaborateurs, le mécanisme d'hérédité est là, rien ne sert de le nier, il serait par contre utile et **constructif** d'en **étudier les propriétés à long terme avec pragmatisme** (Mesoudi et al., 2013). Comment se distribue la variation phénotypique transmise non génétiquement, qui ne suit pas les mêmes règles d'apparition que les mutations génétiques et ne se transmet pas que verticalement ? Quelle est la stabilité dans le temps de ces sources de variation ? Comment les processus évolutifs tels que la sélection et la dérive modèlent cette variation ? C'est dans le but d'avancer sur ces questions que des approches de modélisation commencent à voir le jour (Townley and Ezard, 2013) et que je participe au **projet « hérédité sociale »** (SOCH²) porté par **Etienne Danchin** dont le **financement** a été accepté par l'**ANR** pour débuter en 2014. Ce projet servira à analyser la propagation de l'information dans un contexte où la valeur sélective des individus est mise en jeu, chez les poissons. En parallèle, dans le cadre du **projet G*E** mené dans les populations naturelles d'*A. majus*, je m'attacherai à quantifier la part de la variation phénotypique des plantes explicable par la **transmission verticale de leur niche écologique locale**.

Evaluer la portée de l'hérédité non génétique sur la variation phénotypique des populations nécessite d'avoir accès à des **méthodes permettant de décomposer la variation phénotypique transmise génétiquement et non génétiquement**. Peu d'études s'y sont aventurées à ce jour. Frère et al. (2010) ont tenté de d'étudier comment les liens sociaux et

génétiques influençaient le succès de reproduction chez les dauphins. Cependant, leur méthode ne pouvait que confondre l'effet des deux sources de variation. Hallson et al. (2012) utilisèrent quant à eux un schéma expérimental et manipulèrent l'environnement de bruches dans le but de montrer que les effets parentaux étaient plus forts pour les traits plastiques que pour des traits invariables avec l'environnement (dits constitutifs) mais leur approche ne leur a pas permis de séparer la part de variation phénotypique transmise génétiquement et non génétiquement. Stopher et al. (2012) ont quant eux réussi à construire un modèle d'analyse statistique séparant la variation phénotypique associée au pedigree généalogique des individus de celle associée à leur territoire dans une population sauvage de cerfs. Ils ont réussi à montrer que certains effets transgénérationnels non génétiques étaient plus forts que certains effets génétiques. Afin de rendre ces approches plus accessibles et de **lever un verrou méthodologique** qui gêne les avancées dans ce domaine, nous avons récemment publié dans le journal PLoS ONE **un concept d'approche** dite de « **double pedigree** » qui a le potentiel de séparer l'origine génétique et non génétique de la variation du phénotype (Danchin, Pujol, and Wagner, 2013). Nous espérons que ce concept sera appliqué, ce qui aidera à accumuler des résultats empiriques dans le domaine.

Dans le milieu naturel, l'environnement est très souvent hétérogène, la réponse microévolutive observée dans les populations peut y être le fruit de corrélations indirectes entre changements phénotypes et pressions environnementales au lieu de correspondre à fruit de la relation directe entre variation génétique et valeur sélective. Il en est de même pour les mécanismes d'hérédité. Tout ce qui est variation phénotypique transmise verticalement entre générations n'est pas génétique. Il est nécessaire de faire la part de ce qui est génétique et dont nous connaissons assez bien les propriétés évolutives (mutation, ségrégation, etc.) et de ce qui ne l'est pas, et dont nous ne connaissons que très peu les propriétés évolutives.

