



**HAL**  
open science

# Projet RENPOP RENforcement des POPulations comme source de sauvetage évolutif Rapport final

Eric Imbert, Juliette Ducrettet

► **To cite this version:**

Eric Imbert, Juliette Ducrettet. Projet RENPOP RENforcement des POPulations comme source de sauvetage évolutif Rapport final. Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier. 2023. hal-04083257

**HAL Id: hal-04083257**

<https://hal.umontpellier.fr/hal-04083257v1>

Submitted on 27 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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0  
International License



# **Projet RENPOP**

## **RENforcement des POPulations comme source de sauvetage évolutif**

### **Rapport final**

27 avril 2023

**Auteurs : Eric Imbert & Juliette Ducrettet**



Ce travail a été financé par l'OFB, avec le soutien du Labex Cemeb, suite à l'appel à projet « *Fonctionnalité des milieux terrestres et efficacité des pratiques de gestion* ». Ce travail a été réalisé en collaboration avec le réseau RESEDA-Flore. Le programme de recherches sur la centaurée de la Clape est intégré à l'OSU-OREME.

### **Citation recommandée**

Ducrettet, J. & Imbert, E. 2023. Rapport final projet RENPOP. Appel à projet Fonctionnalité des milieux terrestres et efficacité des pratiques de gestion. OFB-labex Cemeb .

### **Photographie de couverture**

*Centaurea corymbosa* et pollinisateur préférentiel, *Pyronia bathseba* – Eric Imbert

**Ce document est à diffusion libre et disponible sur HAL**

[eric.imbert@umontpellier.fr](mailto:eric.imbert@umontpellier.fr)

## Table des matières

<b>Contexte.....</b>	<b>4</b>
<b>Mesures de gestion de la diversité génétique dans les populations naturelles..</b>	<b>7</b>
<i>A- Comment la diversité génétique est-elle intégrée dans la conservation des espèces protégées ?.....</i>	<i>7</i>
<i>B- La structure génétique des espèces menacées est-elle différente de celle des espèces communes ?.....</i>	<i>10</i>
<b>Prise en compte de l'évolution dans les mesures de gestion et de conservation comme réponse au changements climatique.....</b>	<b>15</b>
<i>A- Co-construire des scénarios de gestion de la biodiversité végétale.....</i>	<i>16</i>
<i>B- Interaction avec les gestionnaires.....</i>	<i>18</i>
<b>Efficacité des mesures de renforcement chez <i>Centaurea corymbosa</i> face au changement climatique.....</b>	<b>21</b>
<i>A- Diversité génétique et paramètres démographiques.....</i>	<i>22</i>
<i>B- Bilan des renforcements chez la Centaurée de la Clape.....</i>	<i>28</i>
<b>Conclusion.....</b>	<b>34</b>
<b>Liste des productions.....</b>	<b>35</b>
<b>Bibliographie.....</b>	<b>36</b>

## Contexte

Les activités anthropiques entraînent un déclin de la biodiversité par des effets directs (exemple destruction d'individus, destruction d'habitat) et des effets indirects en agissant sur les processus écologiques (par exemple réduction de la migration par fragmentation, Soulé & Mils 1998). Une réduction de la taille démographique des populations entraîne une augmentation des impacts de la stochasticité démographique et donc de la probabilité d'extinction. La réduction de la taille et du nombre de populations diminuent les échanges entre populations, i.e. la migration. La réduction de la taille démographique et de la migration entraînent une réduction de la taille efficace. La taille efficace est une notion issue de la génétique des populations qui peut être définie comme le nombre d'individus qui vont contribuer à la prochaine génération pondéré par leur participation respective à cette nouvelle génération. Une taille efficace réduite indique une prépondérance de la dérive (échantillonnage aléatoire des allèles à chaque événement de reproduction) dans l'évolution des fréquences alléliques comparativement à d'autres forces comme la migration. Lorsque la dérive est prépondérante le risque de dépression de consanguinité augmente (baisse de valeur sélective des descendants issus d'un croisement d'individus proches génétiquement par rapport aux descendants issus d'un croisement entre individus plus éloignés génétiquement) et du risque de mal-adaptation par perte de diversité génétique, ces deux phénomènes augmentent la probabilité d'extinction. La mal-adaptation peut être aussi directement liée aux changements globaux comme le changement climatique.

La préservation ou l'augmentation du potentiel évolutif est une stratégie de gestion proposée face aux changements globaux dont le changement climatique (Chrismas et al., 2016). Son principe est d'augmenter la probabilité d'une réponse adaptative des populations, qui dépend notamment de la diversité génétique pré-existante (*standing variation*, Gonzalez et al., 2013). La préservation du potentiel évolutif au sein d'une population nécessite donc le maintien et la gestion de la diversité génétique. La mise en pratique de la préservation ou de l'augmentation du potentiel évolutif peut se traduire par un renforcement des populations.

Le renforcement correspond à l'ajout d'individus dans une population d'accueil (Heywood et al. 2018). Le renforcement peut se faire en utilisant des individus de la même population, en passant par une phase de multiplication en pépinière par exemple. Dans ce cas, les effets du renforcement sont avant tout liés à l'augmentation de la taille démographique de la population d'accueil : baisse des effets de la dérive et réduction des effets stochastiques sur la dynamique de la population. Lorsque les individus utilisés proviennent d'une ou de plusieurs

populations sources, un attendu du renforcement majeur est l'augmentation de la diversité génétique et donc de la probabilité d'une réponse adaptative.

Le renforcement des populations a donc plusieurs bénéfices *a priori* (Figure 1) et il apparaît comme une méthode intéressante de conservation pour faire face aux changements globaux. Néanmoins, sa mise en place présente des risques comme la réduction de valeur sélective des hybrides par rapport aux génotypes parentaux (dépression d'allofécondation) et la réduction de valeur sélective des individus issus d'une autre localité par rapport aux génotypes locaux (rupture d'adaptation locale, Bell et al. 2019).

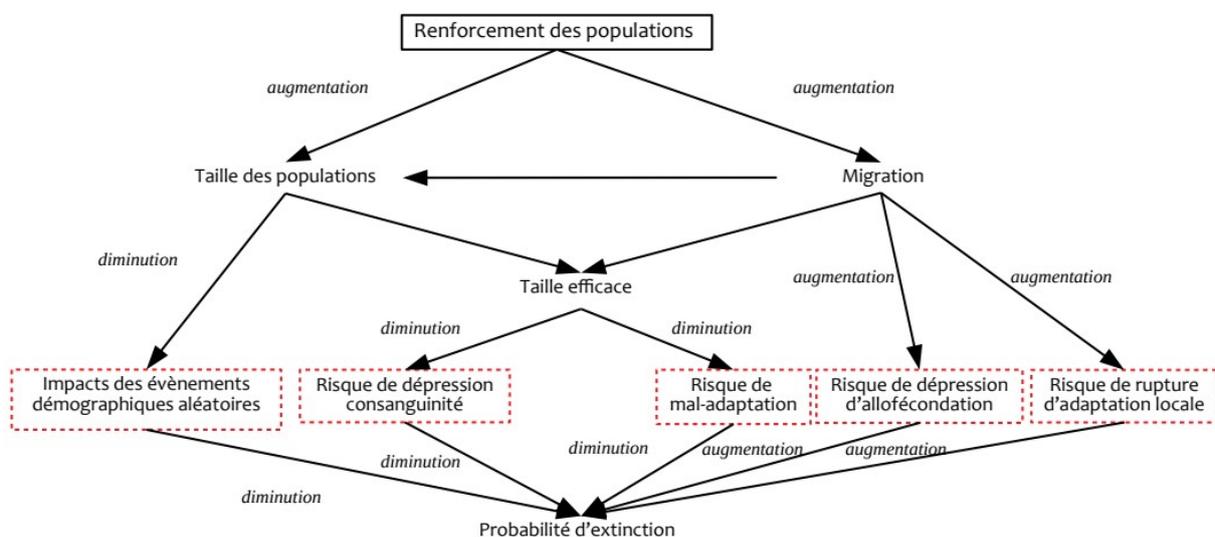


Figure 1 : Effet du renforcement d'une population (figure modifié de Allendorf et al., 2010).

Dans le cadre de travail, nous allons aborder 3 thèmes liés à la question du renforcement comme mesure de gestion des espèces végétales. Le premier thème concerne la diversité génétique des espèces végétales menacées. Un bilan a été fait sur les connaissances actuelles concernant la diversité génétique des espèces menacées en France. Les caractéristiques des espèces menacées sont résumées en utilisant les espèces non-menacées comme point de comparaison. Les caractéristiques ont été replacées dans le contexte de la conservation. La synthèse des plans de conservations et des questionnaires adressés à des gestionnaires a permis d'étudier l'intégration de la diversité génétique en conservation *in situ*. Le second thème vise à co-construire avec les gestionnaires des scénarios de gestion de la biodiversité végétale. Cette partie résume les préconisations majeures en génétique de la conservation, discipline dont le but premier est de proposer des actions de gestion pour conserver les espèces non pas sous leur forme statique mais comme des entités dynamiques capables d'évoluer et de faire face à des changements environnementaux. Ensuite, des protocoles sont proposés pour prendre en compte les processus génétiques lors du choix des populations sources

lors d'un renforcement. Ces protocoles n'utilisent pas la biologie moléculaire puisque la première partie de ce travail montre qu'elle n'est pas utilisée en conservation *in situ*. Enfin, dans la dernière partie, le bilan des actions de renforcement conduites chez une espèce menacée est présenté. Cette partie évalue la diversité génétique avant renforcement, les effets du renforcement sur la diversité génétique pourront donc être analysés dans un autre projet (*Flores*, financement ANR). Une première estimation de l'efficacité démographique du renforcement a été réalisée. Ce volet expérimental met à profit un suivi réalisé depuis 25 ans sur une espèce endémique et emblématique de la région méditerranéenne.

## Mesures de gestion de la diversité génétique dans les populations naturelles

### Résumé

La diversité génétique des espèces végétales menacées en France est connue pour un faible nombre d'espèces.

Pour les espèces étudiées, la diversité intra-population est faible, donc le potentiel évolutif des populations est faible.

La différenciation génétique des espèces menacées est plutôt forte (environ 20 % entre les populations), ce qui implique que plusieurs populations doivent être protégées pour préserver la diversité génétique.

