



**HAL**  
open science

# Caractérisation de la structure génétique spatiale de huit espèces végétales de la dune Atlantique d'Aquitaine : approche à deux échelles spatiales

Marie Lapegue

► **To cite this version:**

Marie Lapegue. Caractérisation de la structure génétique spatiale de huit espèces végétales de la dune Atlantique d'Aquitaine : approche à deux échelles spatiales. Sciences de l'environnement. 2022. dumas-03929865

**HAL Id: dumas-03929865**

**<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-03929865>**

Submitted on 4 Apr 2023

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## **Caractérisation de la structure génétique spatiale de huit espèces végétales de la dune Atlantique d'Aquitaine : approche à deux échelles spatiales**

Marie LAPEGUE



Dune de La Salie Nord – La Teste-de-Buch (avril 2022)

Sous la direction de : Olivier LEPAIS (olivier.lepais@inrae.fr)

Année universitaire : 2021-2022

## REMERCIEMENTS

Je souhaite tout d'abord remercier Frédéric Revers et Marie-Lise Benot pour l'opportunité qu'ils m'ont offerte de réaliser ce stage au sein de leur équipe ECOGERE (Ecologie et Génétique de la Conservation et de la Restauration) de l'UMR BIOGECO.

Je tiens à remercier particulièrement mon encadrant de stage, Olivier Lepais, pour son accueil et son accompagnement tout au long de ces semaines ainsi que pour son écoute et le partage de ses connaissances.

Je voudrais adresser également mes remerciements aux stagiaires de M2 (Aurélien, Laurence, Grégoire, Julien, Nathan) déjà présents sur le site pour leur accueil, leur partage d'expérience, les balades et discussions tout au long de ce stage. Merci à Aurélien en particulier de m'avoir embarquée dans sa campagne d'échantillonnage.

Merci à Marc Kleinhentz d'avoir partagé son bureau avec moi, à Rémy Petit pour nos échanges et ses connaissances en ornithologie, à Alexis Ducousso (bonne retraite !) avec qui j'ai pu planter des arbres fruitiers sur le site de Pierroton et à Jean-Paul Soularue pour nos discussions.

# TABLE DES MATIERES

<b>Introduction</b> .....	1
<b>Matériels et Méthodes</b> .....	5
2.1. Zone d'étude et d'échantillonnage .....	5
2.2 Modèles biologiques.....	6
2.3. Obtention des génotypes.....	8
2.4. Analyse biostatistique.....	9
<b>Résultats</b> .....	11
3.1. Distribution de la diversité génétique .....	11
3.2. Structuration génétique spatiale régionale : analyses entre populations .....	11
3.3. Structuration génétique spatiale à échelle fine : analyses entre individus.....	16
<b>Discussion</b> .....	19
<b>Conclusion et Perspectives</b> .....	23
<b>Bibliographie</b> .....	25
<b>Webographie</b> .....	27
<b>Annexes</b> .....	28

## INTRODUCTION

Les changements globaux et l'anthropisation ont des impacts sur l'évolution des écosystèmes (Frey et al., 2016). Ainsi, la fragmentation ou la perte d'habitat, à l'échelle du paysage, entraînent des conséquences négatives importantes sur la biodiversité affectant la taille et l'isolement des populations (Fahrig, 2003). Une réduction de la dispersion des individus peut conduire à un isolement des populations et une augmentation de la différenciation génétique. En effet, la dérive génétique est d'autant plus rapide que la taille des populations est petite, et la réduction de flux de gènes entre populations entraîne une érosion de la diversité génétique dans les populations isolées (Gibbs, 2001 ; Auffret et al., 2017).

Face à la destruction des habitats ou aux changements climatiques, la dispersion est un élément essentiel pour assurer la connectivité entre les populations et la survie des espèces en permettant la colonisation de nouveaux milieux (Auffret et al., 2017). La dispersion implique le transfert de propagules, comme les graines, et de pollen via des vecteurs biotiques ou abiotiques tels que le vent ou les animaux pour le pollen, et la gravité, les animaux, le vent et l'eau pour les graines. Généralement, la connexion entre populations à l'échelle de la région s'effectue via le flux de pollen, alors que la dispersion des graines a un impact plus important à l'échelle locale en créant des structures génétiques spatiales à plus petite échelle (Auffret et al., 2017).

Des contraintes de dispersion peuvent apparaître, via une dispersion limitée des gènes, créant une structuration des espèces dans l'espace, notamment chez les espèces végétales. La structuration génétique spatiale (SGS) se caractérise par une distribution non aléatoire des génotypes dans l'espace (Vekemans and Hardy, 2004). La structure génétique à partir de marqueurs neutres est essentiellement causée par la dérive génétique et est contrebalancée par la dispersion des gènes (Hardy et al., 2006). Ainsi le modèle en îles de (Wright, 1965) illustre la différenciation génétique entre populations par la relation,  $F_{st} = 1/(1+4Nm)$ , où  $N$  est la taille efficace et  $m$  le taux de migration). Le modèle d'isolement par la distance (IBD) s'appuie sur celui en îles, en intégrant une augmentation de la différenciation avec la distance à un taux de  $1/D \cdot \sigma^2$  ( $D$  = densité effective,  $\sigma^2$  = distance de dispersion). Le modèle d'IBD peut être utilisé pour interpréter les patrons de SGS entre populations mais aussi à l'intérieur des populations, à l'échelle fine, à l'équilibre dérive-dispersion (Hardy et al., 2006). Ainsi, à court terme, une dispersion limitée des gènes se manifeste par des clusters d'individus, et à long terme, les populations distantes vont être génétiquement plus différenciées que les proches (Major et al., 2021). La structuration génétique à l'échelle spatiale fine (SGSF) se caractérise alors par un coefficient d'apparentement plus important entre individus proches qu'entre individus éloignés dans une même population (Vekemans and Hardy, 2004). Cette SGSF contient des informations sur les changements démographiques récents depuis quelques générations alors que la structuration

génétique entre populations informe sur des temps évolutifs plus anciens (Major et al., 2021). Des expansions de populations récentes devraient se traduire par des agrégats spatiaux d'individus, c'est-à-dire une SGSF élevée, par rapport à des populations plus anciennes et denses.

Sur la côte sud-ouest française, le système dunaire est apparu suite à la transgression marine flandrienne, il y a 19 000 ans. La fonte des glaces a provoqué une élévation du niveau de la mer accompagnée de dépôt sédimentaire. Ces derniers formèrent, ensuite il y a 5000 ans, lors de la stabilisation du niveau de la mer, des dunes mobiles. Les premières dunes du littoral aquitain datent de cette période. Puis entre le XVI<sup>ème</sup> et XVII<sup>ème</sup> siècle, les dunes ont subi une phase de grande mobilité au « petit âge glaciaire » à cause de conditions froides et de périodes tempétueuses (Favennec et al., 2007). Ainsi un apport important de sable vers les terres sur des kilomètres s'est produit, causant l'ensevelissement de villages par le sable. Afin d'arrêter l'expansion des dunes mobiles et de permettre sa fixation, au début du XIX<sup>ème</sup> siècle, la plantation d'une forêt de pins maritimes (*Pinus pinaster*) a été réalisée en arrière de la côte Aquitaine. Au cours du XX<sup>ème</sup> siècle, d'autres techniques sont mises en place pour stabiliser la dune comme la présence de palissades en bois ou de plantations d'oyats (*Ammophila arenaria*) mais aussi d'ajoncs (*Ulex europaeus*) et de genêts (*Cytisus scoparius*) à l'intérieur des dunes, ou la disposition de branches d'arbres au sol. A la fin du XX<sup>ème</sup> siècle, les dunes ont été gérées via un remodelage mécanique (bulldozers) afin d'obtenir un profil « idéal » de dune. Aujourd'hui, le mode de gestion des dunes est différent car la dune est plus seulement considérée comme piège à sable mais comme un écosystème dynamique avec sa propre biodiversité. Ainsi, une gestion « souple » est mise en place (Bomer, 1990 ; Favennec, 2002 ; Favennec et al., 2007). La gestion et la conservation des dunes sont effectuées par les agents de l'ONF (Office National des Forêts).

Le littoral aquitain fait l'objet d'importants transits de sédiments. Tout d'abord, la dérive littorale est le premier type de transport de sédiments ou de sable le long de la côte. La plupart du temps ce transport s'effectue du nord vers le sud sauf pour certaines zones au Nord du Médoc où elle s'effectue du sud vers le nord en raison des courants de marée importants de l'estuaire de la Gironde. La dune de l'Amélie à Soulac-sur-Mer subit une érosion extrêmement active en raison de ces deux courants, induisant une diminution de la taille de la dune. Il existe un second transit de sédiments qui s'effectue de manière perpendiculaire à la côte. L'érosion marine se manifeste par un grignotage de la dune avec un déficit sédimentaire lors de fortes houles. Les faciès dunaires avec des falaises sont caractéristiques de phases de déficit sédimentaire et de reculs de la côte. Des phénomènes d'accrétion permettent l'accumulation du sable dans les plages puis avec l'action du vent (éolisation), un enrichissement de l'avant dune. Ainsi, la dune est l'expression d'un bilan sédimentaire entre érosion et accumulation (Favennec et al., 2007) où certaines espèces peuvent être considérées comme des outils permettant la

stabilisation des dunes, notamment l'oyat. Elles sont ainsi mobilisées lors de plantations dans des zones dunaires fragilisées par l'érosion.

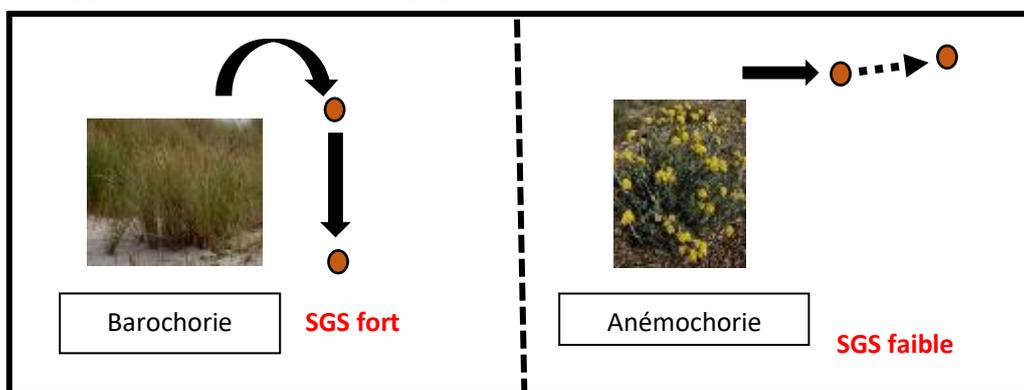
Les facteurs environnementaux abiotiques (perturbations ou stress environnementaux) déterminent l'assemblage des espèces au sein des communautés végétales dunaires (Frey et al., 2016). Ces facteurs ne sont pas les mêmes à des échelles régionale ou locale. En effet, le stress environnemental a un impact à l'échelle régionale avec les stress hydrique et nutritif. Tandis que les perturbations jouent un rôle primordial à l'échelle locale (Forey et al., 2008). La dune est un milieu extrême subissant de fortes perturbations via la sécheresse, le manque de nutriment, la salinité (Forey et al., 2009), l'érosion marine et aérienne. La végétation qui s'y trouve est adaptée à ces conditions naturelles difficiles. Un gradient décroissant de facteurs écologiques (pH, vent, humidité de l'air) s'observe le long de la dune, de l'océan vers la forêt (Forey 2007). Ainsi une succession de faciès dunaires, parallèles à la côte, est visible avec une morphologie et des communautés végétales spécifiques. Les trois principaux types de dunes sont l'avant-dune, la dune blanche et la dune grise (Forey et al., 2008).

La partie de la dune dite mobile, comprenant l'avant-dune et la dune blanche, subit d'importantes perturbations, notamment par le vent, provoquant l'enfouissement des végétaux. En revanche, dans la zone fixée, les perturbations sont moins importantes, les espèces sont davantage protégées du vent. L'enfouissement des végétaux par le sable est la principale perturbation qui affecte la composition des espèces sur la cordon dunaire (Forey et al., 2008). A des échelles petites, des interactions biotiques peuvent également affecter cette structuration comme la facilitation, la compétition ou la prédation. Une interaction positive ou facilitation se produit lorsque la présence d'une espèce favorise la germination, la croissance ou le recrutement d'autres espèces (Frey et al., 2016). Par exemple, le chiendent des sables et l'oyat sont des espèces facilitatrices tandis que l'immortelle commune est une espèce compétitive (Forey et al., 2009).

L'étude de la structuration à deux échelles spatiales apporte donc des informations différentes sur les processus qui affectent les structures génétiques des espèces. A une échelle inter-populationnelle, l'histoire évolutive et démographique, comme la recolonisation depuis les refuges durant l'Holocène après le Dernier Maximum Glaciaire pour une majorité des espèces de l'hémisphères Nord (Excoffier et al., 2009) laissent des empreintes sur la structuration génétique spatiale. A l'échelle inter-individuelle, les traits d'histoire de vie des espèces comme la capacité de dispersion et le niveau de perturbations naturelles des communautés d'espèces (différents entre la dune blanche et le dune grise) peuvent façonner les patrons de structuration à échelle fine (Major et al., 2021).