Conclusion

Cent ans après que le concept de la génétique quantitative ait vu le jour, un peu plus de vingt ans après les débuts de la génétique quantitative en populations naturelle, de nombreux progrès ont été faits. À mes yeux, les plus belles avancées sont celles qui nous font comprendre que les mécanismes tout comme les processus au cœur de l'évolution des caractères quantitatifs, sont dynamiques et contexte-dépendants. Certains y voient un fardeau insurmontable car nous ne sommes pas vraiment capables d'élaborer un scénario d'évolution des caractères quantitatifs (ni une approche méthodologique) qui ne soit pas riche en raccourcis et en simplifications et qui ne coupe ses liens avec la réalité des populations naturelles. Ce sentiment de frustration m'est familier, comme il l'est probablement à tout chercheur, et me frappe généralement juste après que l'euphorie d'avoir réussi à mener à son terme une analyse statistiquement valide (si tant est que ce soit possible en génétique quantitative) ne soit retombée. L'autre face de cette pièce n'en demeure pas moins un vaste territoire de connaissances à explorer. Mes investigations sur l'effet de l'environnement et de l'âge sur le déterminisme des caractères quantitatifs, associé à mes investigations sur l'histoire évolutive et l'hérédité non génétique peuvent paraître « dispersées » à première vue. Cependant, elles représentent quelques unes des facettes du polyèdre de diffraction qui affecte notre vision de l'évolution des caractères quantitatifs dans les populations naturelles. Fort de projets financés, de collaborations multiples à l'étranger comme en France, et d'étudiants efficaces (qui en l'absence de l'HDR ne peuvent qu'être restreints au niveau L et M), mon projet pour les années à venir est de continuer à travailler dans cette voie et si possible de révéler d'autres faces de ce polyèdre.

Références

- ARMBRUSTER, P., AND D. H. REED. 2005. Inbreeding depression in benign and stressful environments. *Heredity* 95: 235-242.
- AUSTERLITZ, F., B. JUNG-MULLER, B. GODELLE, AND P. H. GOUYON. 1997. Evolution of coalescence times, genetic diversity and structure during colonization. *Theoretical Population Biology* 51: 148-164.
- BARTON, N., AND P. KEIGHTLEY. 2002. Understanding quantitative genetic variation. *Nat Rev Genet* 3: 11 - 21.
- BARTON, N. H., AND M. TURELLI. 1989. Evolutionary quantitative genetics: How little do we know? *Annual Review of Genetics* 23: 337-370.
- BRADSHAW, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115-155.
- _____. 2006. Unravelling phenotypic plasticity – why should we bother? *New Phytologist* 170: 644-648.
- CARLBORG, O., AND C. S. HALEY. 2004. Epistasis: too often neglected in complex trait studies? *Nat Rev Genet* 5: 618-625.
- CHAMPAGNE, F. A. 2008. Epigenetic mechanisms and the transgenerational effects of maternal care. *Frontiers in Neuroendocrinology* 29: 386-397.
- CHARLESWORTH, D., AND B. CHARLESWORTH. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 237-268.
- CHARMANTIER, A., R. H. MCCLEERY, L. R. COLE, C. PERRINS, L. E. B. KRUK, AND B. C. SHELDON. 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science* 320: 800-803.
- CHEPTOU, P.-O., AND DANIEL J. SCHOEN. 2003. Frequency-dependent inbreeding depression in *Amsinckia*. *The American Naturalist* 162: 744-753.
- CHEPTOU, P.-O., E. IMBERT, J. LEPART, AND J. ESCARRE. 2001. Effects of competition on lifetime estimates of inbreeding depression in the outcrossing plant *Crepis sancta* (Asteraceae). *Journal of Evolutionary Biology* 13: 522-531.
- CHEVERUD, J. M., AND W. P. J. DITTUS. 1992. Primate population studies at Polonnaruwa. II. Heritability of body measurements in a natural population of toque macaques (*Macaca sinica*). *American Journal of Primatology* 27: 145-154.
- DANCHIN, E., B. PUJOL, AND R. H. WAGNER. 2013. The double pedigree: A method for studying culturally and genetically inherited behavior in tandem. *PLoS ONE* 8: e61254.
- DANCHIN, É., AND R. H. WAGNER. 2010. Inclusive heritability: combining genetic and non-genetic information to study animal behavior and culture. *Oikos* 119: 210-218.
- DANCHIN, É., A. CHARMANTIER, F. A. CHAMPAGNE, A. MESOUDI, B. PUJOL, AND S. BLANCHET. 2011. Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *Nature Reviews Genetics* 12: 475-486.
- DAVID, P. 1998. Heterozygosity-fitness correlations: new perspectives on old problems. *Heredity* 80: 531-537.
- DE VRIES, E. J., G. JACOBS, AND J. A. J. BREEUWER. 2001. Growth and transmission of gut bacteria in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *Journal of Invertebrate Pathology* 77: 129-137.
- DICKINS, T. E., AND Q. RAHMAN. 2012. The extended evolutionary synthesis and the role of soft inheritance in evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 2913-2921.