La diversité génétique est rarement considérée dans les actions de conservation *in situ* en France ce qui pose le problème de l'efficacité des mesures de gestion sur le long terme.

Au sein d'une espèce, les unités de conservation peuvent être définies en *evolutionarily significant units* (ESU). Ces unités de conservation permettent, par exemple, de définir les enjeux de conservation, de hiérarchiser les priorités de conservation ou de définir l'unité sur laquelle une protection légale s'effectue (Allendorf et al., 2013; Médail & Baumel 2018). Plusieurs définitions et méthodologies existent pour définir ces unités de conservation, mais ces définitions utilisent toute la structure de la diversité génétique (Ryder 1986; Woodruff 1989; Waples 1991; Crandall et al., 2000; Médail & Baumel 2018). En effet, la diversité génétique et sa structure vont influencer à la fois la capacité des populations à s'adapter à l'environnement et le risque d'extinction dû à des processus aléatoires (Gomulkiewicz & Holt 1995; Gonzalez et al., 2013; Carlson et al., 2014; Olivieri et al., 2016; Ralls et al., 2018; Thompson 2020). Les mesures de conservation affectent les processus évolutifs, même si ces derniers ne sont pas explicitement considérés (Smith et al., 2014). Les actions de gestion devraient s'intéresser aux processus génétiques déjà présents et aux processus génétiques liés à la mise en place de la mesure de conservation.

### *A- Comment la diversité génétique est-elle intégrée dans la conservation des espèces protégées ?*

Pour les espèces menacées, la diversité génétique intra-population est attendue plus faible que celle des espèces non-menacées en raison des effets de la dérive et de l'isolement des populations. A l'échelle mondiale, les espèces menacées ont montré globalement une diversité génétique plus faible que celle des espèces non-menacées (Spielman et al., 2004). La protection de la biodiversité est organisée à plusieurs échelles avec des accords internationaux ou européens

intégrés aux spécificités nationales. Ici, nous nous intéressons en priorité aux espèces menacées en France. Elles ont été définies à partir de la liste rouge UICN France métropolitaine et la liste d'espèces légalement protégées.

Dans un premier temps, on s'est intéressé à l'état des connaissances sur la flore française et notamment nous avons cherché à évaluer les caractéristiques de la diversité génétique intra-population des espèces d'Angiospermes menacées en France. Ce travail a permis de composer une synthèse de la diversité génétique neutre des espèces menacées en France. Dans un second temps, on s'est intéressé à la prise en compte de la diversité génétique et des traits biologiques associés dans la gestion des plantes menacées en France. Des évaluations de l'intégration des questions génétiques dans la gestion ont été réalisées dans plusieurs pays (Pierson et al. 2016 ; Taylor et al. 2017 ; Cook & Sgrò 2018). À l'aide d'enquêtes adressées aux personnes impliquées professionnellement dans les actions de conservation, Taylor et al. (2017) ainsi que Cook & Sgrò (2018) ont montré un faible niveau d'intégration des concepts évolutifs clés dans la gestion de la biodiversité, en Nouvelle-Zélande et en Australie, respectivement. Pierson et al. (2016) ont utilisé une autre approche en évaluant l'intégration des questions génétiques dans les plans de gestions. La France a été incluse dans leur analyse mais uniquement à travers les plans d'action nationaux d'action (PNA) qui ne sont pas représentatifs des actions de conservation en France.

La méthodologie de travail repose essentiellement sur une exploration la plus exhaustive possible de la littérature scientifique et grise sur les espèces menacées en France. Par ailleurs, nous avons recherché les plans de gestion diffusés par les gestionnaires et un questionnaire a été diffusé par différentes listes professionnelles. Ces deux sources d'informations ont été utilisées pour étudier l'intégration de la diversité génétique dans les actions de conservation. Ces deux sources renseignent la connaissance de traits d'histoire de vie, l'intégration de la génétique et de données démographiques lors de la mise en place de gestion. Ce travail a fait l'objet d'un article scientifique ([voir version sur HAL](#)) dans lequel la méthodologie complète est détaillée. L'ensemble des données récoltées sur ce sujet est aussi disponible en annexe de cet article.

Les résultats marquants sont :

1- la diversité génétique a été étudiée seulement pour 25 espèces d'Angiospermes de la flore menacée de la France métropolitaine. Ce nombre restreint est à mettre en relation avec les 362 taxons d'Angiospermes présents dans la seule liste de l'annexe 1 de l'arrêté de 1982. Il est à noter qu'une étude récente a été publiée sur *Typha minima* (Till-Bottraud et al. 2022), travail qui élargit une autre étude sur la même espèce (Till-Bottraud et al. 2010).

2- Comme attendu, les espèces menacées ont une diversité génétique plus faible que les espèces non-menacées.

3- L'étude de 62 plans de gestion de la flore française a permis de mettre en évidence que la question de la diversité génétique est rarement considérée, tout comme le sont les traits biologiques comme le système de reproduction, pourtant essentiel dans la biologie et l'écologie des espèces.

Initialement, cette synthèse devait être complétée par des ateliers de travail avec des gestionnaires (réseau RESEDA-Flore notamment) à la fois pour un bilan de la connaissance de la diversité génétique des espèces végétales gérées par les gestionnaires présents, mais aussi pour travailler sur un guide de recommandations (voir plus loin). Les premières séances étaient prévues à l'automne 2020 mais ont été annulées en raison de la crise du COVID. Dans l'urgence, nous avons opté pour un questionnaire en ligne qui porte directement sur la connaissance et la prise en compte de la diversité génétique des espèces végétales sur le territoire d'intervention des gestionnaires concernés. Il vise à informer les mêmes éléments que ceux recherchés dans les documents de gestions. Ce questionnaire a permis de collecter des données pour 21 espèces, six espèces étaient mentionnées dans les plans de conservation en ligne et le questionnaire. Ces questionnaires ont donné des résultats identiques au travail de synthèse des plans de conservation.

L'apport principal de ces questionnaires a été que l'on a pu documenté cinq actions de gestion *in situ* incluant la manipulation d'individus (renforcement, réintroduction). Dans trois actions, une seule population-source a été utilisée. Pour deux actions (*Saxifraga hirculus* et *Acis nicaensis*), deux populations-sources ont été utilisées. Finalement, en combinant les plans de conservation en ligne et le questionnaire nous montrons que la majorité des translocations sont réalisées avec une seule population-source (9 sur 12). L'augmentation de la taille de la population réduit le risque démographique et l'érosion génétique future quelle que soit l'origine des individus introduits. Cependant, pour résoudre les problèmes génétiques liés à l'érosion génétique passée, un mélange génétique est nécessaire; les individus doivent donc provenir d'une population différente, à condition que les questions d'allofécondation et d'adaptation locale soient explorées avant de mélanger les populations (Hoffmann et al. 2021 ; Teixeira & Huber 2021). La prise en compte de la génétique des populations lors de la construction du protocole de renforcement pourrait réduire certaines causes d'échec.

*B- La structure génétique des espèces menacées est-elle différente de celle des espèces communes ?*

Le nombre d'études sur la structure génétique des espèces menacées de France étant trop faible, nous avons élargi à la flore mondiale notre recherche bibliographique. Pour les espèces menacées, on s'attend à une structure génétique plus importante par rapport aux espèces non-menacées que cela soit par dérive ou absence de flux de gènes, et donc à une valeur de  $F_{st}$  (estimateur de la structuration spatiale de la diversité génétique) plus forte. Des synthèses ont été réalisées sur le lien entre différenciation génétique ( $F_{st}$  et autres indicateurs) et les traits d'histoires de vie (Duminil et al., 2007; Gamba & Muchhala 2020), la répartition géographique (Hamrick & Godt 1996; Duminil et al., en 2007) et la rareté (Gitzendanner & Soltis 2000; Cole 2003). L'étude de Gitzendanner & Soltis (2000) basée sur une approche par paires d'espèces ( $N=22$ ) montre une absence de différence entre espèces rares et espèces communes du même genre. En utilisant une approche proche, et à partir d'un jeu de données intégrant 38 comparaisons espèces rares/espèces communes ( $N=152$ ), l'étude de Cole (2003) conclut à une différenciation légèrement plus forte pour les espèces rares avec un effet marginalement significatif ( $p=0,078$ ).

La structure spatiale de la diversité dépend de la densité des individus et des capacités de dispersion de l'espèce considérée. Le modèle d'isolement par la distance (*Isolation By Distance, IBD* par la suite, Rousset 1997) propose d'estimer la régression linéaire de la valeur de  $F_{st}$  par paires de population en fonction de la distance géographique séparant les populations. La pente du modèle *IBD* augmente lorsque la densité d'individus et les capacités de dispersion diminuent. En général, la taille des populations et la densité d'individus sont généralement plus faibles pour les espèces menacées que celles des espèces non-menacées. Par ailleurs, les populations d'espèces menacées peuvent être plus éloignées en raison de la fragmentation de leurs habitats. Enfin, une capacité de dispersion intrinsèque pourrait être plus faible pour les espèces menacées que pour les espèces non-menacées, ce qui est suggéré par de nombreux travaux qui lient rareté et capacité de colonisation des espèces.

A notre connaissance, aucune synthèse sur la valeur de la pente du modèle d'isolement par la distance en fonction des traits d'histoire de vie ou du statut de conservation n'a été publiée. L'avantage d'ajouter la valeur de la pente dans l'étude de la structure génétique est qu'elle permet de se soustraire des effets de l'échelle géographique des études. En revanche, la significativité de l'isolement par la distance n'est pas considérée dans notre travail, car la taille d'échantillonnage et le nombre de populations échantillonnées vont considérablement influencer la significativité de l'*IBD* (Jenkis et al., 2010).

Notre étude teste les hypothèses suivantes (1) la différenciation génétique entre les populations des espèces menacées est plus forte que celle des espèces non-menacées (2) la valeur de la pente de l'*IBD* est plus forte pour les espèces

menacées que pour les espèces non menacées. Ce travail n'étant pas encore publié, des détails sont donnés dans la suite du document. Les informations complètes sont disponibles dans le document de thèse de J. Ducretet ([voir ce lien](#)).