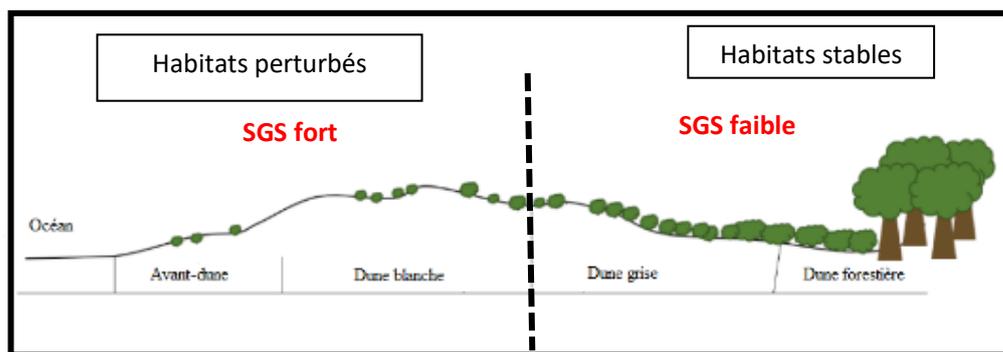
Ce stage s'intègre dans le projet DuneBioDiv financé par le LabEx COTE. L'objectif de ce projet est d'identifier les différents moteurs de la diversité biologique et de son évolution probable face aux changements globaux : déterminer la force relative des différents processus qui sous-tendent la structure de la diversité génétique et des traits au sein des espèces. Ce projet vise à caractériser les

différentes composantes de la biodiversité (diversité taxonomique au sein des communautés, diversité génétique, diversité fonctionnelle). Nous chercherons à observer si ces différents niveaux de diversité sont corrélés et structurés de façon similaire ou si chaque type de diversité répond à des facteurs différents. Plus précisément, le sujet de mon stage s'intègre dans un des trois principaux objectifs du projet qui est, à partir de la génétique des populations, de caractériser les patrons de diversité provenant de processus neutres. Il vise à caractériser la SGS de huit espèces végétales du système dunaire non-boisé aquitain par une approche à deux échelles spatiales. Cette approche comparative de plusieurs espèces va fournir davantage d'informations sur les processus qui structurent la génétique spatiale d'un tel écosystème. Les espèces peuvent avoir des traits de vie, des répartitions au sein de la dune et des histoires évolutives différentes et cela peut influencer de manière différente les patrons de structuration. Il s'agit donc de déterminer quels sont les facteurs principaux influençant la SGS : trait de vie (capacités de dispersion des graines / stratégie de reproduction) des espèces, perturbations locales (variables entre la dune blanche et la dune grise), histoire évolutive (différences entre espèces), ou facteurs environnementaux ou anthropiques (différences entre sites ou régions). Les deux analyses à échelle spatiale différente ne vont pas répondre aux mêmes facteurs, et donc ces deux échelles spatiales vont apporter des informations complémentaires sur les processus agissant sur la structuration génétique. A partir de données génotypiques de marqueurs microsatellites nucléaires neutres, des analyses biostatistiques seront effectuées à l'échelle inter-populationnelle et intra-populationnelle afin de déterminer respectivement les patrons de structuration d'isolement par la distance entre les populations et les patrons de structuration génétique à fine échelle entre individus. On s'attend à ce que les espèces qui disséminent leurs graines par la gravité (barochorie) aient une structure génétique davantage marquée que les espèces dispersant par le vent (anémochorie) (Figure 1). La distance de dispersion des graines est généralement moindre pour les dispersions effectuées par les propres moyens de la plante (autochorie) que pour les dispersions effectuées par des vecteurs extérieurs (allochorie : comme le vent anémogamie, les animaux zoochorie, l'eau hydrochorie). Cette hypothèse est applicable à l'échelle inter-populationnelle et inter-individuelle.



**Figure 1.** Schéma illustrant une hypothèse sur les facteurs influençant la SGS

A petite échelle, localement, la SGS des espèces présentes dans des habitats perturbés devrait être affectées différemment par les traits des espèces et le niveau de perturbation. Nous supposons que la SGS sera plus forte chez des espèces des habitats perturbés que celles des habitats stables (Figure 2). Les perturbations que subissent les espèces au niveau de la dune blanche, comme l'ensevelissement ou l'érosion, créent des successions d'évènements d'extinctions et de recolonisations des espèces, rendant visible la structuration des premières générations avec des agrégats d'individus. Dans les habitats stables, un empilement des générations et une accumulation de flux de gènes vont apparaître en raison de faible perturbation.

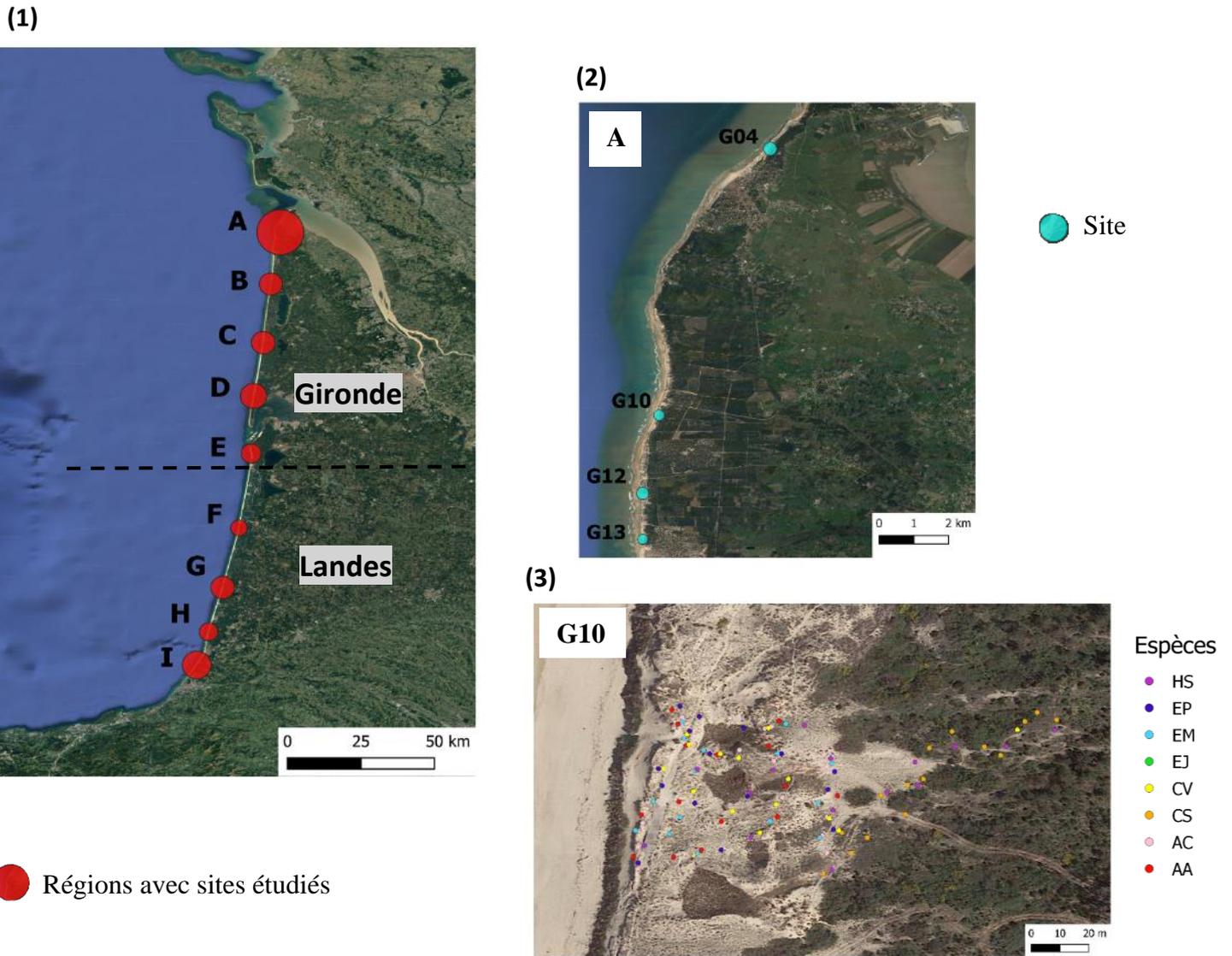


**Figure 2.** Schéma illustrant une hypothèse sur les facteurs influençant la SGS

## MATERIELS ET METHODES

### 2.1. Zone d'étude et d'échantillonnage

La zone d'étude est la dune d'Aquitaine entre le nord de la Gironde et le Sud des Landes (Figure 3). Le choix des sites a été réalisé parmi les 94 sites bénéficiant d'un suivi de la végétation à long terme par l'ONF avec le soutien de BIOGECO, à l'aide de transects effectués sur 4 années (en 1997, 2003, 2009 et 2015). L'échantillonnage pour cette analyse génétique a eu lieu en 2019 et 2020 sur 29 sites (16 en Gironde et 13 dans les Landes) couvrant l'ensemble de la zone d'étude. Dans chaque site, environ 15 individus, pour chacune des espèces, ont été échantillonnés. Ces individus ont fait l'objet d'un géoréférencement et d'un prélèvement de quelques morceaux de feuille. Une stratégie hiérarchique d'échantillonnage a été mise en place pour permettre l'étude à différentes échelles de distances. Des sites sont regroupés par 3 ou 4, formant une région ne dépassant pas des distances d'une dizaine de kilomètres. De plus, en sein d'un site, la distance maximale entre individus est d'environ 300 à 500 mètres, soit la largeur du cordon dunaire. Ainsi les échelles sont dénommées intrasite (distance inférieure à 0.5 km entre les individus), intersite (distance inférieure à 20 km au sein d'une même région) et interrégions (distance inférieure à 250km).



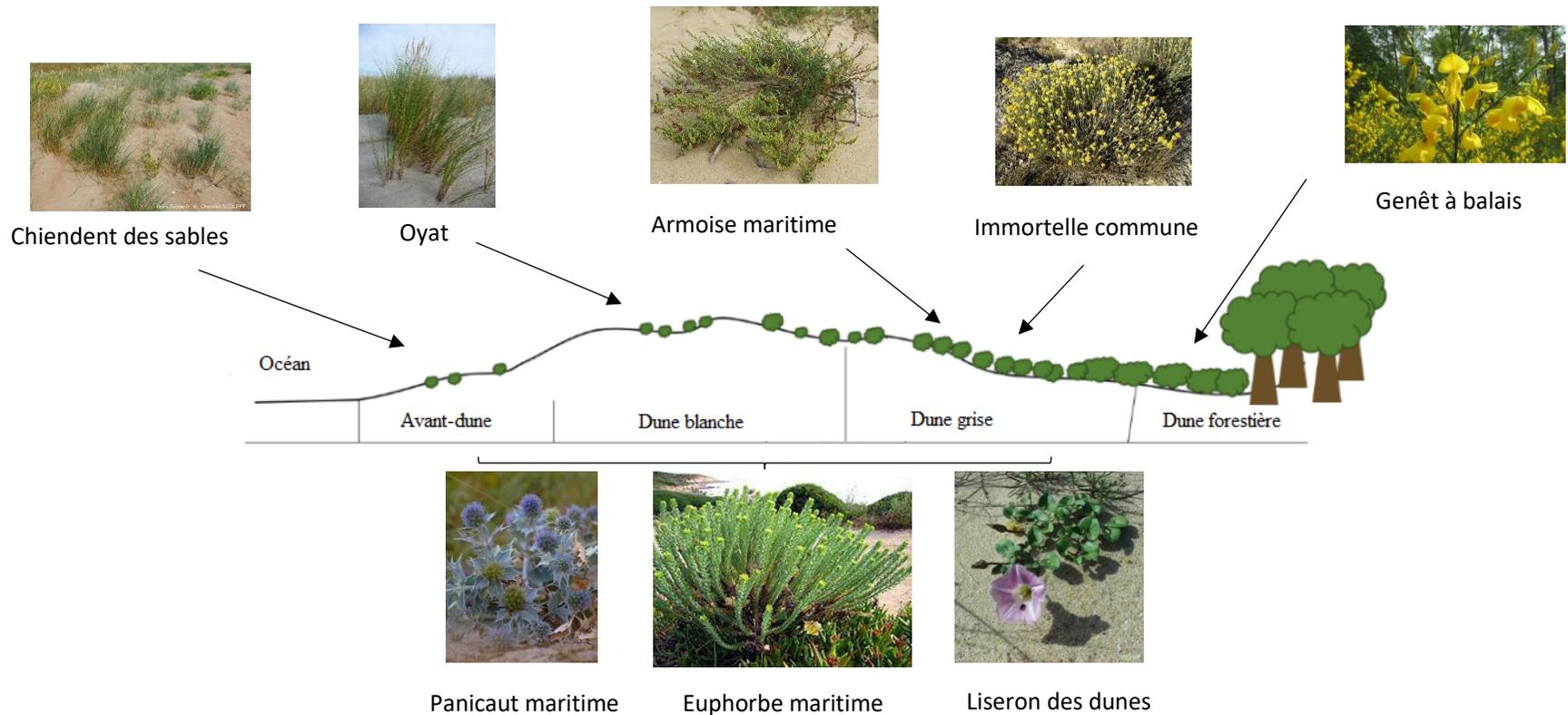
**Figure 3.** Zone d'étude du cordon dunaire à différentes échelles (1) régionale : chacun des 9 régions est indiqué de A à I et chaque cercle englobe l'ensemble des sites plus ou moins éloignés ; (2) inter-sites/intra-région : exemple avec le groupe A regroupant quatre sites numérotés G04, G10, G11, G12 ; (3) intra-site : exemple avec le site G10 et les individus des 8 espèces (Tableau 1) échantillonnés.

## 2.2 Modèles biologiques

Une centaine d'espèces végétales compose la dune côtière Atlantique et est organisée en communautés. Nous nous intéressons à 8 espèces spécifiquement (Tableau 1, Annexe 1). Les espèces ont été choisies car on les retrouve en abondance dans les dunes et sont les plus représentées dans les communautés. Elles peuvent être ou non spécifiques de l'écosystème dunaire. Ces 8 espèces habitent des habitats variés recouvrant les différents faciès dunaires. Parmi ces espèces, le chiendent des sables, l'oyat et l'immortelle commune sont des plantes structurantes et dominantes respectivement dans l'avant-dune, la dune blanche et la dune grise.