- ECKERT, C. G., K. E. SAMIS, AND S. C. LOUGHEED. 2008. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology* 17: 1170-1188.
- ELIAS, M., O. PANAUD, AND T. ROBERT. 2000. Assessment of genetic variability in a traditional cassava (*Manihot esculenta* Crantz) farming system, using AFLP markers. *Heredity* 85: 219-230.
- ELIAS, M., L. PENET, P. VINDRY, D. MCKEY, O. PANAUD, AND T. ROBERT. 2001. Unmanaged sexual reproduction and the dynamics of genetic diversity of a vegetatively propagated crop plant, cassava (*Manihot esculenta* Crantz), in a traditional farming system. *Molecular Ecology* 10: 1895-1907.
- ESTOUP, A., AND T. GUILLEMAUD. 2010. Reconstructing routes of invasion using genetic data: why, how and so what? *Molecular Ecology* 19: 4113-4130.
- EXCOFFIER, L., M. FOLL, AND R. J. PETIT. 2009. Genetic consequences of range expansions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 481-501.
- FACON, B., J.-P. POINTIER, P. JARNE, V. SARDA, AND P. DAVID. 2008. High genetic variance in life-history strategies within invasive populations by way of multiple introductions. *Current Biology* 18: 363-367.
- FACON, B., RUTH A. HUFBAUER, A. TAYEH, A. LOISEAU, E. LOMBAERT, R. VITALIS, T. GUILLEMAUD, JONATHAN G. LUNDGREN, AND A. ESTOUP. 2011. Inbreeding depression is purged in the invasive insect *Harmonia axyridis*. *Current Biology* 21: 424-427.
- FALCONER, D. S., AND T. F. C. MACKAY. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. Ed. 4. Longmans Green, Harlow, Essex, UK.
- FISHER, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford University Press, Oxford.
- FRÈRE, C. H., M. KRÜTZEN, J. MANN, R. C. CONNOR, L. BEJDER, AND W. B. SHERWIN. 2010. Social and genetic interactions drive fitness variation in a free-living dolphin population. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 19949-19954.
- GALLOWAY, L. F., AND J. R. ETTERTSON. 2007. Transgenerational plasticity is adaptive in the wild. *Science* 318: 1134-1136.
- GARCIA, M. B., J. P. DAHLGREN, AND J. EHRLÉN. 2011. No evidence of senescence in a 300-year-old mountain herb. *Journal of Ecology* 99: 1424-1430.
- GREISCHAR, M. A., AND B. KOSKELLA. 2007. A synthesis of experimental work on parasite local adaptation. *Ecology Letters* 10: 418-434.
- GRIFFITH, S. C., I. P. F. OWENS, AND T. BURKE. 1999. Environmental determination of a sexually selected trait. *Nature* 400: 358-360.
- GRINDSTAFF, J. L., E. D. BRODIE, AND E. D. KETTERSON. 2003. Immune function across generations: integrating mechanism and evolutionary process in maternal antibody transmission. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270: 2309-2319.
- HADFIELD, J. D., A. NUTALL, D. OSORIO, AND I. P. F. OWENS. 2007. Testing the phenotypic gambit: phenotypic, genetic and environmental correlations of colour. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 549-557.
- HALLSSON, L. R., S. F. CHENOWETH, AND R. BONDURIANSKY. 2012. The relative importance of genetic and nongenetic inheritance in relation to trait plasticity in *Callosobruchus maculatus*. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 2422-2431.
- HAMILTON, W. D. 1966. The moulding of senescence by natural selection. *Journal of Theoretical Biology* 12: 12-45.