### Méthodes et analyses

Ce travail a été le sujet de stage d'un étudiant de master 1 (Erwan Kerbiriou, Master "Biodiversité, Ecologie, Evolution, B2E", Université de Montpellier). Le point de départ a été une recherche bibliographique sur les articles citant l'article publié en 1997 par F. Rousset (*Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance. Genetics*, 145: 1219–1228). Cet article expose une méthodologie pour examiner l'ajustement des populations au modèle d'isolement par la distance (IBD). Pour cela, il propose d'étudier la corrélation entre les niveaux de différenciation génétiques ( $F_{st}$ ) et les distances géographique entre paires de populations.

Sur les plus de 2000 articles citant cette méthode, nous avons retenus les travaux concernant uniquement les Angiospermes. Le jeu de données final intègre 334 espèces étudiées pour le  $F_{st}$  et 144 espèces pour la valeur de la pente de l'IBD (mars 2021). Dans un second temps, nous avons renseigné pour chaque espèce la rareté définie à partir de trois sources : la liste rouge mondiale IUCN, la liste *Nature Serve* pour les espèces nord-américaines et l'expertise des auteurs de l'étude par exemple « espèce rare ». D'autres facteurs connus pour impacter les indicateurs de la structure génétique ont été relevés : les marqueurs moléculaires utilisées dans l'analyse (ex microsatellite), la taille moyenne d'échantillonnage par population, les traits d'histoire de vie (ex le système de reproduction) et la région d'étude (ex tempéré). La région d'étude a été déterminée à partir des données partagées sur GBIF et de la librairie *rgbif* associée (Chamberlain et al., 2022). Enfin, contrairement aux études de Gitzendanner & Soltis (2000) et Cole (2003), nous avons intégré la phylogénie construite à partir de la librairie *Vphylomaker* (Jin & Qian 2019). Une matrice de corrélation phylogénétique entre les espèces a été construite à partir de la librairie *ape* (Paradis et al., 2004). Les données ont été analysées à l'aide de modèles linéaires construits en utilisant une méthode « forward » avec la librairie *spaMM* (Rousset et Ferdy 2014).

### Résultats et implication pour la conservation

Notre synthèse met en évidence des résultats observés dans d'autres études : le système de reproduction et la forme de vie impactent significativement la différenciation génétique ( $p < 0,0001$ ). Une différenciation plus faible est observée chez les espèces allogames que chez les espèces autogames. Les espèces herbacées ont une différenciation génétique plus importante que les espèces arborescentes. La structuration tend à être plus importante pour les espèces

menacées que celles des espèces non-menacées, mais cette différence est marginalement significative (Figure 2).

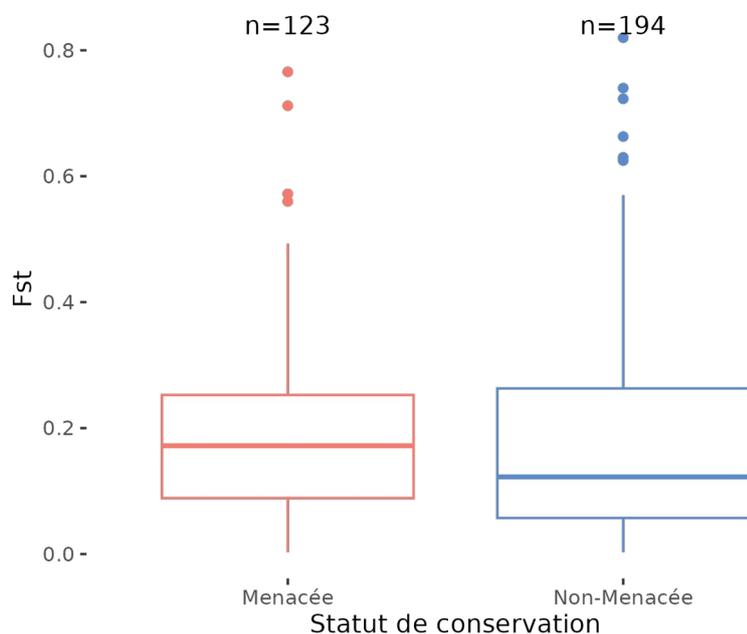


Figure 2: Effet du statut de conservation sur la différenciation génétique moyenne entre les populations. Les valeurs représentées sont celles des valeurs de  $F_{st}$  non transformées, mais les tests statistiques ont été faits sur les valeurs transformées ( $F_{st}^{0,25}$ ). La différence entre les groupes est marginalement significative ( $p=0,063$  sans la phylogénie et  $p=0,084$  avec la phylogénie).

Toutefois, un résultat important est que la différenciation génétique entre populations reste forte ( $F_{st}$  moyen = 0,192) chez les espèces menacées, valeur de même ordre de grandeur que celles trouvées dans les études de Gitzendanner & Soltis (2000) et Cole (2003). Concernant l'isolement par la distance, de manière surprenante, les traits d'histoire de vie inclus dans l'analyse n'ont pas un effet significatif sur la valeur de la pente. A notre connaissance, il n'y a pas d'autre synthèse permettant d'avoir un point de comparaison. De plus, concernant notre hypothèse elle n'est pas confirmée. Les valeurs de pente du modèle IBD des espèces menacées et celles des espèces non-menacées ne sont pas significativement différentes (Figure 3).

Cette différenciation génétique neutre globalement forte n'interdit pas forcément d'effectuer un flux de gènes, par exemple, d'effectuer un renforcement des populations avec plusieurs populations-sources. Toutefois, si la différenciation génétique s'accompagne de la mise en évidence d'une dépression d'allofécondation entre les populations ou d'adaptation locale pour les populations concernées par le renforcement, la mise en place d'un flux de gènes peut présenter un risque (Bell et al., 2019).

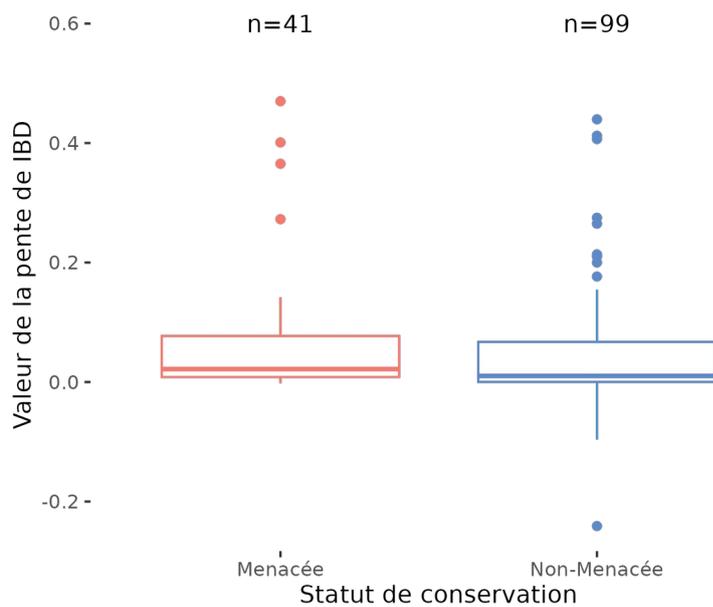


Figure 3 : Effet du statut de conservation sur la valeur de la pente IBD. La différence entre les groupes est non significative ( $p=0,26$ ).

La destruction de populations entraîne une perte de diversité génétique dont l'étendue dépend de la structure et de la diversité génétique avant destruction. La diversité génétique et la structure génétique devraient donc être intégrées lorsque des choix de populations à protéger doivent être faits, par exemple, en raison de moyens limités ou en raison de conflit avec d'autres usages et aménagements du territoire. Dans tous les cas, le réseau de populations protégées doit contenir un maximum de populations, en conservant une taille efficace importante pour préserver un maximum de diversité génétique. Une sélection stratifiée des populations à protéger doit aussi être mise en place en cas d'isolement par la distance ou autre structuration génétique associée à une différenciation écologique (Nell & Cummings 2003; Whitlock et al., 2016).

L'ensemble des études conduites par différents auteurs et dans différentes situations biogéographiques converge vers l'observation que la structuration entre populations est forte pour les espèces menacées. Dans le même temps, la diversité intra-population est faible. En conséquence, la préservation de la diversité nécessite de maintenir un grand nombre de populations et de favoriser les échanges entre les populations.

Enfin, comme l'essentiel des études en lien avec l'évolution de la diversité génétique, ce travail n'a abordé la question qu'à travers la diversité génétique neutre, qui n'est pas toujours représentative de la variation génétique fonctionnelle. D'autres forces évolutives, comme la sélection, agissent sur la diversité fonctionnelle. La diversité génétique fonctionnelle est nécessaire à l'adaptation aux changements environnementaux. De plus, la dépression de consanguinité résulte de l'état homozygote d'allèles délétères donc d'allèles sous

sélection. L'effet des nouvelles pressions de sélection (comme le réchauffement climatique) et la connaissance des parties du génome concernées sont difficiles d'accès, d'autant plus que les réponses adaptatives peuvent être la conséquence de changement d'expression de plusieurs loci (Jump et al., 2009; Kardos et al., 2021). Néanmoins, la perte de diversité génétique neutre doit alerter sur la perte potentielle de diversité génétique fonctionnelle puisque la dérive et la migration impactent aussi la diversité génétique fonctionnelle (Kardos et al., 2021). La conservation de la diversité génétique en général paraît donc être une stratégie efficace (Kardos et al., 2021). Pour évaluer le coût-bénéfice d'effectuer un flux de gènes, par exemple en présence d'adaptation locale, la réalisation d'étude de génomique fonctionnelle demande une étendue d'expertises en génomique et bio-informatique qui rend les études encore coûteuses (Flanagan et al., 2018). La présence de différenciation génétique neutre et de différenciation environnementale peuvent être des premiers indicateurs, puis des manipulations comme la translocation peuvent permettre d'évaluer la présence d'adaptation locale.

## Prise en compte de l'évolution dans les mesures de gestion et de conservation comme réponse aux changements climatiques

### Résumé

Les interactions entre chercheurs et gestionnaires demeurent insuffisantes.

Deux documents de synthèses en français sur les principes de génétique des populations à utiliser en conservation illustrés par des cas d'études ont été produits.

Le choix des populations sources lors des renforcements peut être amélioré en utilisant des protocoles qui indiquent les processus en place comme la dépression d'allopéculation, de consanguinité et adaptation locale.