**Tableau 1.** Caractéristique des espèces échantillonnées

Espèce	Nom vernaculaire	Code	Famille	Ploïdie	Habitat	Dispersion graines	Génotypes clonaux détectés
<i>Elytrigia juncea</i>	Chiendent des sables	EJ	Poaceae	Hexaploïde	Avant dune	Barochorie - Hydrochorie	Beaucoup
<i>Ammophila arenaria</i>	Oyat	AA	Poaceae	Tétraploïde	Dune blanche	Barochorie	Un peu
<i>Eryngium maritimum</i>	Panicaut maritime	EM	Apiaceae	Diploïde	Avant dune - Dune blanche - Dune grise	Anémochorie	Nul
<i>Euphorbia paralias</i>	Euphorbe maritime	EP	Euphorbiaceae	Diploïde	Avant dune - Dune blanche - Dune grise	Myrméchorie	Nul
<i>Calystegia soldanella</i>	Liseron des dunes	CV	Convolvulacea	Diploïde	Avant dune - Dune blanche - Dune grise	Barochorie - Hydrochorie	Nul
<i>Artemisia campestris subsp. maritima</i>	Armoise maritime	AC	Asteraceae	Hexaploïde	Dune grise	Barochorie	Nul
<i>Helichrysum stoechas</i>	Immortelle commune	HS	Asteraceae	Tétraploïde	Dune grise	Anémochorie - Epizoochorie	Nul
<i>Cytisus scoparius</i>	Genêt à balais	CS	Fabaceae	Diploïde	Dune forestière	Autochorie	Nul



### 2.3. Obtention des génotypes

Les génotypes qui vont être utilisés pour cette étude ont été obtenus par Lison Zunino lors de son stage de Master 2 en 2020. L'extraction de l'ADN a été réalisée à l'aide d'une méthode d'extraction d'ADN génomique végétal à haut débit (Anderson et al., 2018) sur plaques 96 puits avec un échantillon par puits. Des électrophorèses sur gel d'agarose ont été réalisées pour vérifier la bonne qualité de l'ADN extrait. Les marqueurs microsatellites nucléaires (nSSR) ont été amplifiés par PCR multiplexée, qui permet d'amplifier simultanément plusieurs séquences cibles en une seule réaction de PCR avec plusieurs couples d'amorces, afin de tester 40 nSSR pour chaque espèce. Une vérification de la qualité des PCR a été réalisée par électrophorèse sur gel d'agarose. Un séquençage Illumina MiSeq a été réalisé à partir des amplicons. La vérification de la qualité de chaque read et l'assemblage des paires de reads ont été effectués. Les séquences obtenues ont été séparées selon les espèces. Le génotypage s'opère ainsi pour chaque espèce suivant un pipeline (Lepais et al., 2020) : trouver la séquence d'amorces de chaque locus pour chaque individu, compter l'occurrence des haplotypes uniques, identifier les allèles et déterminer les génotypes pour chaque individu. Un récapitulatif du nombre de locus et d'allèles moyens par locus est indiqué dans le tableau 2.

**Tableau 2.** Caractéristique des marqueurs microsatellites pour chaque espèce étudiée

<b>Espèce</b>	<b>Nombre de locus</b>	<b>Nombre d'allèles moyens par locus (NA)</b>
<i>Ammophila arenaria</i>	18	10,28
<i>Artemisia campestris maritima</i>	8	16,75
<i>Cytisus scoparius</i>	19	28,14
<i>Calystegia soldanella</i>	18	5,72
<i>Elytrigia juncea</i>	9	7,78
<i>Eryngium maritimum</i>	28	8,14
<i>Euphorbia paralias</i>	22	10,36
<i>Helichrysum stoechas</i>	14	36,21

Pour les espèces polyploïdes, la méthode conventionnelle ne permet pas l'identification de génotypes polyploïdes précis mais donne l'information d'absence ou de présence des allèles. A partir des traitements des données de séquençage, qui correspondent à la distribution des fréquences des séquences nSSR, une production de génotypes avec dosage allélique précis a été réalisée (Cui et al., 2022). A partir de ce jeu de données, l'ensemble des analyses décrites ci-dessous ont été réalisées dans le cadre de mon stage.

## 2.4. Analyse biostatistique

A partir des génotypes de marqueurs microsatellites (marqueurs codominants), pour chacune des espèces, une analyse génétique spatiale est réalisée grâce au logiciel SpaGDi (Spatial Pattern Analysis of Genetic Diversity) version 1.5 (Hardy and Vekemans, 2002). Ce logiciel permet de caractériser la SGS entre individus et/ou entre populations à partir des génotypes. Il permet le calcul de différents critères statistiques décrivant des relations de parentés entre individus ou des distances génétiques entre populations par comparaison par paires pour l'ensemble des espèces quelle que soit leur ploïdie.

### 2.4.1. Analyse de diversité génétique

Des indices de diversité sont calculés par locus, par site (moyenne des locus), mais aussi plus globalement pour tous les locus et tous les sites dont le nombre d'allèles (NA), l'hétérozygotie observée ( $H_o$ ) et attendue ( $H_e$ ), le coefficient de consanguinité individuel ( $F_i$ ), c'est-à-dire la probabilité chez un individu, à un locus donné, d'avoir l'ensemble des allèles identiques par descendance. Les statistiques F (Weir and Cockerham, 1984) pour chaque locus et pour l'ensemble des locus, sont également obtenues pour les analyses populationnelles :  $F_{is}$  (déficit de diversité intra-individu),  $F_{st}$  (différenciation génétique entre populations),  $F_{it}$  (déficit de diversité totale). Des tests de permutations (10 000 permutations aléatoires) ont été réalisés sur les localisations, les individus et les allèles afin de définir la significativité des valeurs estimées pour la SGS, les différenciations entre populations ou les coefficients de consanguinités respectivement. Le taux estimé d'autofécondation ( $S$ ) par site est également obtenu (David et al., 2007).

### 2.4.2. Analyse inter-populationnelle

Pour l'analyse à l'échelle populationnelle de la structure génétique spatiale, les différenciations génétiques ( $F_{st}/(1-F_{st})$ ) (Weir and Cockerham, 1984) et les distances spatiales entre paires de populations sont calculées et seront utilisées pour observer les patrons d'isolement par la distance. Afin d'évaluer la significativité des différenciations génétiques entre populations ( $F_{st}/(1-F_{st})$ ), un test de permutation est effectué. Sous l'hypothèse nulle, il n'y a pas de différence significative entre populations. La distribution sous cette hypothèse est générée par la permutation des génotypes (=individus) entre populations. Les différenciations génétiques significatives ont été identifiées grâce aux p-value inférieures au seuil corrigé pour les tests multiples par la méthode de Bonferroni. Ainsi la proportion de différenciation génétique significative entre sites de la même région ou de régions différentes est calculée.

Afin de visualiser les patrons d'isolement par la distance à l'échelle populationnelle pour chacune des espèces, la différenciation génétique ( $F_{st}/(1-F_{st})$ ) entre sites en fonction de la distance qui les séparent est représentée par des graphiques en nuage de points à l'aide du logiciel R (version 4.1.2). Chaque point représente une paire de sites. Un modèle de régression linéaire est ajusté aux données, la valeur

de la pente, la significativité de celle-ci et le coefficient de détermination,  $R^2$ , sont calculés avec SpaGeDi. Ce coefficient de détermination indique la proportion de variance expliquée par la droite de régression. Il met en évidence la force de la régression linéaire, c'est-à-dire, la force de la relation linéaire entre la différenciation génétique et la distance spatiale entre site. De plus, les différenciations génétiques calculées pour toutes les paires de sites incluant un site donné, sont illustrées par des boîtes à moustaches pour visualiser des sites qui se distinguent génétiquement de l'ensemble des autres sites.

### 2.4.3. Analyse inter-individuelle

Pour l'analyse à l'échelle individuelle de la SGS, le coefficient d'apparentement  $F_{ij}$  (Loiselle et al., 1995) et les distances spatiales (en mètres) entre paires d'individus sont calculés par SpaGeDi. Il s'agit d'un coefficient d'apparentement souvent décrit comme la probabilité d'identité par descendance de deux copies de gènes :  $F_{ij} = (Q_{ij} - Q_m) / (1 - Q_m)$  où  $Q_{ij}$  est la probabilité d'identité d'état pour des copies de gènes aléatoires d'individus  $i$  et  $j$ , et  $Q_m$  est la probabilité moyenne d'identité par état des copies de gènes provenant d'individus aléatoires de l'échantillon.

Cette SGSF est représentée par les coefficients d'appartements entre individus en fonction de leurs distances. Dans cette étude, nous nous sommes focalisés sur les comparaisons entre individus à l'intérieur d'une région donnée (intra-région spécifique). Des classes de distances sont établies manuellement afin d'obtenir la moyenne des coefficients d'apparentement entre paires d'individus appartenant à la même classe de distance. Ces classes de distances sont représentées en logarithme népérien afin de mieux visualiser les coefficients d'appartements dans les classes de distances faibles et également car les individus suivent une distribution à deux dimensions, le long du cordon dunaire (nord-sud) et entre l'océan et les terres (ouest-est).

L'intensité de SGSF est quantifiée par la statistique  $Sp$  à l'aide du (i) coefficient d'apparentement de la classe de distance la plus petite (F1), c'est-à-dire entre individus à proximité immédiate entre 0 et 20 mètres et de (ii) la pente de la droite de régression (b) réalisée avec les valeurs de coefficient d'apparentement sur les trois premières classes de distances, correspondant aux distances intra-site (distance entre individus inférieure à 400 mètres). Ainsi d'après (Vekemans and Hardy, 2004),

$Sp = -b / (1 - F1)$ . La statistique  $Sp$  pour chacune des espèces est ainsi la moyenne des  $Sp$  pour chaque région spatiale du nord au sud (A, B, C, D, E, F, G, H, I). La statistique  $Sp$  est un bon outil statistique pour faire des comparaisons entre espèces ou populations ((Vekemans and Hardy, 2004). De plus, il est plus intéressant d'utiliser cette statistique  $Sp$  que d'utiliser uniquement F1 qui dépend fortement de la stratégie d'échantillonnage. La valeur  $Sp$  quantifie l'étendue de la SGSF à l'aide de deux paramètres dont la pente de la droite de régression. La prise en compte de ces deux paramètres standardise la valeur de la SGSF et informe sur la distance de dispersion des gènes à travers cette décroissance plus ou moins forte du coefficient d'appartement avec la distance entre individus. Ainsi,

plus la pente est fortement négative et le coefficient d'apparement  $F1$  élevée, plus  $Sp$  sera forte et ainsi la structuration spatiale des individus également. Des tests non paramétriques de comparaison de moyennes, Kruskal Wallis ont été réalisés entre les moyennes de  $Sp$  en fonction des espèces et en fonction des groupes.

## RESULTATS

Les analyses ont été réalisées à partir de génotypes obtenus de 3105 individus au total répartis sur 8 espèces dans 29 sites (Annexe 2).

### 3.1. Distribution de la diversité génétique

**Tableau 3.** Coefficients de diversité génétique et indice de fixation.

Espèce	Fit	Fis	Fst	He	Ho	Fi	S
Oyat	0,213	0,185	0,034	0,591	0,466	0,212	0,053
Armoise maritime	0,152	0,121	0,035	0,669	0,568	0,15	0,189
Genêt à balais	0,196	0,178	0,022	0,769	0,618	0,196	0,026
Liseron des dunes	0,086	0,049	0,038	0,403	0,369	0,084	0,035
Chiendent des sables	0,256	0,096	0,176	0,595	0,446	0,251	0,113
Panicaut maritime	0,074	0,021	0,054	0,469	0,435	0,073	0,057
Euphorbe maritime	0,348	0,319	0,043	0,584	0,381	0,347	0,429
Immortelle commune	0,289	0,257	0,044	0,850	0,605	0,289	0,065

Fis, Fst, Fit : mesurent respectivement la perte de diversité observée entre les différents niveaux : individus, populations, totale ; Ho : hétérozygotie observée ; He : hétérozygotie attendue (ou hétérogénéité par rapport à la taille de l'échantillon) ; Fi : coefficient de consanguinité ; S : taux estimé d'autofécondation moyen ; Gradient du bleu vers le rouge : valeurs la plus faible à la plus forte.

Les espèces comme l'euphorbe maritime ou l'immortelle commune possèdent les valeurs de Fit (respectivement 0,348 et 0,289) et de Fis (respectivement 0,319 et 0,257) les plus élevées (Tableau 3), indiquant que ces espèces ont un taux d'hétérozygotie observé inférieur au taux d'hétérozygotie attendu de manière plus importante que les autres espèces ( $He-Ho : HS = 0,2447$  et  $EP = 0,2027$ ). Il s'agit d'un déficit d'hétérozygotie des individus à l'intérieur des population (Fis) et sur l'ensemble des populations (Fit). Ces deux espèces possèdent les coefficients de consanguinité les plus élevés avec respectivement 0,347 et 0,289. L'espèce qui possède un taux d'autofécondation moyen estimé significativement supérieur (Kruskal-Wallis chi-squared = 78.37, df = 7, p-value = 2.957e-14) aux autres espèces est l'euphorbe maritime avec 0,429. Les populations les plus différenciées génétiquement sont celles du chiendent des sables avec un Fst de 0,176. A l'inverse, les populations de genêt à balais ont de plus faibles différenciations génétiques avec un Fst de 0,022.

### 3.2. Structuration génétique spatiale régionale : analyses entre populations

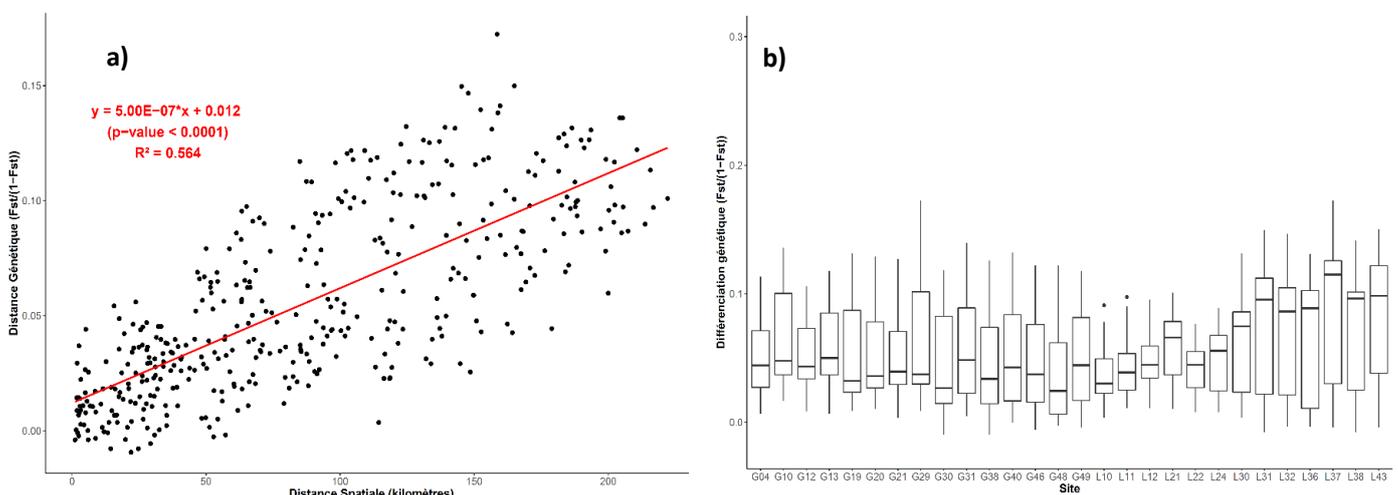
Pour l'ensemble des espèces, les patrons d'isolement par la distance sont mis en évidence grâce à des droites de régression. Les paramètres de cette droite ainsi que les sites ayant des différenciations génétiques importantes avec l'ensemble des autres sites sont regroupés dans le tableau 4.