- HAUSER, T. P., AND V. LOESCHCKE. 1996. Drought stress and inbreeding depression in *Lychnis flos-cuculi* (Caryophyllaceae). *Evolution* 50: 1119-1126.
- HEDRICK, P. W., AND S. T. KALINOWSKI. 2000. Inbreeding depression in conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 139-162.
- HEWITT, G. M. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913.
- KAWECKI, T. J., AND D. EBERT. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7: 1225-1241.
- KHAN, M. A., J. ANTONOVICS, AND A. D. BRADSHAW. 1976. Adaptation to heterogeneous environments .3. Inheritance of response to spacing in flax and linseed (*Linum usitatissimum*). *Australian Journal of Agricultural Research* 27: 649-659.
- KHIMOUN, A., J. CORNUAULT, M. BURRUS, B. PUJOL, C. THEBAUD, AND C. ANDALO. 2013. Ecology predicts parapatric distributions in two closely related *Antirrhinum majus* subspecies. *Evolutionary Ecology* 27: 51-64.
- KHIMOUN, A., M. BURRUS, C. ANDALO, Z. L. LIU, C. VICÉDO-CAZETTES, C. THÉBAUD, AND B. PUJOL. 2011. Locally asymmetric introgressions between subspecies suggest circular range expansion at the *Antirrhinum majus* global scale. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 1433-1441.
- KINGSOLVER, J. G., AND S. E. DIAMOND. 2011. Phenotypic selection in natural populations: what limits directional selection? *The American Naturalist* 177: 346-357.
- KIRKPATRICK, M., AND R. LANDE. 1989. The Evolution of Maternal Characters. *Evolution* 43: 485-503.
- KONIGSBERG, L. W., AND J. M. CHEVERUD. 1992. Uncertain paternity in primate quantitative genetic studies. *American Journal of Primatology* 27: 133-143.
- KRUUK, L. E. B. 2004. Estimating genetic parameters in natural populations using the 'animal model'. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359: 873-890.
- KRUUK, L. E. B., J. SLATE, AND A. J. WILSON. 2008. New answers for old questions: The evolutionary quantitative genetics of wild animal populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 525-548.
- LANDE, R., AND S. J. ARNOLD. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226.
- LAVERGNE, S., AND J. MOLOFSKY. 2007. Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 3883-3888.
- LEINONEN, T., R. B. O'HARA, J. M. CANO, AND J. MERILA. 2008. Comparative studies of quantitative trait and neutral marker divergence: a meta-analysis. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1-17.
- LENORMAND, T. 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 183-189.
- LYNCH, M., AND B. WALSH. 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- MCKAY, J. K., AND R. G. LATTA. 2002. Adaptive population divergence: markers, QTL and traits. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 285-291.
- MCKEY, D., M. ELIAS, B. PUJOL, AND A. DUPUTIÉ. 2010. The evolutionary ecology of clonally propagated domesticated plants. *New Phytologist* 186: 318-332.
- MCKEY, D., M. ELIAS, B. PUJOL, A. DUPUTIE, M. DELETRE, AND D. RENARD. 2012. Maintien du potentiel adaptatif chez les plantes domestiquées à propagation clonale. *Revue d'ethnoécologie* 1: DOI : 10.4000/ethnoecologie.4741.

- MERILA, J., AND P. CRNOKRAK. 2001. Comparison of genetic differentiation at marker loci and quantitative traits. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 892-903.
- MERILA, J., B. C. SHELDON, AND L. E. B. KRUK. 2001. Explaining stasis: microevolutionary studies in natural populations. *Genetica* 112: 199-222.
- MERILÄ, J. 2012. Evolution in response to climate change: In pursuit of the missing evidence. *BioEssays*: DOI:10.1002/bies.201200054.
- MESOUDI, A., S. BLANCHET, A. CHARMANTIER, E. DANCHIN, L. FOGARTY, E. JABLONKA, K. N. LALAND, T. J. H. MORGAN, G. B. MÜLLER, J. F. ODLING-SMEE, AND B. PUJOL. 2013. Is non-genetic inheritance just a proximate mechanism? A corroboration of the extended evolutionary synthesis. *Biological Theory*: 1-7.
- MONDOLOT, L., A. MARLAS, D. BARBEAU, A. GARGADENNEC, B. PUJOL, AND D. MCKEY. 2008. Domestication and defence: Foliar tannins and C/N ratios in cassava and a close wild relative. *Acta Oecologica* 34: 147-154.
- MORRISSEY, M. B., AND J. D. HADFIELD. 2012. Directional selection in temporally replicated studies is remarkably consistent. *Evolution* 66: 435-442.
- NORMAN, J. K., A. K. SAKAI, S. G. WELLER, AND T. E. DAWSON. 1995. Inbreeding depression in morphological and physiological traits of *Schiedea lydgatei* (Caryophyllaceae) in two environments. *Evolution* 4: 297-306.
- NUSSEY, D. H., L. E. B. KRUK, A. MORRIS, AND T. H. CLUTTON-BROCK. 2007. Environmental conditions in early life influence ageing rates in a wild population of red deer. *Current Biology* 17: R1000-R1001.
- NUSSEY, D. H., L. E. B. KRUK, A. DONALD, M. FOWLIE, AND T. H. CLUTTON-BROCK. 2006. The rate of senescence in maternal performance increases with early-life fecundity in red deer. *Ecology Letters* 9: 1342-1350.
- ODLING-SMEE, J. 2010. Niche inheritance. In M. Pigliucci and G. B. Müller [eds.], *Evolution: The Extended Synthesis*, 175-207. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- OLIVIERI, I. 2009. Alternative mechanisms of range expansion are associated with different changes of evolutionary potential. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 289-292.
- OZGUL, A., S. TULJAPURKAR, T. G. BENTON, J. M. PEMBERTON, T. H. CLUTTON-BROCK, AND T. COULSON. 2009. The dynamics of phenotypic change and the shrinking sheep of St. Kilda. *Science* 325: 464-467.
- PARTRIDGE, L., AND N. H. BARTON. 1993. Optimally, mutation and the evolution of ageing. *Nature* 362: 305-311.
- PEMBERTON, J. 2004. Measuring inbreeding depression in the wild: the old ways are the best. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 613-615.
- PIGLIUCCI, M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution* 20: 481-486.
- PUJOL, B., G. GIGOT, G. LAURENT, M. PINHEIRO-KLUPPEL, M. ELIAS, M. HOSSAERT-MCKEY, AND D. MCKEY. 2002. Germination ecology of cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae) in traditional agroecosystems: Seed and seedling biology of a vegetatively propagated domesticated plant. *Economic Botany* 56: 366-379.
- PUJOL, B., P. DAVID, AND D. MCKEY. 2005. Microevolution in agricultural environments: how a traditional Amerindian farming practice favours heterozygosity in cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae). *Ecology Letters* 8: 138-147.
- PUJOL, B., G. MUHLEN, N. GARWOOD, Y. HOROSZOWSKI, E. J. P. DOUZERY, AND D. MCKEY. 2005. Evolution under domestication: contrasting functional morphology of seedlings in domesticated cassava and its closest wild relatives. *New Phytologist* 166: 305-318.