Entre autres travaux menés sur les espèces végétales rares, ceux conduits sur la centaurée de la Clape illustrent de manière directe les effets du changement climatique sur le déclin des populations végétales (Hadjou Belaid et al., 2018). Une stratégie possible de conservation est de favoriser le maintien des populations en prenant en compte leur environnement changeant et donc en conservant leur potentiel évolutif, potentiel dépendant du nombre d'individus reproducteurs et de la diversité génétique. L'association de ces deux composantes pour gérer les populations est intégrée dans le concept de rescousse évolutive (*evolutionary rescue*, Gonzalez et al., 2013). Ce concept est défini par le rétablissement des populations menacées par les changements environnementaux en utilisant la diversité génétique pré-existante ou de nouvelles mutations (Frankham et al., 2017).

Le renforcement des populations est une action de conservation possible pour mettre en application la stratégie de conservation qui consiste à maintenir ou à augmenter le potentiel évolutif des populations. Les attendus concernant le renforcement vont dépendre du protocole. Ce protocole est une réponse aux objectifs de conservation préalablement définis avant la décision de mettre en place un renforcement. La caractérisation génétique des populations participe à définir les objectifs de conservation, par exemple limiter la dépression de consanguinité. La caractérisation génétique permet aussi d'estimer les processus liés à une décision de conservation, par exemple le risque de dépression d'allopéculation lors de la mise en place d'un renforcement utilisant une population-source autre que celle renforcée.

Cette deuxième partie vise à réduire le décalage entre les connaissances issues des travaux de recherche en génétique des populations et plus

particulièrement en génétique de la conservation, et l'utilisation de ces notions en conservation appliquée en France. Ce travail devrait participer à la mise en pratique de la stratégie de maintien ou l'augmentation du potentiel évolutif. Gosselin et al. (2018) proposent des interfaces pour lier les connaissances issues des travaux de recherche et les actions de conservation. Cette tâche se place dans leur interface de « *traduction des connaissances* ». Pour favoriser l'intégration des résultats de recherche en conservation, plusieurs méthodes sont possibles et le choix de la méthode dépend du projet de conservation (Gosselin et., al 2018). Fabian et al. (2019) proposent la production par les scientifiques de publications synthétiques dans le langage national ou des sites en ligne pour favoriser la percolation des connaissances de recherche en conservation appliquée. Par exemple, ce type d'outils a été réalisé sur la thématique d'introduction d'espèces envahissantes (Decoq et al., 2021).

Dans le cadre du projet RENPOP, il a été proposé:

- d'établir une synthèse des mesures préconisées issues des travaux scientifiques en biologie et génétique des populations,
- de construire un guide de recommandations pour la conservation *in situ* des plantes à fleurs. La co-construction vise à favoriser l'utilisation de cet outil, comme les gestionnaires appliquent plus facilement des résultats issus de leurs expériences professionnelles plutôt qu'issus des articles scientifiques (Fabian et al., 2019).

#### *A- Co-construire des scénarios de gestion de la biodiversité végétale*

La co-construction d'un guide appliqué a nécessité l'écriture d'une synthèse sur les préconisations en génétique de la conservation. Ce document a été produit en partenariat avec des membres du réseau RESEDA-Flore. La version finale a été mise en ligne sur HAL (<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03205827v1>, 151 téléchargements en janvier 2023) et sur le site de RESEDA (<http://www.reseda-flore.eu/src/res/dir.php?t=3>, 132 téléchargements en janvier 2023). Dans un second temps, un travail a été réalisé sur un élément essentiel du protocole de renforcement, le choix des populations-sources. Ce travail, toujours réalisé en partenariat avec le réseau RESEDA-Flore, a permis la production d'un second guide méthodologique diffusé par les mêmes sites (<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03722321/> et <http://www.reseda-flore.eu/src/res/dir.php?t=1>). Un contexte explicite la dépression de consanguinité, la dépression d'allofécondation ou l'adaptation locale. Trois arbres de décision ont été construits pour déterminer les risques de dépression de consanguinité (Figure 4), de dépression d'allofécondation ou d'adaptation locale.

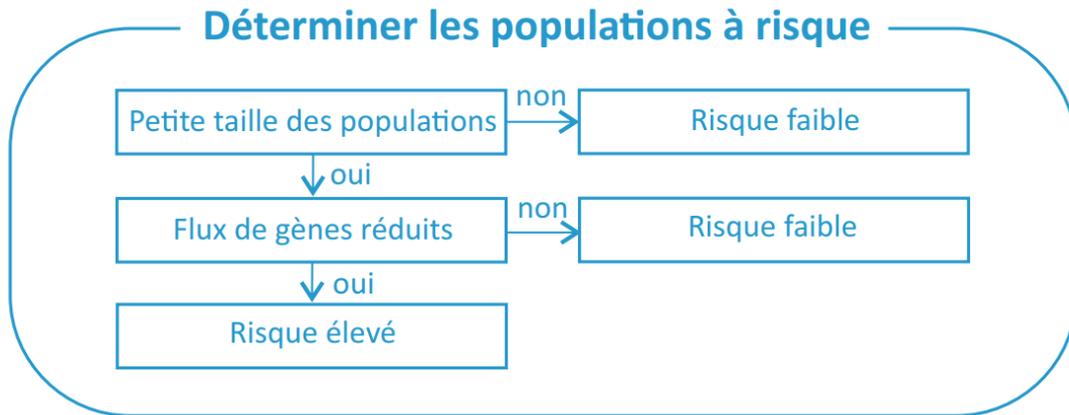


Figure 4 : Arbre de décision pour déterminer les populations à risque, exemple de la dépression de consanguinité. Figure issue de Ducrettet et al. 2022.

Ils permettent (1) une première évaluation du bénéfice / risque à mettre en place un flux de gènes et (2) une sélection des populations prioritaires pour des tests supplémentaires (Weeks et al., 2011). Des fiches exposent l'expérimentation, les résultats attendus sous forme de graphiques, l'interprétation des résultats, une proposition de tests statistiques possibles ainsi que les limites liées aux méthodologies (Figure 5).

**Conservation des populations végétales sauvages in situ**  
Fiche pratique 1.1

**Renforcement des populations végétales : caractérisation génétique des populations sans biologie moléculaire**  
**DEPRESSION DE CONSANGUINITE**

**Stratégie**

**Comparer les descendants issus de croisements intro et inter-populations ex situ**

Collecter les graines dans la population à risque pour obtenir des plantes-mères et réaliser des croisements avec des pollens de différentes provenances

Collecter les graines issues des croisements

Comparer les descendants 1<sup>re</sup> génération à différentes étapes de vie

**Comment détecter la dépression de consanguinité ?**

**Analyses statistiques possibles**  
Test t de Student / Modèles linéaires (ANCOVA) ou généralisés (GLM)

**Cas général :** on peut comparer les valeurs sélectives des descendants issus de croisements intra ou inter-populations par test-t sur des échantillons appariés. On peut effectuer une ANCOVA avec un effet famille-grand-maternelle et un effet croisement (intra/inter).

**Cas de nombreuses populations donneuses (n>5) :** on peut réaliser une corrélation entre performances des croisements et distance géographique entre la population mère et les populations donneuses de pollens.

**Résultats attendus**

(A) Dépression de consanguinité : Une meilleure valeur sélective des descendants issus de croisements inter-populations indique que la population focale souffre de dépression de consanguinité.  
(B et C) Absence de conclusion : (B) Une valeur sélective équivalente des descendants issus de différents croisements fait dans le sens d'une absence de dépression de consanguinité dans la population focale mais elle peut être due à une compensation avec de la dépression d'allofécondation (voir thème 2). (C) Une valeur sélective plus faible des descendants issus de croisements inter-populations indique une dépression d'allofécondation entre les populations concernées. Un tel résultat ne permet pas de conclure quant à l'absence ou la présence de dépression de consanguinité dans la population focale.

**Temporalité** expérience à réaliser une seule fois.

**Limites**  
La mise en évidence d'une différence entre traitements (type de croisements) dépend des conditions de culture : dans un environnement très favorable, il est possible que l'on ne détecte pas les différences entre individus. Par ailleurs, dépression de consanguinité et dépression d'allofécondation (voir fiche pratique 2.3) peuvent se compenser.

**Vigilance !**  
Le choix des individus participant à l'expérimentation doit être aléatoire dans chaque population, évitant de favoriser les plantes les plus robustes.

Figure 5: Configuration des fiches pratiques présentées dans le document d'aide à la construction d'un protocole de renforcement (Ducrettet et al. 2022).

Les stratégies pour estimer la présence de dépression de consanguinité sont: (1) la comparaison des descendant issus de croisement intra et inter populations (Affre & Thompson 1999; Sletvold et al., 2012; Moraes et al., 2018; Shi et al., 2018; Söderquist et al., 2020; Nebot et al., 2020) et (2) la corrélation entre la taille des populations et la performance des individus mesurée en *ex situ* ou en *in situ* (Diadema 2006; Bottin et al., 2007). La stratégie pour estimer la présence de dépression d'allofécondation est la comparaison des descendants issus de croisement intra et inter populations en *ex situ* ou en *in situ* (Courquin 2012; Schurr et al., 2019). Les stratégies pour estimer l'adaptation locale sont (1) la réalisation de translocations réciproques (Kawecki & Ebert 2004; Blanquart et al., 2013; Flanagan et al., 2018; Shi et al., 2018; Shemesh et al., 2018) et (2) le suivi de divergences phénotypiques supposées adaptatives en *ex situ* (Riba et al., 2005; Courquin 2012).

### *B- Interaction avec les gestionnaires*

Ce travail de transfert de connaissance apporte des éclairages intéressants sur la collaboration entre gestionnaires et chercheurs. Le projet RENPOP par la nature de ses objectifs doit intégrer des interactions entre les chercheurs et les gestionnaires pour bénéficier d'expertise dans différents aspects de la conservation. Les interactions avec les gestionnaires devaient majoritairement se faire par deux ateliers de travail tel que suggéré par Holderegger et al. (2019). Le premier a été substitué par un questionnaire dû au contexte Covid (voir chapitre précédent). Ce questionnaire a étudié l'intégration de la diversité génétique et des traits d'histoire de vie influençant cette dernière a été diffusé dans différents réseaux de gestionnaires (CBN, CEN, RESEDA) et par des sites de botanistes comme *Tela Botanica*. Cette diffusion massive n'a apporté que peu de réponses (21 questionnaires remplis). Nous avons aussi sollicité directement des gestionnaires via RESEDA.