**Tableau 4.** Récapitulatif des informations d'après l'analyse inter-populationnelle.

Espèce	Pente	Significativité pente	R <sup>2</sup>	Hétérogénéité spatiale	Sites particuliers
Oyat	1.98E-07	p-value <0.0001	0.068146	oui	G04 - L43
Armoise maritime	8.42E-08	p-value = 0.0018	0.076741	non	/
Genêt à balais	3.08E-08	p-value = 0.0319	0.02698	non	/
Liseron des dunes	7.18E-08	p-value = 0.0072	0.026501	non	/
Chiendent des sables	1.91E-06	p-value <0.0001	0.279541	oui	L31 - L32
Panicaut maritime	5.00E-07	p-value <0.0001	0.564412	non	Sites du sud à partir de L30
Euphorbe maritime	2.11E-07	p-value <0.0001	0.167999	oui	L37
Immortelle commune	2.58E-07	p-value <0.0001	0.43396	oui	G49

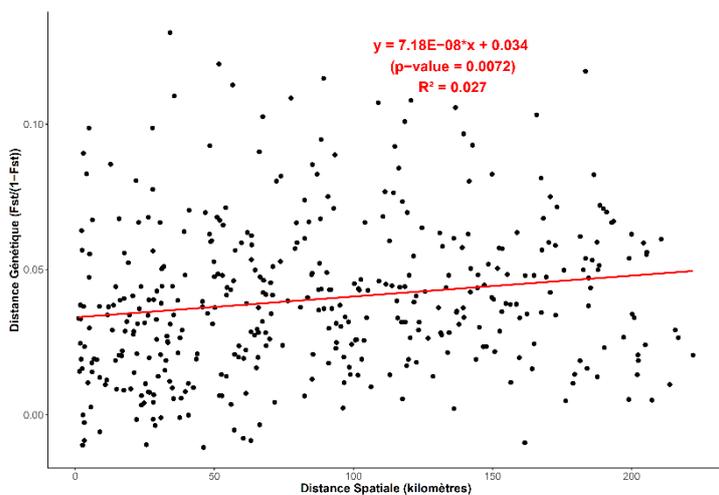
Pente : coefficient de la pente de la droite de régression ; Significativité pente : la valeur de la pente est significativement différente de 0 ; R<sup>2</sup> : coefficient de détermination ; Hétérogénéité spatiale : Différenciation génétique entre les sites hétérogènes (Oui/Non) ; Sites particuliers : détermination des sites avec différenciation génétique élevée avec les autres sites ; gradient du bleu vers le rouge : valeurs la plus faible à la plus forte.

Toutes les espèces possèdent une relation linéaire significative entre la différenciation génétique et la distance spatiale avec des valeurs de pentes significativement différentes de 0 (p-value < 0,05 ; Tableau 4). L'armoise maritime, le genêt à balais et le liseron des dunes ont une significativité moins prononcée que les autres espèces. De plus, l'oyat, l'armoise maritime, le genêt à balais et le liseron des dunes présentent une structuration inter-populationnelle faible avec des valeurs de R<sup>2</sup> inférieures à 0,1 et des valeurs de pente de régression faibles. A l'inverse les 4 espèces en bas du tableau, le chiendent des sables, le panicaut maritime, l'euphorbe maritime et l'immortelle commune, possèdent des patrons d'isolement par la distance bien marqués avec des coefficients de détermination supérieurs à 0,1 et des valeurs de pentes de régression plus importantes. L'augmentation de la différenciation génétique avec la distance spatiale (valeur de la pente de régression) est plus importante chez les espèces avec un coefficient de détermination élevé. La valeur de la pente de régression la plus importante est pour le chiendent des sables (1.91E-06) suivi du panicaut maritime (5.00E-07), tandis que la droite de régression linéaire qui représente le mieux les points est pour le panicaut maritime (R<sup>2</sup> = 0.56) suivie de l'immortelle commune (R<sup>2</sup> = 0.43).

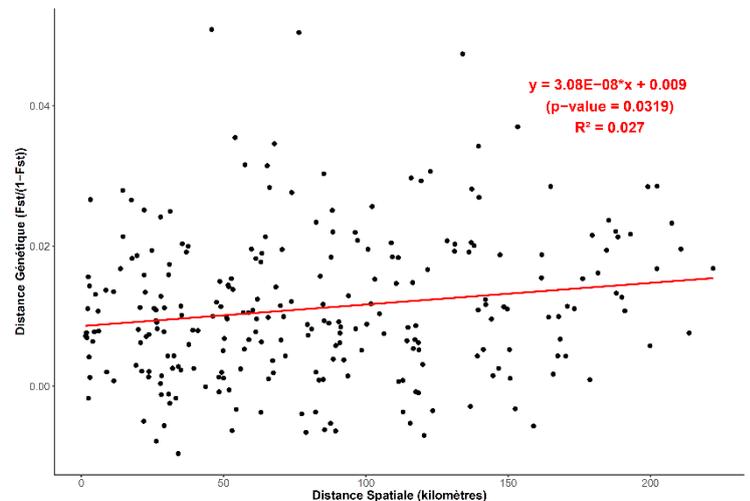


**Figure 4.** Différenciation génétique (Fst/(1-Fst)) a) en fonction de la distance spatiale (km) par paire de sites et b) pour les paires de sites incluant un site donné chez le panicaut maritime

L'euphorbe maritime et l'immortelle commune présentent des patrons d'isolement par la distance classique comme le panicaut maritime (Figure 4a). Pour le panicaut maritime, malgré une variabilité de la différenciation génétique pour l'ensemble des sites similaires, nous pouvons remarquer certains sites au sud de l'aire d'échantillonnage dans les Landes de L30 à L43 qui possèdent une médiane plus élevée que les autres sites (Figure 4b). Les sites L37 et G49 respectivement pour l'euphorbe et l'immortelle commune ressortent avec des différences génétiques avec les autres sites un peu plus importantes (Tableau 4). Le genêt à balais et le liseron des dunes montrent un patron d'isolement par la distance très faible. Il y a une grande variabilité de la différenciation génétique entre paires de sites équidistants ce qui se traduit par un R<sup>2</sup> faible (Figures 5 et 6).



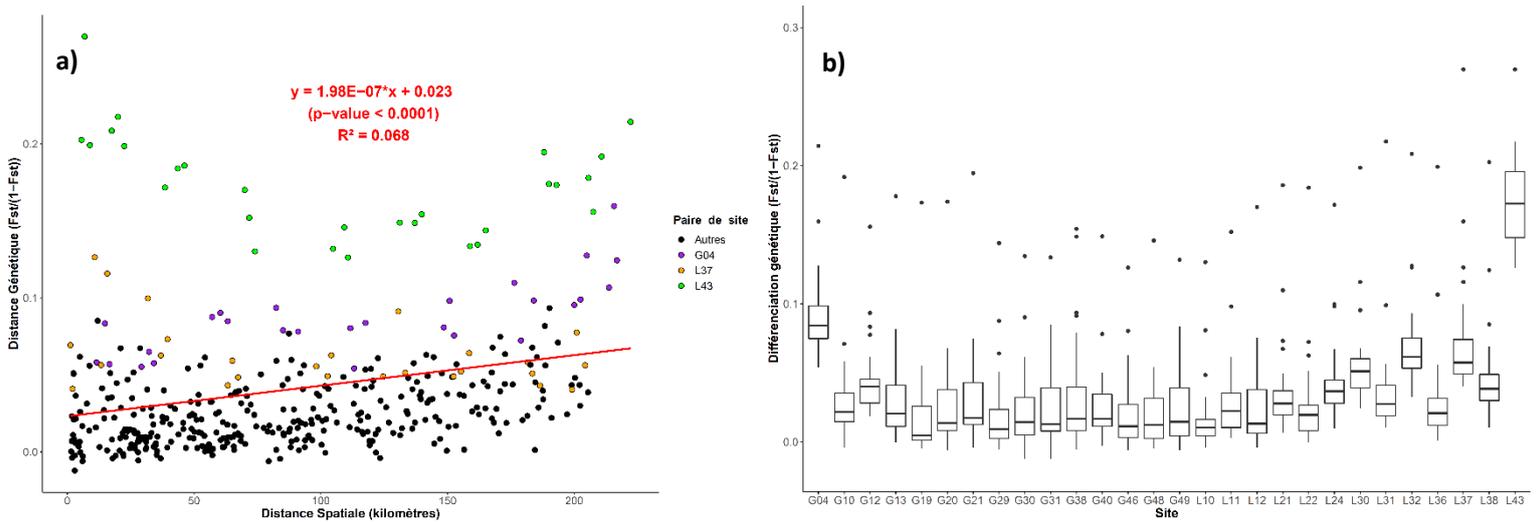
**Figure 5.** Différenciation génétique ( $F_{st}/(1-F_{st})$ ) en fonction de la distance spatiale (km) par paire de site pour le liseron des dunes



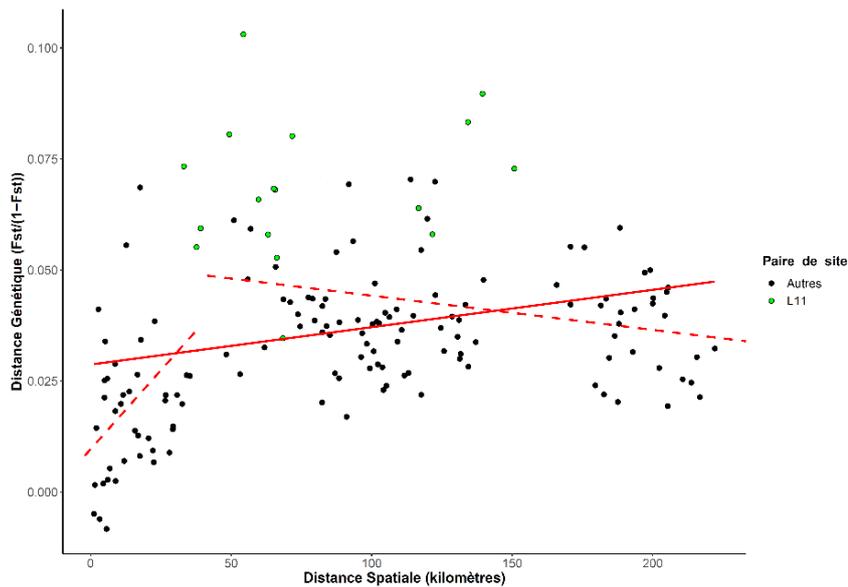
**Figure 6.** Différenciation génétique ( $F_{st}/(1-F_{st})$ ) en fonction de la distance spatiale (km) par paire de site pour le genêt à balais

Nous nous focalisons sur trois patrons de structuration spatiale inter-populationnelle particuliers : l'oyat, le chiendent des sables et l'armoise maritime.

L'oyat possède des sites avec des différences génétiques très importantes avec les autres sites comme le site G04 mais surtout le site L43 (Figure 7a). Comme indiqué par les points verts dans la figure 7b, les paires de sites réalisées avec le site L43 possèdent des valeurs de différenciations génétiques supérieures aux autres paires de sites. De plus, ces points sortent complètement du modèle attendu d'isolement par la distance avec des paires de sites proches qui possèdent de fortes différenciations génétiques. Le site L37 (points orange) sont également pourvus de ce patron particulier contrairement à G04 (points violets).



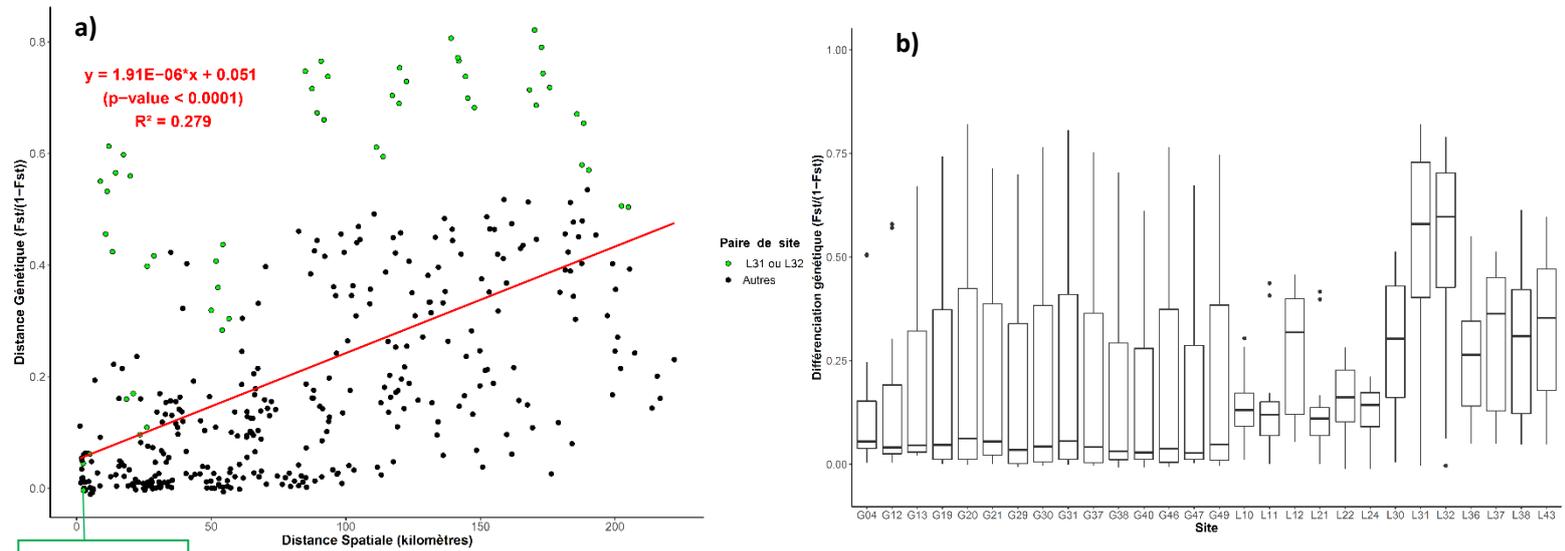
**Figure 7.** Différenciation génétique ( $F_{st}/(1-F_{st})$ ) a) en fonction de la distance spatiale (km) par paires de site et b) pour les paires de sites incluant un site donné chez l'oyat



**Figure 8.** Différenciation génétique ( $F_{st}/(1-F_{st})$ ) en fonction de la distance spatiale (km) par paires de site pour l'armoise maritime