- PUJOL, B., AND D. MCKEY. 2006. Size asymmetry in intraspecific competition and the density-dependence of inbreeding depression in a natural plant population: a case study in cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae). *Journal of Evolutionary Biology* 19: 85-96.
- PUJOL, B., F. RENOUX, M. ELIAS, L. RIVAL, AND D. MCKEY. 2007. The unappreciated ecology of landrace populations: Conservation consequences of soil seed banks in Cassava. *Biological Conservation* 136: 541-551.
- PUJOL, B., AND J. R. PANNELL. 2008. Reduced responses to selection after species range expansion. *Science* 321: 96-96.
- PUJOL, B., A. J. WILSON, R. I. C. ROSS, AND J. R. PANNELL. 2008a. Are QST-FST comparisons for natural populations meaningful? *Molecular Ecology* 17: 4782-4785.
- PUJOL, B., J. L. SALAGER, M. BELTRAN, S. BOUSQUET, AND D. MCKEY. 2008b. Photosynthesis and leaf structure in domesticated cassava (Euphorbiaceae) and a close wild relative: have leaf photosynthetic parameters evolved under domestication? *Biotropica* 40: 305-312.
- PUJOL, B., S. R. ZHOU, J. SANCHEZ VILAS, AND J. R. PANNELL. 2009. Reduced inbreeding depression after species range expansion. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 15379-15383.
- PUJOL, B., D. J. OBBARD, AND J. R. PANNELL. 2010. Symptoms of population range expansion: lessons from phenotypic and genetic differentiation in hexaploid *Mercurialis annua*. *Plant Ecology & Diversity* 3: 103-108.
- PUJOL, B., AND J.-P. GALAUD. 2013. A practical guide to quantifying the effect of genes underlying adaptation in a mixed genomics and evolutionary ecology approach. *Acta Botanica Gallica - Botany Letters* Early Online: DOI: 10.1080/12538078.12532013.12799045.
- REID, J. M., P. ARCESE, R. J. SARDELL, AND L. F. KELLER. 2011. Additive genetic variance, heritability, and inbreeding depression in male extra-pair reproductive success. *The American Naturalist* 177: 177-187.
- RIESEBERG, L. H., A. WIDMER, A. M. ARNTZ, AND J. M. BURKE. 2002. Directional selection is the primary cause of phenotypic diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 12242-12245.
- RITLAND, K. 1996. Marker-based method for inferences about quantitative inheritance in natural populations. *Evolution* 50: 1062-1073.
- _____. 2000. Marker-inferred relatedness as a tool for detecting heritability in nature. *Molecular Ecology* 9: 1195-1204.
- ROACH, D. A. 1993. Evolutionary senescence in plants. *Genetica* 91: 53-64.
- ROFF, D. A. 1997. Evolutionary Quantitative Genetics. Chapman and Hall, New York.
- _____. 2007. A centennial celebration for quantitative genetics. *Evolution* 61: 1017-1032.
- RONCE, O., S. GANDON, AND F. ROUSSET. 2000. Kin selection and natal dispersal in an age-structured population. *Theoretical Population Biology* 58: 143-159.
- RONCE, O., AND D. PROMISLOW. 2010. Kin competition, natal dispersal and the moulding of senescence by natural selection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277: 3659-3667.
- ROSE, M., AND B. CHARLESWORTH. 1980. A test of evolutionary theories of senescence. *Nature* 287: 141-142.
- SAKAI, A. K., F. W. ALLENDORF, J. S. HOLT, D. M. LODGE, J. MOLOFSKY, K. A. WITH, S. BAUGHMAN, R. J. CABIN, J. E. COHEN, N. C. ELLSTRAND, D. E. MCCAULEY, P. O'NEIL,