Un autre atelier de travail devait être mis en place dans la continuité de la question évoquée dans la première partie de ce document. Sur les 34 personnes contactées, seulement cinq personnes ont répondu positivement à l'invitation. Quatre gestionnaires estimaient leur participation non-pertinente car ils ne s'intéressent pas à cet aspect ou qu'ils n'avaient pas la compétence, ce qui confirme la difficulté de prises en compte de cette question dans les mesures de gestion. Finalement le contexte Covid a nécessité l'annulation de ce deuxième atelier et la co-construction de cet outil a été faite, une nouvelle fois, par des échanges de courriers électroniques et des relectures.

Pour la première maquette transmise aux gestionnaires de RESEDA, seulement six personnes sur 44 ont fait un retour. De manière, similaire à

l'invitation à l'atelier, plusieurs gestionnaires ont exprimé qu'ils n'étaient pas en mesure de faire des commentaires pertinents. Ils n'ont pas participé aux projets pourtant leur point de vue est complémentaire pour cibler les contenus à proposer dans le guide. Ces réponses sont de même nature que celles obtenues dans des travaux similaires réalisés en Nouvelle-Zélande et en Australie, les gestionnaires ayant indiqué que la non-prise en compte de la diversité génétique était dû à un manque de formation à ce sujet (Cook & Sgrò, 2018; Taylor et al., 2017). La deuxième version du guide a été téléchargé 25 fois et un seul retour a été fait. Cette version de l'outil transmis prend en compte certaines suggestions faites par les 6 gestionnaires et une modification de la forme. Contrairement à la première version, le visuel de la deuxième version a été construit en collaboration avec une spécialiste en communication scientifique visuelle (Laurence Meslin).

Les suggestions des gestionnaires concernaient des questions de mise en forme d'éléments de synthèse (par exemple une figure d'aide à la décision récapitulant les points positifs et négatifs de chaque technique), des précisions sur les expérimentations ou des considérations logistiques c'est-à-dire le volume de travail nécessaire, les besoins d'équipement, de personnels et le temps minimal à consacrer. De plus, les relecteurs ont demandé davantage de vulgarisation dans l'introduction et un glossaire. Cette maquette a été également présentée à un groupe d'étudiants d'une licence professionnelle préparant aux métiers de la gestion de la biodiversité (Étude et Développement des Espaces Naturels, promotion 2021-2022, Université de Montpellier). Il en ressortit la nécessité d'apporter des précisions sur les aspects techniques requis pour mettre en œuvre les protocoles, par exemple la taille minimale d'échantillons.

La plupart des suggestions ont été intégrées. Néanmoins, il a été plus difficile de répondre aux attentes sur les considérations logistiques et autres précisions techniques. En effet, les réponses varient selon la biologie de l'espèce, la démographie, les moyens déjà à disposition dans la structure. Par conséquent, intégrer ces demandes très précises semblent peu réalistes pour un outil généralisable à plusieurs espèces et à plusieurs structures. Cet outil nécessite que les gestionnaires l'adapte selon les objets d'études et les conditions logistiques. La version finale mise en ligne fin juillet 2022 a été téléchargé 15 fois sur HAL (janvier 2023). Il est à noter que ce document circule en interne dans certaines structures professionnelles. La diffusion de l'existence de ce document continuera à être faite, notamment via des événements regroupant des gestionnaires comme les Convergences Botaniques ou *Mediterranean Plant Conservation Week*.

Dans le cadre, du projet RENPOP, les interactions entre gestionnaires et chercheurs ont été plus faibles qu'attendues. Le manque d'interactions entre

recherche et gestion a été souligné dans d'autres travaux de synthèse (ex rapport FRB 2018). Récemment, cette question a été abordée lors du dernier colloque des professionnels de l'écologie (salon *Ad Natura* 2022). Les interactions par courrier électronique peuvent entraîner une auto-censure, une implication moins importante et donc semblent moins efficaces que la méthode prévue initialement. Un gestionnaire contacté a souligné l'absence de « ligne de crédit » pour participer à des ateliers, ce qu'il fallait comprendre comme l'absence de temps de travail dédié à cette question. Sur d'autres sujets, les acteurs se sont montrés plus réactifs, par exemple, si on compare avec un autre projet (questionnaire d'opinion concernant les translocations) le nombre de répondants de la même catégorie visée est plus grand. L'absence de temps prévu pour participer à des ateliers peut entraîner une sur-sollicitation. De plus, les acteurs concernés, chercheurs et gestionnaires, ont de nombreuses contraintes. Les objectifs des chercheurs et des gestionnaires peuvent s'opposer, par exemple la recherche implique un sujet novateur alors que les gestionnaires ont besoin d'application rapide de résultats.

Néanmoins, il faudrait prévoir des ateliers avec une fréquence définie où les rencontres sont possibles, ateliers qui permettraient de définir des projets de recherches issus de problématiques de conservation. De plus, des projets de recherche-action peuvent être envisagés lorsque les projets permettent la rencontre des objectifs des deux structures. La collaboration directe n'est pas la seule solution. En plus de la formation initiale, des formations continues, du temps pour la lecture bibliographique et la participation à des ateliers devraient être financés dans les structures de conservation appliquée. Un atelier de formation de 3 heures sera mis en place dans le cadre de la licence professionnelle Études et Développement des Espaces Naturels (EDEN) de l'Université de Montpellier, il permettra d'enrichir la formation initiale des futurs chargés d'étude naturaliste. Par ailleurs, des formations sous forme de *webinaires* ou de *MOOC* sont aussi envisagées dans la continuité de ce travail. Les structures de conservation devraient pouvoir aussi ajuster le temps pour mettre en place une mesure de conservation en fonction de l'état des connaissances de l'espèce. Par exemple lors d'un projet, quelle que soit son origine, réglementaire ou conservatoire, si la biologie, l'écologie de l'espèce et la démographie de la population concernée ne sont pas connues, il faudrait prévoir du temps pour améliorer l'état des connaissances. L'amélioration des connaissances est prévue dans les plans nationaux et régionaux d'actions mais ces projets ne sont pas représentatifs de la conservation appliquée. Malgré les difficultés rencontrées dans la mise en place d'un dialogue, il est nécessaire de continuer à travailler sur les échanges entre chercheurs et gestionnaires.

## Efficacité des mesures de renforcement chez *Centaurea corymbosa* face au changement climatique

### Résumé

- Aucune détection de changement dans la diversité et la structuration génétique entre 1998 et 2018.
- Taille démographique et taille efficace réduite.
- Faible probabilité d'une réponse adaptative.
- Opérations de renforcement peu efficace.

Dans le cadre d'un partenariat avec le Conservatoire Botanique National Méditerranéen et le Parc Naturel Régional de la Narbonnaise, un suivi démographique et génétique de la Centaurée de la Clape (*Centaurea corymbosa*) est réalisé depuis 1994. Pour la partie démographique, le jeu de données actuel (juin 2022) contient l'histoire de vie de 7245 individus. Ce jeu de données est exceptionnel de par la profondeur temporelle du suivi, et son degré de détail (suivi individu-centré). Parallèlement, un suivi de la diversité génétique est réalisé sur un pas de temps de 8 ans (2 générations) avec plus de 600 individus génotypés depuis 1998.

La Centaurée de la Clape est une Astéracée endémique du Massif de Clape (Aude, Occitanie, France). Son aire de distribution est restreinte à 3 km<sup>2</sup> et la distance entre les populations naturelles varie entre 0,3 et 2,3 km. Les six populations connues, présentes sur les bords de falaises calcaires, sont de taille réduite variant de sept individus en fleurs pour la plus petite à 127 pour la plus grande (moyenne annuelle de 377 individus en fleur pour l'ensemble de l'espèce sur la période 1994-2022). L'espèce est monocarpique, pérenne, auto-incompatible, entomogame et anémochore. La myrmécochorie est présente mais peu efficace pour la dispersion des graines (Colas 1997; Imbert 2006). La capacité de dispersion est faible puisque la distance moyenne de dispersion est de 32 cm et 83% des juvéniles sont à 50 cm de distance de la plante mère (Riba et al., 2005). La période de floraison s'étend de mai à mi-août et les juvéniles émergent de septembre à décembre avec les pluies automnales et printanières (Colas 1997). L'espèce a une faible capacité de compétition, et la croissance et la survie des individus sont affectées par la présence d'autres espèces comme le brachypode rameux (Imbert et al., 2012).

Les modèles démographiques ont montré que les populations sont en déclin (Fréville 2001; Hadjou Belaid et al., 2018). Le climat affecte le taux de croissance avec un effet positif du nombre de jours de précipitation et un effet négatif des fortes températures (Hadjou Belaid et al., 2018). De plus, une augmentation d'événements extrêmes (chaleur, sécheresse) augmente la probabilité d'extinction (à 50 ans ou 100 ans) et baisse le temps moyen jusqu'à l'extinction (Hadjou Belaid et al., 2018). Dans la mesure où les populations sont en déclin continu avec une accélération récente en raison d'épisodes répétés de canicules (Hadjou Belaid et al. 2018), il a été mis en place un protocole de renforcement de chacune des 6 populations de l'espèce.

#### *A- Diversité génétique et paramètres démographiques*

La taille démographique de chacune des 6 populations est petite et l'isolement important (voir plus loin), on s'attend à une taille efficace faible donc à une importante dérive et une diversité génétique faible. Le déclin démographique observé pourrait augmenter l'isolement, donc augmenter la différenciation entre populations et la pente de l'isolement par la distance (IBD). Une autre situation serait celle d'un isolement total avec une perte de l'IBD à plus long terme (voir par exemple Lehen et al., 2021).

Les hypothèses étudiées ont été les suivantes : (1) une faible taille efficace, (2) une corrélation positive entre diversité génétique et taille des populations (3) une baisse de la diversité génétique au cours du temps, (4) une augmentation de la structure génétique au cours du temps.

#### Méthodes et analyses

Dans la mesure où les génotypes ont été récoltés sur 20 ans, avec des techniques différentes, il a d'abord fallu s'assurer de la qualité des données et notamment de la répétabilité des génotypages (marqueurs microsatellites). Ce travail, coûteux en temps, fait écho à d'autres travaux sur le contrôle-qualité des données. Les indicateurs de diversité et de structure génétique ont été estimés à partir de la librairie *genepop* (Rousset 2008) et de la librairie *RdiverSity* (Keenan et al., 2013). La valeur de la pente de l'isolement par la distance et sa significativité ont été évaluées à partir de *genepop* (Rousset 1997).