Le patron d'IBD pour l'armoise maritime est particulier avec des structures spatiales différentes en fonction des paires de sites. A partir de l'ensemble des paires de sites, la pente de la droite de régression est assez faible (Tableau 3). Cependant, un patron d'isolement par la distance est bien marqué entre les sites de faibles distances comprises entre 0 et 40 km. A partir de cette distance, nous n'observons pas de patrons d'isolement par la distance. Les absences de points visibles dans la distribution correspondent à des paires de sites inexistantes du fait d'une absence d'individus dans certains sites (Annexe 2). Un patron de structuration spatiale inter-populationnelle en patches localisés géographiquement (Médoc, Arcachon, sud des Landes) semble expliquer cette structuration. Cela s'illustre avec des paires de sites du même patch qui ont de faibles différenciations génétiques mais

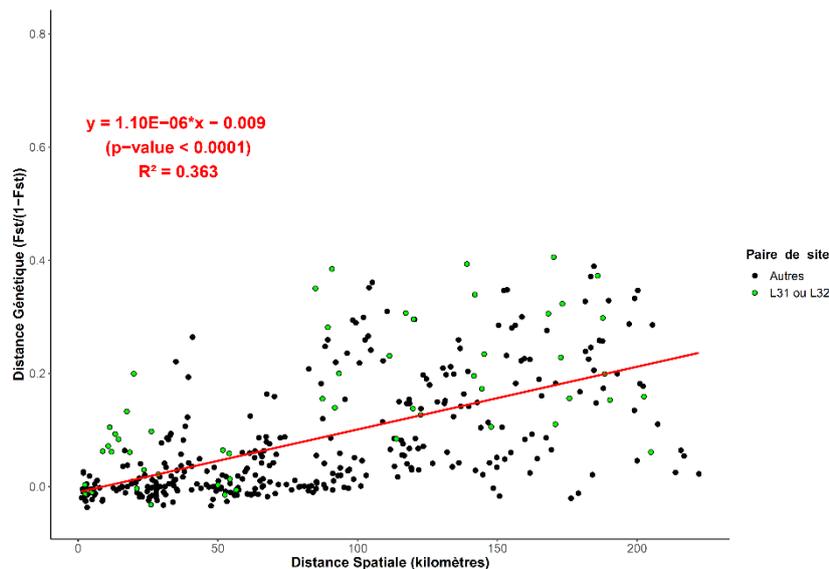
avec une augmentation de la différenciation génétique qui augmente avec la distance (Figure 8) et des paires de sites de patches différents qui ont des différenciations génétiques un peu plus importantes mais constantes quelle que soit la distance entre les sites (Figure 8). Le site L11 se différencie génétiquement davantage des autres sites comme visible par les points verts dans la figure 8.



**Figure 9.** Différenciation génétique ( $F_{st}/(1-F_{st})$ ) a) en fonction de la distance spatiale (km) par paire de sites et b) pour les paires de sites incluant un site donné chez le chien des sables

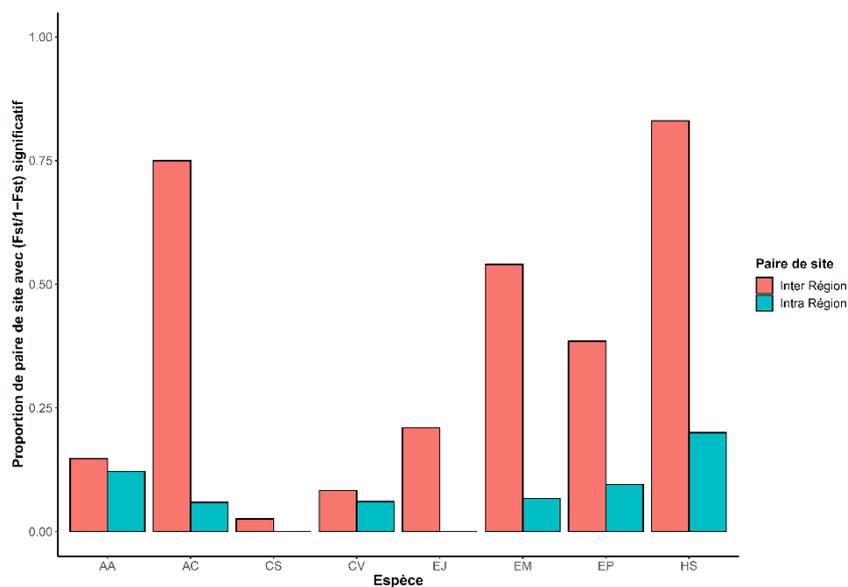
D'après la figure 9, le chien des sables présent dans les sites girondins montre de faibles différenciations génétiques avec les autres sites en général avec une médiane faible malgré une forte variabilité (Figure 9a). Dans le sud, au niveau des sites des Landes, il y a des variations de différenciation selon les sites (Figure 9b). Les sites L31 et L32 sont très différenciés des autres sites et se retrouvent ainsi en haut du nuage de points (points verts). Le point indiquant la paire de site L31 et L32 possède une très faible différenciation génétique, soit des génotypes communs partagés. Le nombre important de clones détectés (Tableau 1) dans cette espèce s'observe par une grande variabilité de différenciations génétiques entre sites équidistants. Par exemple, pour des sites à distances d'environ 90 km, les valeurs de différenciation entre sites peuvent passer de 0 à 0,75.

Lorsque seuls les génotypes uniques dans chacun des sites sont conservés dans les analyses (annexe 1 : colonne EJ\*), afin de réduire la différenciation liée aux répétitions tout en gardant la proximité entre sites qui partagent les mêmes génotypes, le patron d'isolement par la distance exprime un  $R^2$  plus fort passant de 0,26 à 0,38. Malgré l'absence de répétitions les génotypes différents ou similaires sont toujours présents entre les sites ce qui explique une variation de la différenciation qui reste importante. La pente de la régression est plus faible en raison des différences génétiques moins marquées entre les sites notamment pour L31 et L32. La valeur à l'ordonnée à l'origine est deux fois plus faible sans les répétitions (Figure 10).



**Figure 10.** Différenciation génétique ( $F_{st}/(1-F_{st})$ ) en fonction de la distance spatiale (km) par paires de site chez le chiendent des sables avec géotypes uniques pour chaque site

Pour l'ensemble des espèces la proportion de différenciation génétique significative entre sites appartenant à des régions différentes est supérieure à la proportion de différenciation génétique significative entre sites appartenant à des régions identiques (Figure 11).



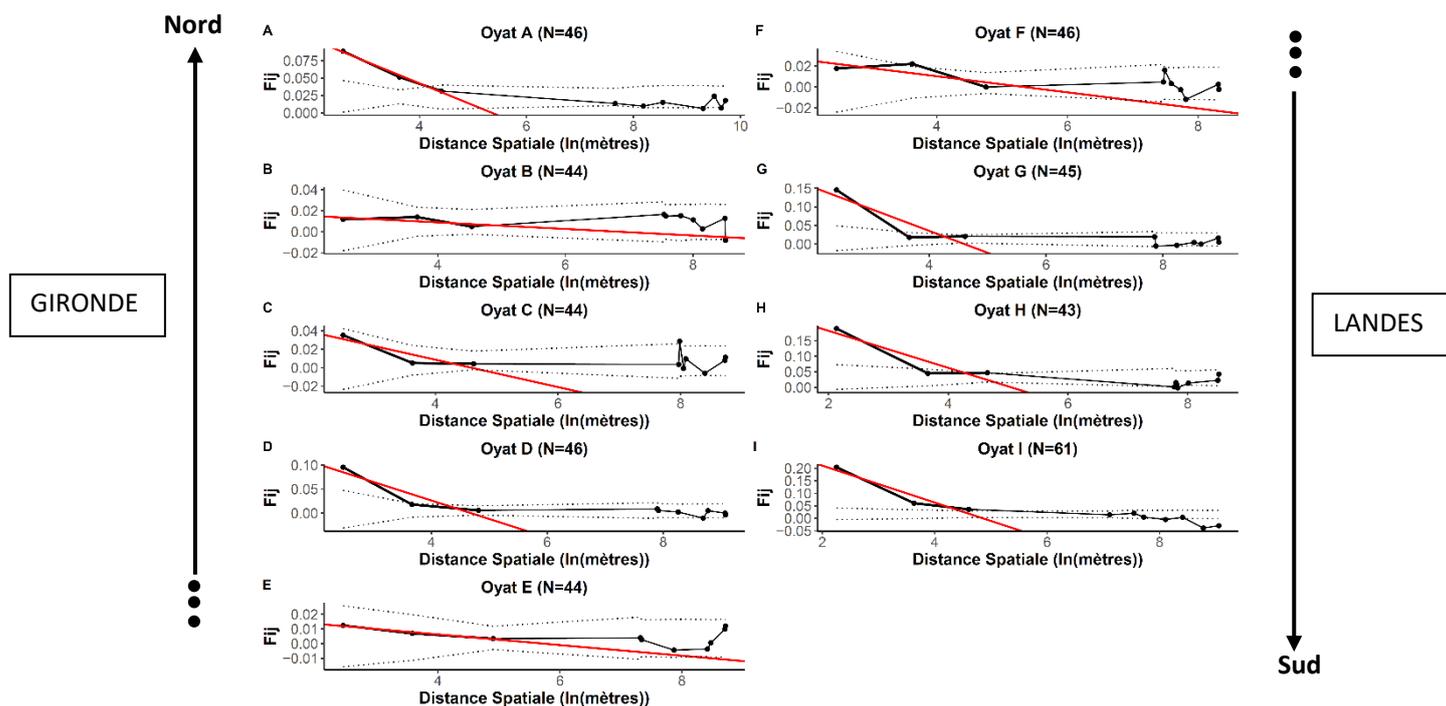
**Figure 11.** Proportion de paires de sites d'une même région (Intra Région) et de régions différentes (Inter Région) ayant une différenciation génétique significative en fonction des espèces

Suite à la mise en évidence de différenciations génétiques plus faibles entre sites appartenant aux mêmes régions, nous allons voir comment se distribue génétiquement les individus au sein de ces régions pour chaque espèce.

### 3.3. Structuration génétique spatiale à échelle fine : analyses entre individus

La statistique  $S_p$  pour caractériser la structuration génétique spatiale à échelle fine est calculée pour toutes les espèces étudiées. Ainsi la SGS fine pour chaque espèce est la moyenne des statistiques  $S_p$

des 9 régions du nord (A) au sud (I). Par exemple, les SGSF visibles pour chaque région pour l'oyat avec les paramètres (F1 et pente) observables graphiquement.



**Figure 12.** Coefficient d'apparement ( $F_{ij}$ ) entre paires d'individus en fonction de leurs distances pour chacune des régions. Droite rouge : droite de régression réalisée sur les trois premiers points ; N : nombre d'individus au sein de la région.

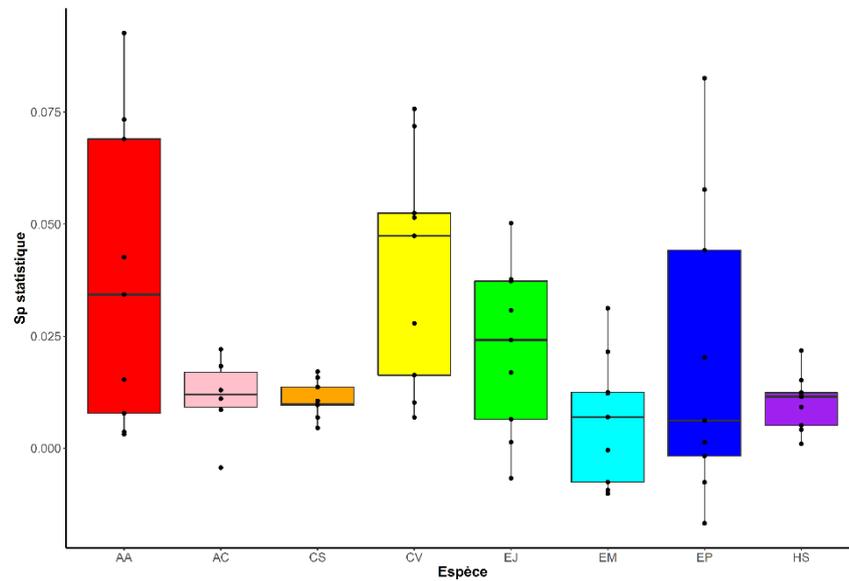
**Tableau 5.** Paramètres obtenus après l'analyse de la structuration génétique spatiale à échelle fine

Espèce	Coefficient d'apparement F1	Pente	Statistique $S_p$
Oyat	0,089	-0,032	0,038
Armoise des champs	0,043	-0,012	0,013
Genêt à balais	0,027	-0,011	0,011
Liseron des dunes	0,097	-0,035	0,040
Chiendent des sables	0,178	-0,018	0,022
Panicaut maritime	0,059	-0,006	0,006
Euphorbe maritime	0,069	-0,017	0,021
Immortelle commune	0,054	-0,009	0,010

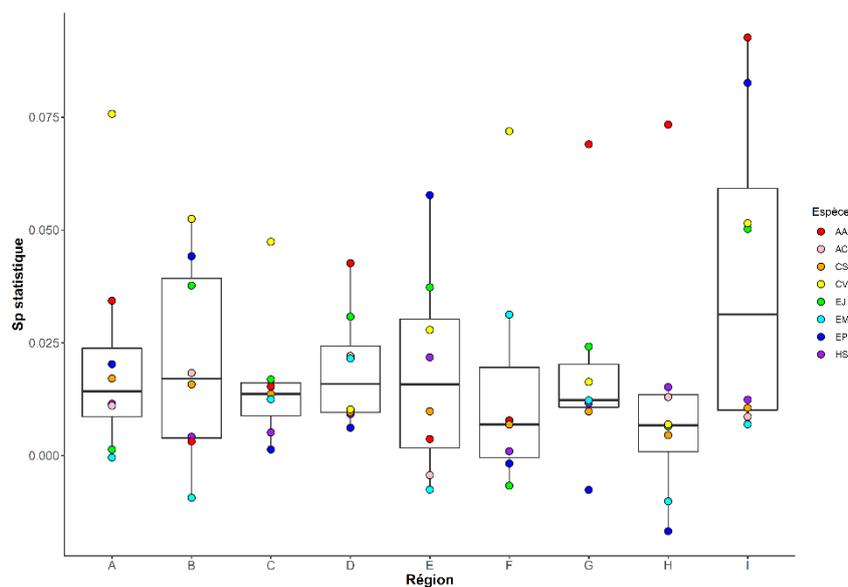
Coefficient d'apparement F1 : moyenne des coefficients d'apparement de la première classe de distance des régions ; Pente : moyenne de la pente de la droite de régression des régions ; Statistique  $S_p$  : moyenne des  $S_p$  des régions ; Valeurs de F1 et Statistique  $S_p$  du rouge vers le bleu : valeur la plus forte à valeur la plus faible ; Valeurs de Pente du rouge vers le bleu : pente la plus forte à la pente la plus faible.