- I. M. PARKER, J. N. THOMPSON, AND S. G. WELLER. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 305-332.
- SCHLICHTING, C. D., AND M. PIGLIUCCI. 1998. Phenotypic Evolution - A Reaction Norm Perspective. Sinauer Associates Inc, Sunderland.
- SCHLUTER, D. 2001. Ecology and the origin of species. *Trends Ecol Evol* 16: 372 - 380.
- SCHOENER, T. W. 2011. The Newest Synthesis: Understanding the Interplay of Evolutionary and Ecological Dynamics. *Science* 331: 426-429.
- SEXTON, J. P., P. J. MCINTYRE, A. L. ANGERT, AND K. J. RICE. 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 415-436.
- SILVERTOWN, J., M. FRANCO, AND R. PEREZ-ISHIWARA. 2001. Evolution of senescence in iteroparous perennial plants. *Evolutionary Ecology Research* 3: 393-412.
- STOPHER, K. V., C. A. WALLING, A. MORRIS, F. E. GUINNESS, T. H. CLUTTON-BROCK, J. M. PEMBERTON, AND D. H. NUSSEY. 2012. Shared spatial effects on quantitative genetic parameters: accounting for spatial autocorrelation and home range overlap reduces estimates of heritability in wild red deer. *Evolution* 66: 2411-2426.
- SZULKIN, M., AND B. C. SHELDON. 2007. The environmental dependence of inbreeding depression in a wild bird population. *PLoS ONE* 2: e1027.
- SZULKIN, M., N. BIERNE, AND P. DAVID. 2010. Heterozygosity-fitness correlations: a time from reappraisal. *Evolution* 64: 1202-1217.
- THOMAS, H. 2013. Senescence, ageing and death of the whole plant. *New Phytologist* 197: 696-711.
- TOWNLEY, S., AND T. H. G. EZARD. 2013. A G matrix analogue to capture the cumulative effects of nongenetic inheritance. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 1234-1243.
- WATKINSON, A. R., AND J. WHITE. 1986. Some life-history consequences of modular construction in plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* 313: 31-51.
- WHITLOCK, M. C. 2008. Evolutionary inference from QST. *Molecular Ecology* 17: 1885-1896.
- WILSON, A. J., A. CHARMANTIER, AND J. D. HADFIELD. 2008. Evolutionary genetics of ageing in the wild: empirical patterns and future perspectives. *Functional Ecology* 22: 431-442.
- WILSON, A. J., J. M. PEMBERTON, J. G. PILKINGTON, D. W. COLTMAN, D. V. MIFSUD, T. H. CLUTTON-BROCK, AND L. E. B. KRUUK. 2006. Environmental coupling of selection and heritability limits evolution. *PLOS Biology* 4: 1270-1275.
- WILSON, A. J., D. RÉALE, M. N. CLEMENTS, M. M. MORRISSEY, E. POSTMA, C. A. WALLING, L. E. B. KRUUK, AND D. H. NUSSEY. 2010. An ecologist's guide to the animal model. *Journal of Animal Ecology* 79: 13-26.