La taille efficace a été estimée avec une méthode démographique et une méthode génétique. L'estimation démographique de la taille efficace prend en compte une partie des sources de variations entre la taille efficace et la taille démographique. Elle prend en compte la variation due aux générations chevauchantes (Hill 1972) et celle due à une différence de contribution des

individus à la reproduction dans le cas d'une espèce auto-incompatible (Crow & Denniston 1988). La taille efficace a été déterminée en utilisant les données de génotypage avec la méthode du déséquilibre de liaison en utilisant le logiciel *Ne estimator* (Do et al., 2014).

### Résultats et implication pour la conservation

La taille efficace démographique est supérieure au nombre de plante en fleurs (Figure 6A), ce qui résulte de la longévité de l'espèce et du chevauchement de génération. Néanmoins, cette méthode intègre la variance reproductive à un seul stade de vie et elle fait l'hypothèse d'une population constante pour estimer la variance reproductive donc la taille efficace est probablement sur-estimée.

La taille efficace génétique est inférieure au nombre moyen de plante en fleurs (Figure 6B). Les hypothèses effectuées pour estimer la taille efficace via le déséquilibre de liaison sont les suivantes: absence de mutation, reproduction aléatoire, absence de migration et de sélection (Waples & Do 2010 ; Wang et al., 2016). L'absence de sélection est raisonnable pour des marqueurs neutres (Waples & Do 2010). Les Fis mesurés montrent en général une absence de déviation de l'équilibre d'Hardy-Weinberg et donc l'hypothèse d'une reproduction aléatoire n'est pas rejetée chez *C. corymbosa* (résultat non présenté). L'absence de flux de gènes entre populations est moins évidente pour *C. corymbosa*. L'estimation de la taille efficace des populations n'est pas affectée par la migration si elles sont isolées comme suggérées par les forts  $F_{st}$  spatiaux et les études de dispersion des graines (Riba et al., 2005). En revanche la présence d'un isolement par la distance en 1998 suggère que la taille efficace estimée peut être affectée par des flux de gènes entre les populations. En effet, les flux de gènes passés ou présents entraînent un équilibre mutation-dérive comme le montre la présence d'un IBD (voir résultat suivant). A taille efficace égale, la taille efficace d'une population avec un faible taux de migration sera sous-estimée par rapport à une population sans flux de gènes (Wang et al 2016). Il est donc possible que l'estimation via le déséquilibre de liaison sous-estime la taille efficace des populations de *C. corymbosa*.

Les deux méthodes donnent des estimations différentes de la taille efficace (Figure 6). Toutefois, les estimateurs de la taille efficace intra-population sont en générale inférieures à 500 donc les populations sont considérées à haut risque concernant les effets de la dérive (Hoban et al., 2020). Finalement, ces estimations permettent de borner la taille efficace des populations. De plus, elles effectuent des prédictions raisonnables de l'hétérozygotie attendue en 2018 (Tableau 1).

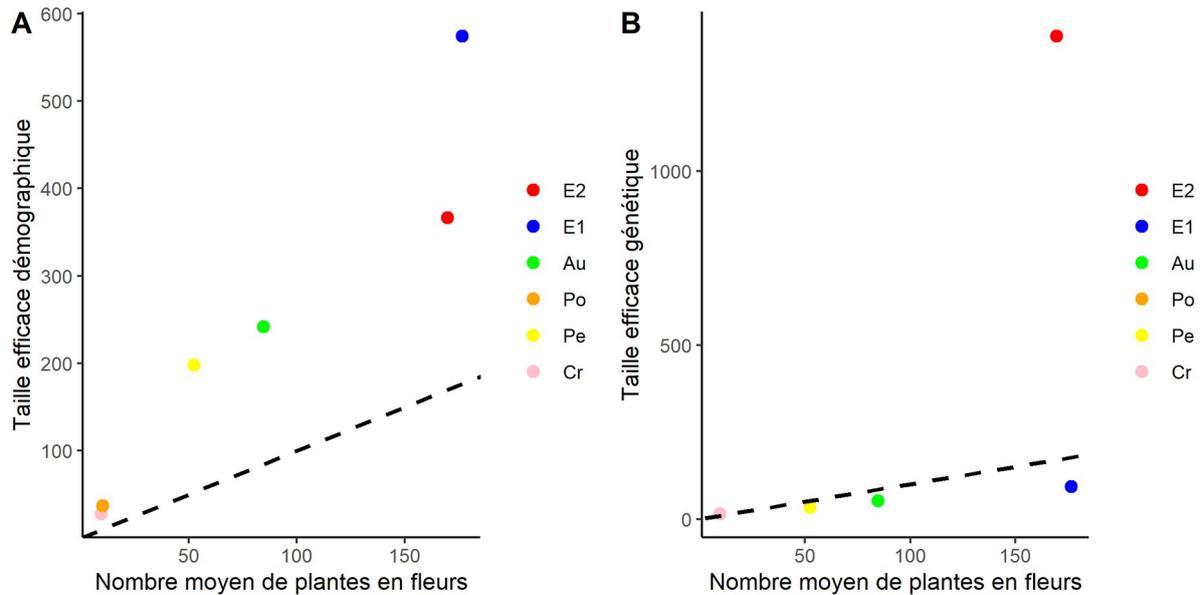


Figure 6: Comparaison entre les estimations de la taille efficace de *Centaurea corymbosa* et le nombre moyen de plantes en fleurs. A) Estimation de la taille efficace à partir des données démographiques. B) Estimation de la taille efficace à partir des données génétiques.

Tableau 1: Prédictions de l'hétérozygotie attendue en 2018 à partir de l'hétérozygotie attendue mesurée en 1998, date du premier échantillonnage de la diversité génétique chez *C. corymbosa*.  $He_{Nedémographique}$  et  $He_{NeLD}$  ont été estimées selon  $H_t = (1 - 1/2 Ne_0)^t H_0$  (Kimura 1969),  $Ne_0$  diffère entre les trois prédictions: (1) taille efficace démographique et (2) taille efficace génétique. Pour comparaison, sont données les hétérozygoties attendues mesurées avec 8 loci (dernière colonne, valeur moyenne et écart-type).

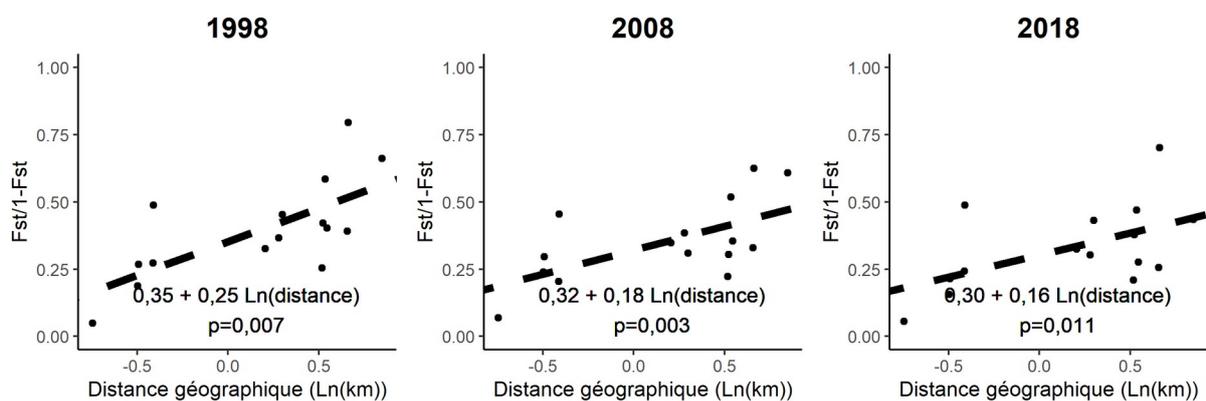
Population	$He_{Nedémographique}$	$He_{NeLD}$	$He_{mesurée}$
Enferrets 2	0,534	0,536	0,539 (0,210)
Enferrets 1	0,577	0,564	0,573 (0,263)
Auzils	0,503	0,484	0,492 (0,284)
Portes	0,306	NA	0,351 (0,241)
Peyrals	0,436	0,411	0,480 (0,227)
Crouzade	0,430	0,399	0,442 (0,110)
Espèce	0,6278	NA	0,6205 (0,257)

La relation entre taille des populations et diversité, qu'elle soit mesurée par l'hétérozygotie attendue ou la richesse allélique, n'apparaît pas comme significative (voir aussi Fréville et al. 1999). Il est à noter que l'hétérozygotie attendue, un des estimateurs de la diversité génétique, de *Centaurea corymbosa* est plus faible que celle de sa proche apparentée à large répartition, *Centaurea*

*stoebe* (voir Ducrettet et al. 2023). Elle est aussi plus faible que celle observée chez *Centaurea filiformis*, endémique de Sardaigne présente sur 14 sites, dont la diversité a été aussi mesurée sur 8 loci microsattellites, dont 2 communs à notre étude (Farris et al., 2018). Le suivi temporel de la diversité génétique ne montre pas de changement significatif de diversité génétique (Tableau 2). L'isolement par la distance est significatif pour les trois campagnes d'échantillonnage (Figure 7). De plus les valeurs de pente de la régression du modèle d'IBD ne sont pas significativement différentes entre années (test-t bilatéral,  $p > 0,05$ ).