Le coefficient d'apparement moyen entre individus appartenant à la première classe de distance (F1) est le plus élevé pour le chiendent des sables malgré une valeur de  $S_p$  moyenne en troisième place (Tableau 5). Cela s'explique par une pente décroissante de la droite de régression plus faible pour le liseron des dunes et l'oyat.

Malgré des différences non significatives des moyennes des statistiques  $Sp$  entre les espèces (test de Kruskal-Wallis :  $p$ -value = 0,07), la statistique  $Sp$  moyenne la plus élevée ( $Sp = 0,040$ ) est observée pour le liseron des dunes (CV) suivi de l'oyat (AA) ( $Sp = 0,038$ ) (Tableau 5). La plus petite moyenne de  $Sp$  est pour le panicaut maritime ( $Sp = 0,006$ ) (Tableau 5). La forte variabilité des valeurs pour certaines espèces ne permet pas de conclure à des différences significatives (Figure 13).



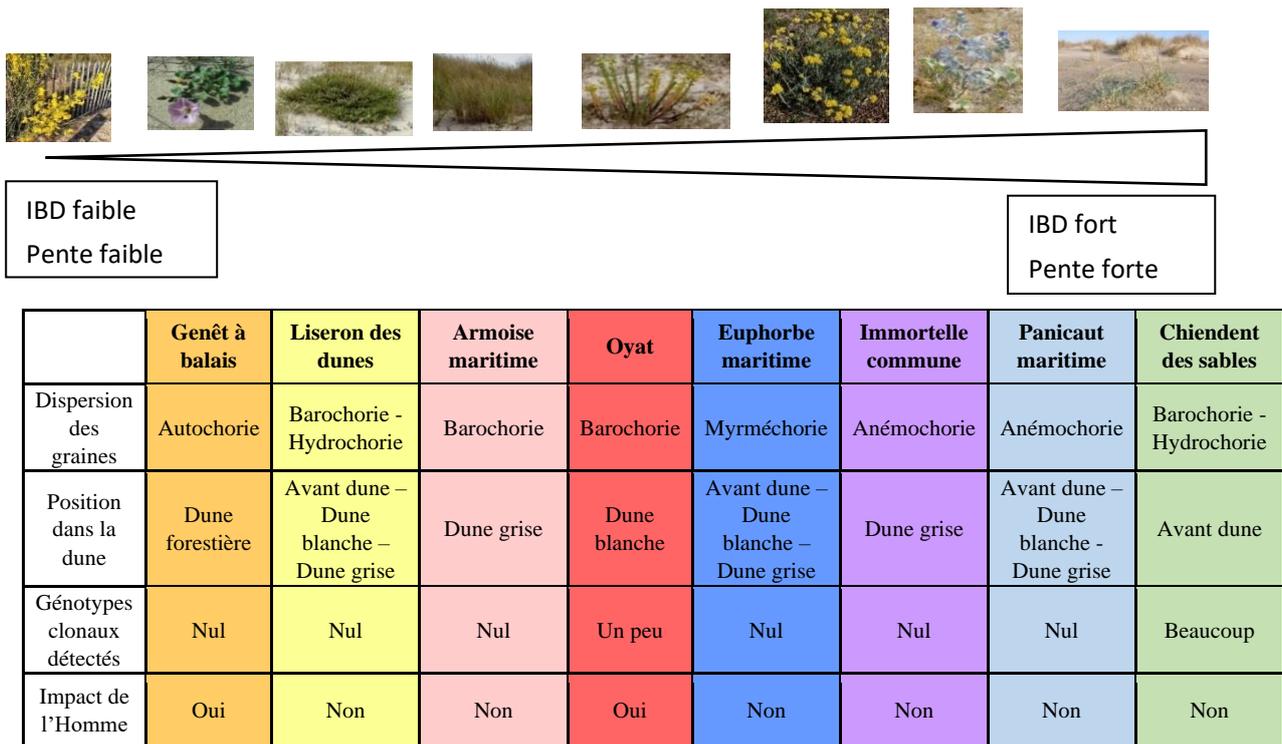
**Figure 13.** Quantification de la structuration génétique spatiale fine (Statistique  $Sp$ ) en fonction des espèces. Les deux espèces, liseron des dunes et oyat, avec une structuration génétique à échelle fine importante tirent les valeurs  $Sp$  vers le haut dans les régions et notamment l'oyat dans les 3 régions du sud des landes (G, H et I). La valeur de  $Sp$  moyenne du groupe I (Figure 14) est supérieure aux autres groupes avec  $Sp = 0,039$  mais pas de manière significative (test de Kruskal-Wallis :  $p$ -value = 0,645).



**Figure 14.** Quantification de la structuration génétique spatiale à échelle fine ( $Sp$ ) en fonction des régions. Les points de couleurs correspondent à la valeur de  $Sp$  pour chaque espèce.

## DISCUSSION

L'étude réalisée avait comme objectif d'identifier des facteurs affectant la structure génétique spatiale de 8 espèces de plantes et les modalités qui accentuent la structuration ou au contraire la réduisent au niveau global entre sites (populations) et au niveau local. A partir de l'analyse inter-populationnelle, les patrons d'isolement par la distance pour les 8 espèces végétales étudiées ont été réalisés. Toutes les espèces possèdent une pente de la droite de régression positive et significative illustrant des patrons d'isolement par la distance avec des dispersions de proches en proches. Cette dispersion se confirme avec des différences génétiques significatives entre populations de régions différentes plus nombreuses qu'à l'intérieur d'une même région. Cependant certaines espèces possèdent des IBD faibles et d'autres forts et nous avons essayé de mettre en évidence les différents facteurs pouvant impacter les espèces en modifiant leurs structurations à l'échelle inter-populationnelle. La force des patrons d'isolement par la distance ne semble pas s'expliquer pour l'ensemble des espèces par un facteur unique (Figure 15). La capacité de dispersion des graines, le mode de reproduction, l'impact anthropique semblent affecter certaines espèces.



**Figure 15.** Classement des espèces en fonction de leurs patrons d'isolement par la distance et indication de caractéristiques écologiques et biologiques.

Le patron particulier non naturel sur le site du sud des Landes (L43) pourrait s'expliquer par un impact anthropique avec, par exemple, une re-végétalisation de ce site par des plants d'oyat d'origine non locale à ce site. En effet, la mission d'intérêt général de contrôle de l'érosion dunaire confiée par le ministère à l'ONF a permis la mise en place d'un mode de gestion du système dunaire dit « souple » en prenant en compte les processus naturels. Cette gestion a pour but de conserver des écosystèmes

rare et riches, d'accueillir le flux touristique de manière raisonnée, de modérer l'érosion marine et de protéger l'arrière-pays des invasions sableuses. Pour permettre la stabilisation des dunes et freiner l'érosion aérienne, des plantations, principalement d'oyat par bouturage ou semis, sont effectuées. La couverture de débris végétaux est une technique également utilisée par les gestionnaires pour permettre de piéger des graines et d'augmenter la rétention d'eau, l'apport d'éléments minéraux et organiques (Webréférence 1). Ainsi des couvertures de branchages denses en houppier de pins maritimes mais également d'arbousiers (*Arbutus unedo*) voit le jour sur les dunes. Pour autant, l'espèce végétale la plus utilisée traditionnellement et la moins coûteuse reste le genêt à balais. Cette présence sur les dunes de manière artificielle pourrait expliquer un IBD faible, malgré une capacité de dispersion des graines limitée par autochorie, pour cette espèce comme observée dans cette étude. L'utilisation de cette espèce favoriserait la dispersion de graines sur de grandes distances et ainsi une homogénéisation de la diversité génétique, ce qui est en accord avec une valeur de différenciation génétique entre populations ( $F_{st}$ ) très faible de 0,022.

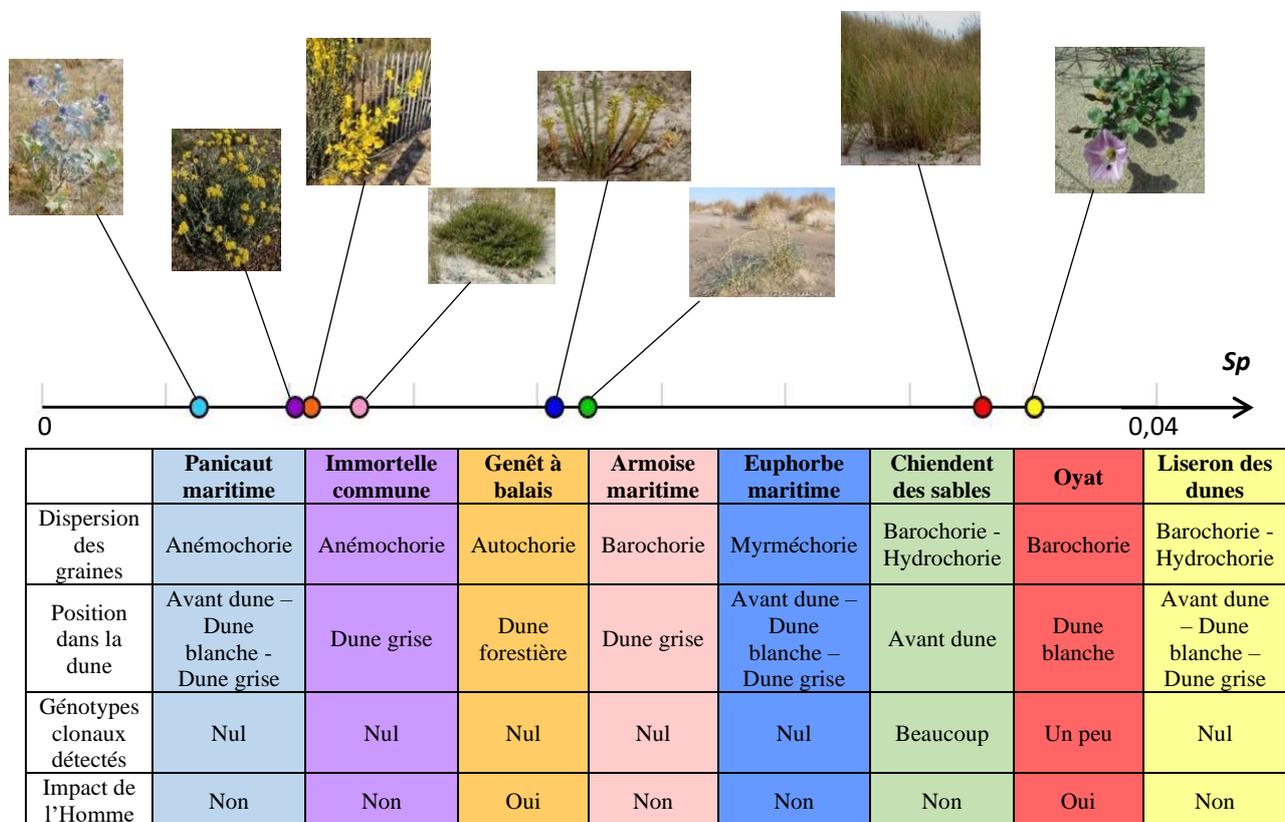
Le liseron des dunes possède également une structuration faible ce qui peut être mis en lien avec sa capacité de dispersion hydrochorique sur de longues distances. Chez cette espèce, une absence de structure phylogéographique a été constatée (Weising and Freitag, 2007), avec un isolement par la distance non significatif. Ce patron d'isolement par la distance très peu marqué serait le fruit d'une biologie spécifique de cette espèce avec une dispersion très efficace des graines sur de longues distances par le courant marin (hydrochorie) et d'une importante longévité de ces graines (Arafah and Kadereit, 2006). En effet, 90% des graines de *C. soldanella* peuvent rester immergées dans l'eau de mer pendant un an avant de germer. Le chiendent des sables effectue également une dispersion de ses graines grâce aux courants marins pouvant supposer d'un IBD faible. Cependant, nous constatons à l'inverse un fort IBD s'expliquant par son système de reproduction végétatif avec la présence importante de clones. Une dispersion de génotypes clonaux via la dispersion de drageons ou rhizomes par l'océan a pu être réalisée mais certains sites avec des génotypes non partagés ont vu leurs différences génétiques être renforcées en raison de cette clonalité.

D'après l'étude phylogéographique des halophytes des habitats côtiers d'Europe de Weising and Freitag, (2007) des zones refuges ont été identifiées lors des périodes de glaciation au Quaternaire et notamment le dernier maximum glaciaire il y a 20 000 ans au Pléistocène. Ces zones refuges étaient principalement au sud le long des côtes méditerranéennes mais certaines espèces ont pu survivre dans des localités à l'intérieur des zones glacées. Généralement, la recolonisation vers le nord de l'Europe s'est réalisée de manière progressive de long de la côte atlantique. La bonne corrélation entre distance génétique et géographique pour le panicaut maritime le long du littoral, comme observé d'après mon

étude, suggère ainsi une migration graduelle le long des côtes de l'Europe lors de la période post-glaciaire.

L'armoise maritime possède un patron d'isolement par la distance particulier. Cette sous-espèce semble avoir une SGS par patch qui pourrait s'expliquer par des événements de recolonisation récents et même en cours de réalisation au niveau de 3 zones de rupture du cordon dunaire aquitain : l'estuaire de la Gironde, le bassin d'Arcachon et l'estuaire de l'Adour. La différenciation génétique marquée du site L11 avec les autres sites peut s'expliquer par un isolement de celui-ci. Ce site se situe au sud du patch du bassin d'Arcachon pouvant traduire un front de colonisation de cette espèce. Une analyse fine de la structure génétique des populations de cette espèce pourrait permettre d'explorer cette hypothèse.

A partir de l'analyse de la SGS à échelle fine (analyse inter-individuelle) et d'après la figure 16, les espèces qui semblent avoir une SGSF se caractérisent par une position dans la dune qui est proche de l'océan (dune blanche) et un développement végétatif issu de reproduction asexuée avec la présence de clones. Il s'agit de l'oyat et du chiendent des sables. En effet, les espèces présentes dans la dune grise, milieu stable, ont des valeurs de  $Sp$  plus faibles. La capacité de dispersion des graines semble distribuer les espèces en fonction de leur valeur de  $Sp$ . Nous constatons que les espèces barochores possèdent de fortes SGSF et les espèces anémochores comme le panicaut maritime et l'immortelle commune de faibles SGSF.



**Figure 16.** Classement des espèces en fonction de leur structuration à échelle fine (la valeur de la statistique  $Sp$ ) avec l'indication de caractéristiques écologiques et biologiques.

Le mode de reproduction sexué, notamment par la dispersion des graines, ou asexué influence SGSF. La clonalité joue un rôle important avec la distribution agrégée des clones avec un génotype identique et la croissance clonale qui impactent la dispersion spatiale. La force de la clonalité sur la SGSF dépend du taux de croissance clonal, du brassage entre clones et de la fragmentation des génets (même entité génétique). Un regroupement dense des clones va induire une augmentation de la SGSF, il s'agit de la stratégie « phalange » (Alberto et al., 2005). Le chiendent des sables (EJ) et l'oyat (AA) réalisent une reproduction végétative ce qui favorise une structuration à échelle fine importante en raison de la présence de génotypes clonaux détectés chez ces espèces.

(Vekemans and Hardy, 2004) ont proposé de quantifier la SGSF avec la statistique  $S_p$ . Ils ont ainsi pu comparer 47 espèces végétales : herbacées, arbustes et arbres. La moyenne des  $S_p$  des espèces végétales à formes de vie herbacées ( $n=24$ ) selon Vekemans and Hardy (2004) est de 0,046 alors que la moyenne des  $S_p$  estimés des 8 espèces d'herbacées étudiées ici est de 0,020. Cette valeur semble davantage correspondre à celle des arbustes ( $n=6$ ) de 0,026. Les espèces d'herbacées étudiées ont une SGSF moyenne plus faible que les espèces herbacées de l'étude. D'après cette étude, la SGSF est significativement liée au mode de reproduction de l'espèce. Parmi les stratégies de reproduction sexuée, les espèces à autofécondation ont une SGSF significativement plus forte devant les espèces à reproduction mixte, croisée et à auto-incompatibilité. En effet, parmi les 8 espèces étudiées durant ce stage, l'euphorbe maritime possède un taux d'autofécondation moyen ( $S = 0,429$ ) significativement le plus élevé et se place en 4<sup>ème</sup> place des espèces pour sa valeur de  $S_p$  (0,021). Cette espèce possède également le taux de consanguinité le plus élevé ( $F_i = 0,347$ ). Ceci est en accord avec (Vekemans and Hardy, 2004) qui ont observé qu'un niveau élevé de consanguinité augmente considérablement le taux de dérive, réduisant la densité de population effective avec un facteur  $1/(1+F_i)$ .

Major et al., (2021) ont étudié 8 populations de sapins argentés (*Abies alba*) poussant en haute et basse altitude. Ils ont constaté que les populations de hautes altitudes ont une SGSF plus fortes que les populations en basses altitudes, illustrant une recolonisation plus récente des habitats de hautes altitudes. Les différences de valeurs de  $S_p$  sont ainsi le reflet d'effets démographiques mais aussi d'effets environnementaux comme l'altitude. Les populations de hautes altitudes sont caractérisées par des conditions environnementales plus dures pouvant contribuer à une SGSF plus élevée dans les habitats d'altitudes. Les populations récemment colonisées présentent une SGSF plus forte que les populations ancestrales. Cela s'expliquerait en raison de différences des forces évolutives et écologiques mises en place telles que le flux de gène, la dérive génétique, la taille efficace de la population et les effets fondateurs (Pandey and Rajora, 2012). Les espèces telles que l'oyat et le chiendent des sables, préférentiellement présentes dans la dune mobile (avant-dune et dune blanche) qui est un habitat perturbé, sont soumises à des phénomènes d'extinction et de recolonisation. Ces

évènements peuvent expliquer une SGSF plus forte de ces espèces en lien avec leurs positions dans la dune.

L'espèce avec la plus forte SGSF est le liseron des dunes. N'ayant pas de génotypes clonaux détectés, ni une position spécifique dans la dune, cette structuration à échelle fine peut s'expliquer par une dispersion par la gravité de ces graines. Comme l'indique Reijers et al., (2020), un flux génétique restreint dû à une dispersion limitée des graines et du pollen peut favoriser l'accouplement entre parents, ce qui peut entraîner un isolement par la distance au sein d'une population, ce qui caractérise la SGSF. Malgré des différences non significatives, Vekemans and Hardy (2004) ont constaté des SGSF plus importantes chez les espèces végétales à dispersion de graines par la gravité suivie des espèces à dispersion anémochorique puis zoochorique. Le liseron des dunes présente un paradoxe car à échelle régionale inter-populationnelle, elle possède une faible structure spatiale alors que localement elle a une structure fine très forte. Ceci peut s'expliquer par la capacité de dispersion, à la fois à très courte et très longue portée, de ses graines barochore et hydrochore.

## **CONCLUSION ET PERSPECTIVES**

L'ensemble des espèces possède un patron d'isolement par la distance significatif illustrant des dispersions de gènes attendues de proches en proches. Les patrons plus ou moins marqués ou complexes d'IBD sont le fruit de l'histoire biogéographique des espèces influencées par différents facteurs : impacts anthropiques, biologiques et temporels. La structuration spatiale pour l'oyat et le genêt à balais est influencée par l'Homme dans sa gestion des dunes avec une structuration spatiale artificielle. Les traits de vie des espèces impactent leurs structures spatiales comme la capacité de dispersion des graines, comme mis en évidence avec le liseron des dunes et le chiendent des sables. L'hypothèse illustrée dans l'introduction est partiellement validée avec l'idée que les espèces qui dispersent sur de longues distances auront une structuration spatiale plus faible. Cela se confirme pour le liseron des dunes avec une dispersion des graines par hydrochorie. Le mode de reproduction des espèces affecte la structuration notamment pour le chiendent des sables qui effectue majoritairement une reproduction asexuée avec présence de clones, et ainsi renforçant les différences ou ressemblances génétiques entre populations. L'aspect temporel est important car un patron de structuration particulier a pu être visible pour l'armoise maritime en réponse à des évènements indépendants de recolonisation récents. A l'échelle plus fine, la SGS semble influencée par le mode de reproduction des espèces, leurs positions dans la dune et également leurs capacités de dispersion des graines. L'hypothèse sur la variation des perturbations des habitats dans lesquels se trouvent les espèces se confirme avec des espèces présentes dans des habitats perturbées (oyat et chiendent des sables) qui possèdent une structuration spatiale plus importante que celle présente dans des habitats stables (immortelle commune, genêt à balais, armoise maritime).

A court terme, il pourrait être intéressant d'estimer comme réalisé lors de ce stage pour la structuration spatiale des allèles des espèces, la structuration spatiale des espèces au sein des communautés. La recherche de patron d'IBD dans la composition spécifique des espèces végétales dans les communautés serait une première étape. L'étude d'association permettrait de mettre en avant d'autres facteurs non visibles dans notre étude génétique. La densité des populations végétales joue un rôle significatif dans la SGSF. Une faible densité induit une SGSF significativement plus forte qu'à forte densité. La densité moyenne des espèces pourrait faire l'objet de mesures sur le terrain afin d'estimer la taille efficace ( $D = N_e/N$ ) (Vekemans and Hardy, 2004). Ce type d'indicateur testé sur les 8 espèces pourrait être appliqué aux espèces végétales rares de la dune pour connaître leur état de conservation. L'étude réalisée durant ce stage fait partie d'un projet fondamental qui permet d'enrichir nos connaissances. Cependant, face aux enjeux importants de gestion de l'écosystème dunaire, nos résultats peuvent éclairer les acteurs de cette gestion. Cet écosystème est géré par l'homme pour protéger l'avancée du sable dans les terres (enjeu historique mais toujours d'actualité). Ainsi, l'ONF serait intéressé par ces connaissances sur le fonctionnement de cet écosystème pour la restauration et pour le rendre plus résilient face aux changements globaux. Il peut y avoir également des enjeux de conservation car cet écosystème abrite des espèces protégées notamment sur la dune fixée (2130-2 - Dunes grises des côtes atlantiques) comme habitat prioritaire d'intérêt patrimonial majeur dans la directive européenne « Habitat ». Des espèces végétales comme l'ophrys araignée (*Ophrys sphegodes*) sont protégées au niveau régional ou encore la cynoglosse des dunes (*Omphalodes littoralis*) protégée au niveau national (Webréférence 2). Le panicaut maritime est classé dans la liste rouge en danger critique en Haute-Normandie et est protégé (Webréférence 3). Le crapaud des joncs ou encore le lézard des murailles sont des espèces protégées présentes sur ces dunes atlantiques d'Aquitaine (Webréférence 4). Mieux connaître et conserver cet écosystème dunaire, c'est ainsi mieux connaître et préserver ces espèces protégées.

## BIBLIOGRAPHIE

- Alberto, F., Gouveia, L., Arnaud-Haond, S., Pérez-Lloréns, J.L., Duarte, C.M., and Serrão, E.A. (2005). Within-population spatial genetic structure, neighbourhood size and clonal subrange in the seagrass *Cymodocea nodosa*. *Molecular Ecology* *14*, 2669–2681. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02640.x>.
- Arafeh, R., and Kadereit, J.W. (2006). Long-distance seed dispersal, clone longevity and lack of phylogeographical structure in the European distributional range of the coastal *Calystegia soldanella* (L.) R. Br. (Convolvulaceae). *Journal of Biogeography* *33*, 1461–1469. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01512.x>.
- Auffret, A.G., Rico, Y., Bullock, J.M., Hooftman, D.A.P., Pakeman, R.J., Soons, M.B., Suárez-Esteban, A., Traveset, A., Wagner, H.H., and Cousins, S.A.O. (2017). Plant functional connectivity – integrating landscape structure and effective dispersal. *Journal of Ecology* *105*, 1648–1656. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12742>.
- Bomer, B. (1990). Introduction à l'étude des dunes littorales dynamique et problèmes d'aménagement (Introduction to the study of coastal dunes : dynamics and environmental management). *Bulletin de l'Association de Géographes Français* *67*, 291–296. <https://doi.org/10.3406/bagf.1990.1541>.
- Cui, X., Li, C., Qin, S., Huang, Z., Gan, B., Jiang, Z., Huang, X., Yang, X., Li, Q., Xiang, X., et al. (2022). High-throughput sequencing-based microsatellite genotyping for polyploids to resolve allele dosage uncertainty and improve analyses of genetic diversity, structure and differentiation: A case study of the hexaploid *Camellia oleifera*. *Molecular Ecology Resources* *22*, 199–211. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13469>.
- David, P., Pujol, B., Viard, F., Cas<sup>TE</sup>la, V., and Goudet, J. (2007). Reliable selfing rate estimates from imperfect population genetic data. *Molecular Ecology* *16*, 2474–2487. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03330.x>.
- Excoffier, L., Foll, M., and Petit, R.J. (2009). Genetic Consequences of Range Expansions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* *40*, 481–501. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173414>.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* *34*, 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>.
- Forey, E., Chapelet, B., Vitasse, Y., Tilquin, M., Touzard, B., and Michalet, R. (2008). The relative importance of disturbance and environmental stress at local and regional scales in French coastal sand dunes. *Journal of Vegetation Science* *19*, 493–502. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18392>.
- Forey, E., Lortie, C.J., and Michalet, R. (2009). Spatial patterns of association at local and regional scales in coastal sand dune communities. *Journal of Vegetation Science* *20*, 916–925. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01095.x>.
- Frey, D., Arrigo, N., Granereau, G., Sarr, A., Felber, F., and Kozłowski, G. (2016). Parallel declines in species and genetic diversity driven by anthropogenic disturbance: a multispecies approach in a French Atlantic dune system. *Evolutionary Applications* *9*, 479–488. <https://doi.org/10.1111/eva.12351>.
- Gibbs, J.P. (2001). Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biological Conservation* *100*, 15–20. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00203-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00203-2).
- Hardy, O.J., and Vekemans, X. (2002). spagedi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes* *2*, 618–620. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2002.00305.x>.

- Hardy, O.J., Maggia, L., Bandou, E., Breyne, P., Caron, H., Chevallier, M.-H., Doligez, A., Dutech, C., Kremer, A., Latouche-Hallé, C., et al. (2006). Fine-scale genetic structure and gene dispersal inferences in 10 Neotropical tree species. *Molecular Ecology* 15, 559–571. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02785.x>.
- Lepais, O., Chancerel, E., Boury, C., Salin, F., Manicki, A., Taillebois, L., Dutech, C., Aissi, A., Bacles, C.F.E., Daverat, F., et al. (2020). Fast sequence-based microsatellite genotyping development workflow. *PeerJ* 8, e9085. <https://doi.org/10.7717/peerj.9085>.
- Loiselle, B.A., Sork, V.L., Nason, J., and Graham, C. (1995). Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *PSYCHOTRIA OFFICINALIS* (RuBIACEAE). *American Journal of Botany* 82, 1420–1425. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb12679.x>.
- Major, E.I., Höhn, M., Avanzi, C., Fady, B., Heer, K., Opgenoorth, L., Piotti, A., Popescu, F., Postolache, D., Vendramin, G.G., et al. (2021). Fine-scale spatial genetic structure across the species range reflects recent colonization of high elevation habitats in silver fir (*Abies alba* Mill.). *Molecular Ecology* 30, 5247–5265. <https://doi.org/10.1111/mec.16107>.
- Pandey, M., and Rajora, O.P. (2012). Higher fine-scale genetic structure in peripheral than in core populations of a long-lived and mixed-mating conifer - eastern white cedar (*Thuja occidentalis*L.). *BMC Evol Biol* 12, 48. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-48>.
- Reijers, V.C., Lammers, C., de Rond, A.J.A., Hoetjes, S.C.S., Lamers, L.P.M., and van der Heide, T. (2020). Resilience of beach grasses along a biogeomorphic successive gradient: resource availability vs. clonal integration. *Oecologia* 192, 201–212. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04568-w>.
- Vekemans, X., and Hardy, O.J. (2004). New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations. *Molecular Ecology* 13, 921–935. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2004.02076.x>.
- Weir, B.S., and Cockerham, C.C. (1984). Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution* 38, 1358–1370. <https://doi.org/10.2307/2408641>.
- Weising, K., and Freitag, H. (2007). Phylogeography of halophytes from European coastal and inland habitats. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology* 246, 279–292. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2007.07.005>.
- Wright, S. (1965). The Interpretation of Population Structure by F-Statistics with Special Regard to Systems of Mating. *Evolution* 19, 395–420. <https://doi.org/10.2307/2406450>.