*Tableau 2 Indicateurs de diversité génétique des populations au cours du temps.*

Population	Hétérozygotie attendue (écart-type)			Richesse allélique (min/max)		
	1998	2008	2018	1998	2008	2018
Enferrets 2	0,53 (0,23)	0,55 (0,18)	0,54 (0,21)	3,32 (2,88; 3,75)	3,36 (2,87; 3,87)	3,36 (2,87 ; 3,75)
Enferrets 1	0,58 (0,21)	0,56 (0,28)	0,57 (0,26)	3,73 (3,25 ; 4,25)	3,76 (3,12; 4,37)	3,97 (3,50 4,50)
Auzils	0,51 (0,27)	0,51 (0,29)	0,49 (0,28)	3,38 (2,87 ; 3,75)	3,29 (2,62; 4,00)	3,38 (2,87 ; 3,87)
Portes	0,33 (0,26)	0,32 (0,23)	0,35 (0,24)	2,31 (1,87; 2,75)	2,11 (1,75; 2,50)	2,65 (2,00; 3,25)
Peyrals	0,44 (0,22)	0,43 (0,22)	0,48 (0,23)	2,58 (2,25 ; 2,87)	2,38 (2,12; 2,62)	2,73 (2,37 3,00)
Crouzade	0,47 (0,14)	0,52 (0,14)	0,44 (0,11)	2,44 (2,25 ; 2,62)	2,83 (2,37 ; 3,25)	2,45 (2,25 ; 2,62)



*Figure 7: Relation entre distance géographique (transformée en log) et  $F_{st}/1-F_{st}$  entre paires de population mesurée à chaque campagne d'échantillonnage génétique. Le modèle d'isolement par la distance est significatif pour chaque année (voir texte pour détails).*

Malgré des tailles de populations réduites, le temps de génération de *C. corymbosa* semble limiter les effets de la dérive sur la diversité et la structure génétique, notamment sur le pas de temps étudié de 20 ans qui équivaut à un écart maximal de 3,9 à 4,8 générations entre les mesures de diversité génétique. Néanmoins sur le long terme, les estimations de la taille efficace démographique et génétique montrent que les populations sont à haut risque concernant la perte de diversité génétique liée aux effets de la dérive. Si on l'on suit les projections

démographiques conséquentes de l'augmentation des températures et de la baisse du nombre de jours de pluies, la taille des populations devrait connaître une réduction continue (Hadjou Belaid et al., 2018). Un sauvetage évolutif en réponse au changement climatique semble peu probable sans intervention humaine. Le renforcement des populations semble être une stratégie plus que nécessaire.

*Ce que nous dit la centaurée de la Clape pour les autres espèces...*

En dehors de la situation de la Centaurée de la Clape, ce travail montre que la taille efficace est un paramètre difficile à estimer. Les méthodes démographiques nécessitent l'appropriation d'une littérature scientifique ardue et un suivi démographique conséquent. De même, les méthodes génétiques nécessitent des données de diversité génétique qui sont peu disponibles comme on a pu le voir dans la première partie. Par ailleurs, ces méthodes nécessitent des tailles d'échantillon qui peuvent être supérieures au nombre de plantes qu'il est possible de prélever chez les espèces rares.

Malgré ces difficultés, la taille efficace reste un paramètre important à considérer en conservation. Les estimations classiques de taille de population, souvent le nombre de plantes en fleurs observées dans une localité, sont une première information, mais qu'il convient de corriger selon la biologie de l'espèce ou la démographie de la population concernée (Tableau 3). L'intégration de ces éléments contribuerait à mieux prendre en compte la taille efficace et donc les processus associés.

Le potentiel évolutif des populations peut être préservé, voire augmenté, en modulant certaines caractéristiques des populations (voir Tableau 3). La variabilité génétique intra-population peut ainsi être augmentée en favorisant les flux de gènes entre populations. Pour limiter la perte de la diversité génétique par dérive, la taille efficace des populations peut être augmentée. Le renforcement agit sur la taille des populations et éventuellement sur les flux de gènes. Cette manipulation engendre la création de populations présentant de nouvelles caractéristiques démographiques et génétiques. Ces valeurs modifiées vont être déterminantes pour l'avenir de la population créée. Les choix qualitatifs et quantitatifs des individus-sources doivent être faits en connaissant les caractéristiques des populations et de l'espèce (Tableau 3) pour appréhender la dépression de consanguinité, la dépression d'allofécondation, la rupture d'adaptation locale, le potentiel évolutif initial et son évolution. D'autres risques sont à intégrer par exemple ceux liés à la stochasticité démographique.

*Tableau 3: Synthèse des caractéristiques biologiques de l'espèce concernée et de la population ciblée à connaître pour préserver le potentiel évolutif des populations et effet attendu notamment sur la taille efficace ou le rapport taille efficace/taille démographique ( $N_e/N_d$ ).*

Caractéristiques	Effet attendu
<b>Espèce</b>	
Banque de graines	Augmente $N_e/N_d$
Longévité/Temps de générations	Augmente $N_e/N_d$
Monoécie/Dioécie	Sex-ratio biaisé diminue $N_e/N_d$
Allogame/autogame	$N_e$ allogame > $N_e$ autogame
<b>Population</b>	
Taille démographique	Corrélation positive entre $N_e$ et $N_d$
Variance de reproduction inter-individu	$N_e$ diminue avec l'augmentation de la variance
Flux de gènes	Préservation du potentiel évolutif maximisée avec un flux intermédiaire

### *B- Bilan des renforcements chez la Centaurée de la Clape*

Les objectifs du renforcement des populations de *Centaurea corymbosa* sont: 1) limiter les effets de la stochasticité démographique et 2) augmenter la variabilité génétique pour augmenter la probabilité d'un sauvetage évolutif. La différenciation génétique neutre mesurée n'exclut pas la mise en place d'un flux de gènes entre les populations. En effet, mélanger des individus issus des 6 populations semble plus bénéfique par rapport aux risques potentiels puisque la migration est maintenue faible au cours du temps et des précédents résultats montrent une absence de dépression d'allofécondation (Fréville 2001) et une sélection homogénéisante (Petit et al., 2001). Le suivi du renforcement est pour le moment uniquement démographique. Le suivi génétique sera effectué lorsque plusieurs individus atteindront un diamètre de 5 cm pour éviter un impact sur les individus prélevés. Nous faisons ici un premier bilan démographique. A titre indicatif les paramètres démographiques des placettes sont comparés avec les paramètres issus des quadrats démographiques des populations naturelles. Pour rappel, ces quadrats sont utilisés pour le suivi individu-centré de plantes présentes sans intervention depuis 1994. L'égalité entre les paramètres démographiques ne pourra pas être interprété comme indicateur de succès puisque les populations naturelles sont en déclin. Néanmoins, ils permettent de renseigner la spécificité ou non des paramètres démographiques des placettes de renforcement.

#### Méthode et analyse

Le protocole a donné lieu à l'avis N°2014-10 du CSRPN Languedoc-Roussillon du 1er juillet 2014, puis une autorisation des renforcements par l'arrêté préfectoral n° 2018-s-28 du 1er août 2018 valable jusqu'en 2022. Le protocole initial a été effectué de manière à maximiser la diversité génétique. Les graines utilisées sont issues de croisement entre individus de populations différentes avec une phase de culture en pépinière afin d'avoir une quantité massive de graines disponibles (Figure 8). Ces graines sont conservées à 4°C au laboratoire.

*Figure 8: Culture en pépinière pour produire des graines. Les plantes (génération F0) sont issues de graines récoltées dans les populations naturelles. Les graines issues des pollinisations libres (F1) dans cette pépinière sont celles utilisées dans les renforcements. Photo: V. Genet, PNR*



Quatre cents lots de 100 graines chacun ont été composés en prenant une seule graine dans 100 familles choisies aléatoirement parmi les 333 familles maternelles disponibles. Entre 2018 et 2022 à chaque automne, à l'exception de 2020, 100 lots de 100 graines ont été répartis dans les 6 populations sur des sites, nommés placettes de renforcement, *a priori* favorables (Figure 9). Les placettes de renforcement utilisées sont les mêmes dans l'ensemble du dispositif. Par la suite, le suivi démographique des placette de renforcement a été effectué tous les ans, en mars de l'année suivante et en juin pour le suivi des plantes en fleurs.

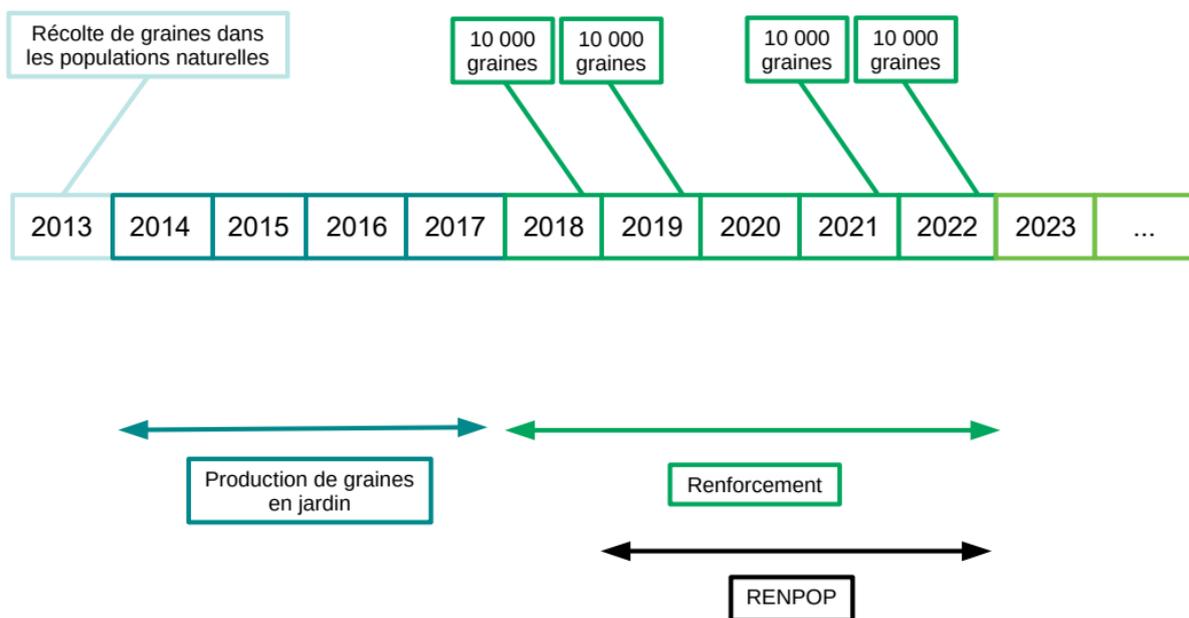


Figure 9 : Chronologie du renforcement des populations de *Centaurea corymbosa*

Avant chaque action de renforcement, un test de germination a été réalisé en laboratoire et a permis de confirmer la viabilité des graines (*i.e.* germination > 95%). Nous possédons peu de données sur le taux de germination en conditions naturelles. Lors d'une précédente action de création de populations, des taux d'émergence supérieurs à 30 % ont été observés : 356 plantules pour 1050 graines pour une action menée en 1994 et 272 pour 900 graines pour une action menée en 1995. Ces taux d'émergence sont des taux *optimistes* dans la mesure où les graines ont été introduites individuellement à la pince dans des fissures (voir Colas et al. 2008 ; Kirchner 2005).