## WEBOGRAPHIE

Webréférence 1 : <https://www.onf.fr/onf/+5c3::la-protection-des-dunes-toute-une-histoire.html>

Webréférence 2 :

[https://inpn.mnhn.fr/habitat/cd\\_hab/8675/tab/description#:~:text=Protection%20au%20niveau%20national%20%3A%20%C5%92illet,gadeceau](https://inpn.mnhn.fr/habitat/cd_hab/8675/tab/description#:~:text=Protection%20au%20niveau%20national%20%3A%20%C5%92illet,gadeceau)

Webréférence 3 : [https://inpn.mnhn.fr/habitat/cd\\_hab/9193/tab/description](https://inpn.mnhn.fr/habitat/cd_hab/9193/tab/description)

Webréférence 4 : [https://www.gironde.gouv.fr/content/download/18655/106232/file/Fiche\\_Dunes-Littoral\\_PdG-Cap-Ferret.pdf](https://www.gironde.gouv.fr/content/download/18655/106232/file/Fiche_Dunes-Littoral_PdG-Cap-Ferret.pdf)

### Photographies

Armoise maritime : [https://inpn.mnhn.fr/espece/cd\\_nom/131720](https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/131720)

Euphorbe maritime : <https://preservons-la-nature.fr/blog/>

Oyat : <https://preservons-la-nature.fr/blog/>

Panicaut maritime : <https://preservons-la-nature.fr/blog/>

Liseron des dunes : <https://quelle-est-cette-fleur.com/Fiches-botaniques/liseron-des-dunes.php>

Chiendent des sables : <https://doris.ffessm.fr/Especies/Elytrigia-junca-Chiendent-a-feuilles-de-jonc-3993>

Immortelle commune : [https://inpn.mnhn.fr/espece/cd\\_nom/101101/tab/statut](https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/101101/tab/statut)

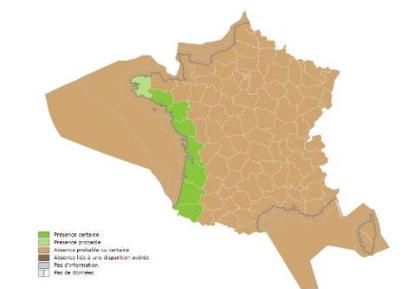
Genet à balais : production personnelle

## ANNEXES

### Annexe 1. Description des 8 espèces étudiées

L'**oyat** (*Ammophila arenaria* (L.), 1827) est psammophile, se développe dans le sable, et vit sur la dune blanche dans des sols drainés et pauvres en matière organique. Cette poacée pérenne voit son pollen disséminé par le vent et ses graines tombent à proximité de la plante mère. Elle possède une reproduction végétative qui lui permet de se propager grâce à des rhizomes qui se développent sous le sable. Elle est ainsi résistante à l'ensablement. Cette espèce est très utilisée pour la gestion dunaire via sa plantation pour la fixation du sable en raison de ces caractéristiques physiques comme ces racines adventives (Webréférence 1). Cette espèce se caractérise morphologiquement par une hauteur entre 50 cm et 1 mètre avec des feuilles raides et enroulées. Les oyats possèdent de longue ligule bifide et une inflorescence en épi d'épillets. Le fruit est un caryopse (Webréférence 2).

L'**armoïse des champs** (*Artemisia campestris* (L.), 1753) se situant principalement en dune grise possède une floraison entre août et septembre. Cette astéracée hermaphrodite voit son pollen se disperser par le vent et ces graines se disséminer près de la plante mère par la gravité (Julve, 2021). L'armoïse des champs possède six sous-espèces dont l'**armoïse maritime** ou l'armoïse llyod (*Artemisia campestris* subsp. *maritima* (DC.) Arcang., 1882) qui est la sous-espèce qui a été récoltée. Cette sous-espèce est présente en France uniquement sur la côte Atlantique (Webréférence 3).



Répartition de *Artemisia campestris maritime* en France (Webréférence 3)

Le **genêt à balais** (*Cytisus scoparius* (L.) Link, 1822) se retrouve à l'extrémité de la dune grise dans la dune pré-forestière. Cette fabacée, à fleurs jeunes fleurissant en mai-juin, est envahissante et possède une dispersion des graines particulière, l'autochorie, plus précisément une dispersion balistique, par rupture ou déhiscence du fruit, la gousse, et expulsion des graines. Cette dispersion des graines peut atteindre jusqu'à 7 mètres. Les graines ont une durée de vie importante (80 ans). Le pollen est dispersé par les insectes (entomogamie) (Rosenmeier et al., 2013).

Le **liseron des dunes** (*Calystegia soldanella* (L.), 1753) est visible de l'avant-dune à la dune grise. Cette espèce est identifiable par ses pétales soudés de couleur rose et blanche et rase le sol. La dissémination de son pollen est réalisée par les insectes. Les graines sont disséminées par la gravité

mais aussi l'eau (hydrochorie) car les graines sont entourées de capsules imperméables. Cette espèce, grâce à ses rhizomes, produit également des clones (Webréférence 4).

**L'immortelle commune** (*Helichrysum stoechas* (L.), Moench) caractéristique de la dune grise fixée, est intolérante à l'ensablement, ce qui fait d'elle un indicateur de la stabilisation du substrat (Favennec et al., 1998). La dissémination du pollen est réalisée par le vent et les insectes et celle des graines par le vent et les animaux (épizoochorie).

**L'euphorbe maritime** (*Euphorbia paralias* (L.)) se retrouve sur la dune embryonnaire (avant dune), la dune mobile et la dune grise, elle est halophile et se caractérise par des fleurs réunies en ombelles en haut des tiges (Favennec et al., 1998). Cette espèce monoïque disperse son pollen via les insectes et dissémine ses graines par un vecteur particulier les fourmis (myrméchorie) (Julve, 2021). L'euphorbe maritime possède ainsi des graines carunculées. Le caroncule, excroissance du tégument près du hile de la graine, est un élaïosome, riche en lipide et protéine, qui attire les fourmis car il s'agit d'une source de nourriture pour leurs larves (Narbona et al., 2015).

**Le panicaut maritime** (*Eryngium maritimum* (L.) 1753), présent sur avant dune, la dune blanche et la dune grise, peut réaliser une reproduction végétative et/ou sexuée. Cette seule espèce du genre inféodée au milieu littoral, dissémine ces graines par le vent et est pollinisée par des insectes tels des abeilles, des guêpes, *Leucospis gigas*, mais aussi des papillons, l'argus bleu *Polyommatus icarus*, des coléoptères, le lepture porte-cœur *Stictoleptura cordigera*, ou des hétéroptères, le graphosome ponctué *Graphosoma semipunctatum* (Webréférence 5).

**Le chiendent des sables** (*Elytrigia juncea* (L.) Nevski, 1936) est caractéristique de l'avant dune. Cette espèce pionnière réalise sa dispersion de graines par barochorie et le pollen par le vent (Webréférence 6). Le chiendent des sables possède une reproduction végétative grâce à des rhizome ce qui explique la présence d'important individus clonaux.

## **Bibliographie (Annexe 1)**

Narbona, E., Arista, M., and Ortiz, P.L. (2005). Explosive seed dispersal in two perennial Mediterranean Euphorbia species (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* 92, 510–516. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.3.510>.

Rosenmeier, L., Kjær, E.D., and Nielsen, L.R. (2013). The Scotch broom, *Cytisus scoparius* (Fabaceae), a paradox in Denmark – an invasive plant or endangered native species? *Botanical Journal of the Linnean Society* 171, 429–440. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01319.x>.

Favennec, J., Dauge, C., Duffaud, M.-H., Granereau, G., Beauquesne, L. C., Cotten, L., Duval, J.-P., Faure, F., Gouguet, L., Hannocq, T., Hirbec, P., Micheneau, C., Rosebery, D., & Tréton, N. (1998). *Guide de la flore des dunes littorales (Sud Ouest)*.

## **Webographie (Annexe 1)**

Webréférence 1 : Site DORIS (Données d'Observations pour la Reconnaissance et l'Identification de la faune et de la flore Subaquatiques) : <https://doris.ffessm.fr/Especes/Ammophila-arenaria-Oyat-3982>

Webréférence 2 : Site Tela botanica : <https://www.tela-botanica.org/bdtfx-nn-4138-synthese>

Webréférence 3 : Site INPN : [https://inpn.mnhn.fr/espece/cd\\_nom/131720](https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/131720)

Webréférence 4 : Site DORIS : <https://doris.ffessm.fr/Especes/Convolvulus-soldanella-Liseron-des-dunes-4236>

Webréférence 5 : Site DORIS : <https://doris.ffessm.fr/Especes/Eryngium-maritimum-Panicaut-de-mer-3998>

Webréférence 6 : Site DORIS : <https://doris.ffessm.fr/Especes/Elytrigia-juncea-Chiendent-a-feuilles-de-jonc-3993>

Julve, Ph., 2021 ff. - Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version : 27 avril 2021. <https://www.tela-botanica.org/projets/phytosociologie>

**Annexe 2.** Répartition du nombre d'individus en fonction de son espèce, de son site et de son groupe d'échantillonnage.

Groupe	Site	HS	AA	AC	CS	CV	EJ	EM	EP	Total	EJ*
A	G04	16	16	15	15	14	15	15	16	122	8
	G10	15	15	17	15	15	0	15	15	107	0
	G12	15	15	0	15	15	13	13	15	101	8
	G13	0	15	15	0	15	14	15	15	89	6
B	G19	14	15	15	15	15	15	14	15	118	4
	G20	15	15	0	19	15	15	15	14	108	7
	G21	15	15	15	15	15	13	15	14	117	3
C	G29	14	15	0	0	15	15	16	17	103	7
	G30	14	13	0	15	15	15	13	15	100	5
	G31	16	15	0	15	14	11	15	15	101	5
D	G37	15	15	14	15	15	13	15	14	116	4
	G38	16	15	15	15	13	9	15	13	111	5
	G40	15	14	15	13	14	8	13	15	107	4
E	G46	16	15	15	15	15	5	14	14	109	4
	G47	15	16	15	15	15	15	15	13	119	8
	G49	13	15	15	13	15	15	15	15	116	5
F	L10	15	14	0	15	15	14	15	15	103	7
	L11	15	16	15	15	15	15	15	15	121	8
	L12	16	15	0	16	15	15	15	15	107	7
G	L21	15	15	0	13	13	15	15	15	101	10
	L22	15	15	0	14	14	15	15	17	105	8
	L24	15	15	0	0	11	13	12	12	78	10
H	L30	14	14	15	15	17	13	15	15	118	8
	L31	14	14	0	15	15	14	10	15	97	5
	L32	15	14	17	0	13	15	14	15	103	4
I	L36	15	15	15	13	14	14	15	14	115	8
	L37	15	16	14	0	14	11	22	15	107	9
	L38	15	15	15	0	15	13	15	15	103	6
	L43	16	8	15	15	15	15	15	15	114	5
Total		<b>419</b>	<b>425</b>	<b>272</b>	<b>341</b>	<b>421</b>	<b>373</b>	<b>426</b>	<b>428</b>	<b>3106</b>	<b>178</b>

## Résumé

La dispersion des individus est un élément important pour la connectivité des populations et pour coloniser d'autres milieux dans un contexte de changements globaux et de fragmentation des habitats. La dispersion des espèces végétales s'effectue via des propagules et peut être restreinte. L'enjeu est de comprendre à quelle échelle spatiale s'effectuent ces processus de dispersion plus ou moins limités pour voir dans quelle mesure les populations sont connectées et donc potentiellement sujettes à la dérive avec des effets potentiellement délétères. La structuration génétique spatiale (SGS) se caractérise par une distribution non aléatoire des génotypes dans l'espace. Ainsi le but de ce travail est d'identifier les facteurs principaux influençant la SGS à deux échelles spatiales régionale (analyse inter-populationnelle) et locale (analyse intra-populationnelle). Cette étude est réalisée sur 8 espèces végétales du cordon dunaire du Nord du Médoc au sud des Landes. A l'échelle régionale, les patrons plus ou moins marqués ou complexes d'isolement par la distance sont le fruit de l'histoire biogéographique des espèces influencées par différents facteurs : facteurs anthropiques (oyat, genêt à balais,), biologiques (liserons des dunes et chiendent des sables, panicaut maritime), temporels (armoïse maritime). A l'échelle plus fine locale, la SGS semble influencée par des traits d'histoire de vie tels que la reproduction des espèces et leurs capacités de dispersion des graines mais aussi leurs positions dans la dune (habitats perturbés ou stables). Ces connaissances fondamentales pourront être utiles pour les gestionnaires de cet écosystème particulier qu'est la dune et répondre à des enjeux sociétaux et écologiques de stabilisation des dunes et de conservation d'espèces rares ou protégées.

Mots clés : structuration génétique spatiale, écosystème dunaire aquitain, statistique  $Sp$ , isolement par la distance

## Abstract

Dispersal of individuals is an important element for population connectivity and for colonising other environments in the context of global change and habitat fragmentation. Plant species disperse via propagules and can be restricted. The challenge is to understand at what spatial scale these more or less limited dispersal processes take place in order to see to what extent populations are connected and therefore potentially subject to drift with potentially deleterious effects. Spatial genetic structuring (SGS) is characterised by a non-random distribution of genotypes in space. Thus, the aim of this work is to identify the main factors influencing SGS at two spatial scales: regional (inter-population analysis) and local (intra-population analysis). This study was carried out on 8 plant species of the dune belt from the north of the Médoc to the south of the Landes. On a regional scale, the more or less marked or complex patterns of isolation by distance are the result of the biogeographical history of the species influenced by various factors: anthropic (oyat, broom), biological (dune bindweed and sand couch grass, maritime panicum) and temporal (maritime wormwood). On a finer local scale, the SGS seems to be influenced by life history traits such as the reproduction of species and their seed dispersal capacities, but also their position in the dune (disturbed or stable habitats). This fundamental knowledge could be useful for the managers of this particular ecosystem that is the dune and respond to societal and ecological issues of dune stabilization and conservation of rare or protected species.

Key words: spatial genetic structuring, Aquitaine dune ecosystem,  $Sp$  statistics, isolation by distance