Des taux d'émergence sans intervention humaine peuvent être estimés à partir des quadrats démographiques, par exemple pour les périodes correspondant aux actions de renforcement (Tableau 4). Ces estimations sont des taux *pessimistes* puisque des plantules issues de graines dispersées à l'extérieur des quadrats ne sont pas considérées

*Tableau 4 : Estimation du taux de germination en population naturelle à partir des données des quadrats démographiques. Le nombre de plantes en fleur et le nombre de capitules correspondent à des données d'observation sur les quadrats démographiques. Le nombre de graines produite a été estimé à partir du nombre moyen de graines/capitule (25 selon Colas et al 2001).*

	2018-2019	2019-2020	2021-2022	2022-2023
Nombre de plantes en fleur en juin	2	3	5	2
Nombre de capitules	139	120	182	8
Nombre de graines estimées	3475	3000	4550	200
Nombre de plantules observées	112	5	52	3
Taux d'émergence	3,2 %	0,2 %	1,1 %	1,5 %

Le taux de mortalité observé durant l'été 2022 a été estimé à partir du ratio nombre de plantes observées en mars 2022 sur nombre de plantes observées en octobre 2022. Les plantes en fleurs ont été exclues du ratio puisque la plante est monocarpique (mortalité après la reproduction). Ce taux a été calculé pour les placettes de renforcement et pour les quadrats démographiques. Par ailleurs, un taux de mortalité attendu compte-tenu des conditions climatiques de l'été 2022 a été estimé à partir des données climatiques relevées en été 2022 (données issues de la plateforme INRAE CLIMATIK, station Pech Rouge, Delannoy et al. 2022) et des modèles linéaires décrits dans Hadjou Belaid et al. (2018).

### Résultats

Initialement, le nombre de placettes de renforcement était de 100. La seconde année (octobre 2019) et la troisième (octobre 2021), le nombre a diminué car des placettes n'ont pas été retrouvées (probablement en raison de destruction des marques par des animaux). Lors de l'opération réalisée en octobre 2022, les placettes sur lesquelles aucune plantule n'avait été observée lors des 3 opérations précédentes ont aussi été supprimées (n=10).

Le nombre de plantules observées en mars d'une année est le résultat combiné du taux de germination des graines semées en octobre et du taux de survie des jeunes plantules. Si l'on tient compte des taux de germination observés dans les précédentes opérations (voir plus haut), ce paramètre démographique est relativement faible (< 4%), mais peu différent de paramètres relevés en populations naturelles (voir plus haut). Il est aussi à noter l'absence de différences entre années (différence entre années non significative,  $p=0,29$ ). Toutefois, de fortes variations sont observables entre populations (interaction population x année significative  $p<0,0001$ , Tableau 5). Une variation des paramètres

démographiques entre populations a été aussi mis en évidence dans le suivi démographique des populations naturelles (Fréville 2001).

*Tableau 5: Bilan des opérations de renforcement réalisées entre octobre 2018 et octobre 2022 dans chacune des 6 populations naturelles. Pour chaque opération de renforcement (octobre 2018, 2019, 2021 et 2022) sont donnés le nombre de placettes utilisées et le nombre de plantules observées en mars de l'année suivante.*

Population	2018	2019		2020		2021		2022		2023
	Octobre placettes	Mars plantules								
Enferrets 1	27	74	27	67	25	116	24	259		
Enferrets 2	28	41	27	83	27	115	25	166		
Auzils	17	167	17	116	17	22	13	79		
Les Portes	11	111	11	110	11	110	11	130		
Peyrals	7	46	7	21	7	46	7	43		
Crouzade	10	12	10	14	10	38	7	51		
Total	100	451	99	411	97	447	87	728		

A partir du nombre de plantules observées et du nombre de rosettes végétatives à l'année  $n$ , il est possible de faire des projections démographiques pour estimer le nombre de plantes végétatives à l'année  $n+1$  en utilisant les modèles matriciels développés à partir des données du suivi démographique.

A l'exception de la population Portes, le nombre de plantes végétatives observées en mars 2021 et en mars 2022 était supérieur au nombre attendu (Tableau 6). Les premières plantes en fleurs ont été observées en juin 2022 ce qui était attendu puisque l'âge moyen à la floraison est 4,5 ans pour cette espèce.

Tableau 6: Nombre de plantes végétatives et en fleurs observées issues des renforcement de 2018, 2019 et 2021. Entre parenthèses, sont données les valeurs attendues selon les paramètres de transition de Hadjou Belaid et al. (2018) et le nombre de plantules.

Population	Plantes végétatives en mars 2021	Plantes végétatives en mars 2022	Plantes en fleurs en juin 2022
Enferrets 1	72 (37)	64 (21)	4 (4)
Enferrets 2	55 (36)	40 (20)	4 (4)
Auzils	110 (71)	69 (42)	2 (8)
Les Portes	7 (58)	21 (34)	0 (7)
Peyrals	29 (16)	4 (9)	0 (2)
Crouzade	10 (7)	7 (4)	0 (1)
Total	283 (227)	205 (132)	10 (27)

Malgré un taux de germination relativement faible, la survie des rosettes était plutôt favorable à l'action de renforcement jusqu'en mars 2022, ce qui a permis d'observer plus de rosettes végétatives en mars 2021 et 2022 qu'attendu en utilisant les projections démographiques (à l'exception d'une population, Tableau 6). Cependant, l'été 2022 a été marqué par une température moyenne largement au-dessus des normales saisonnières.



Figure 10: rosette végétative morte observée en octobre 2022. Cette mortalité résulte certainement de la canicule de l'été 2022. Photo E. Imbert

En effet, la température moyenne enregistrée pour les mois de juin-juillet-août entre 1990 et 2021 est de 22,55°C (min = 20,99°C en 2011 et max = 24,82°C en 2003) alors que la température moyenne a été de 25,06°C en 2022 pour les mêmes 3 mois. Cette événement de canicule a entraîné une mortalité estivale des rosettes important (Figure 10). Toutefois, la mortalité observée sur les placettes de renforcement est

globalement inférieure à celle observée sur les quadrats démographiques (Tableau 8). Par ailleurs, la mortalité observée (0,48) est plus faible que celle estimée en utilisant les modèles qui associent température et mortalité des rosettes (valeur estimée avec une température de 25,06°C = 0,60 IC 0,53- 0,67).

*Tableau 8 : Nombre de plantes végétatives observées en juin et octobre 2022 sur les placettes de renforcement, taux de mortalité estivale observé sur les placettes de renforcement et sur les quadrats démographiques pour la même période.*

Population	Plantes végétatives		Mortalité	
	juin 2022	octobre 2022	renforcement	quadrat
Enferrets 1	60	17	0,72	0,71
Enferrets 2	36	23	0,36	0,91
Auzils	67	40	0,40	0,73
Les Portes	21	6	0,71	0,89
Peyrals	4	3	0,25	0,25
Crouzade	7	6	0,14	0
Total	195	95	0,48	0,83

Le dernier bilan a été réalisé en mars 2023 (nombre de plantules, Tableau 5). Si l'on considère les placettes sans plante en fleurs observée en juin 2022 (Tableau 6), donc les populations de Crouzades, Peyrals et Portes, les plantules observées ne sont issues que des renforcements d'octobre 2022 et le nombre de plantules est du même ordre que les opérations précédentes (à l'exception de la Crouzade). Pour les 3 autres populations (Enferrets 1 et 2, Auzils), les plantules observées sont issues à la fois des renforcements d'octobre 2022 et des plantes en fleur observées en juin 2022. Logiquement, le nombre de plantules observées en mars 2023 est largement supérieur à celui les années précédentes.

## Conclusion

La synthèse de la diversité génétique montre une capacité évolutive potentiellement limitée pour les espèces menacées en France. La mise en place d'un flux de gènes pourrait potentiellement être bénéfique à condition que les problématiques de dépression d'allofécondation, de rupture d'adaptation locale et autres risques soient traités. Bien que le renforcement des populations soit préconisé par les gestionnaires, la mise en place d'un flux de gènes entre populations semble rarement réalisé. Les renforcements réalisés, souvent dans un cadre réglementaire en lien avec la séquence ERC, se font souvent avec une seule population source. Les effets attendus de ce type de renforcement sont avant tout de limiter la stochasticité démographique et la perte future de diversité génétique à condition que le nombre d'individus soit suffisant. Nous avons construit des fiches actions pour permettre aux gestionnaires d'avoir des protocoles pour tester la dépression de consanguinité, la dépression d'allofécondation et l'adaptation locale et donc effectuer des choix éclairés pour construire leurs protocoles de renforcement. Notre étude de cas sur la centaurée de la Clape nous a permis de faire une synthèse des traits d'histoire de vie et des paramètres démographiques qui agissent sur la taille efficace. Pour le moment ces traits d'histoire de vie ne sont pas renseignés dans les plans de gestions. Ces traits d'histoire de vie et ces paramètres démographiques alimenteraient les réflexions sur les mesures de gestions ou réglementaires mis en place sur une population. Nous avons fourni des outils pour favoriser la prise en compte des processus évolutifs en conservation notamment dans le cas d'un renforcement mais l'utilité de ces derniers ne peut pas encore être évalué.

## Liste des productions

L'intégralité de ces productions sont en libre-accès sur HAL

Ducrettet J., Maurice S., Imbert E. 2023. How much do we know and how much do we care about genetic diversity of threatened plants ? A case study from the French flora, *Botany Letters*, 170 : 110-118. DOI:10.1080/23818107.2022.2125902.

<https://hal.umontpellier.fr/hal-03786687v1>

Imbert E., Ducrettet J., Maurice S. 2021. Gestion de la diversité génétique pour la conservation in situ des espèces végétales - Synthèse des principes fondamentaux et préconisations. Université de Montpellier (UM), FRA; Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier. 2021.

<https://hal.umontpellier.fr/hal-03205827v1>

Ducrettet J., Maurice S., Meslin L., Imbert E. 2022. Méthodes de caractérisation génétique des populations végétales- Aides à la construction d'un protocole de renforcement. Rapport Inedit. Institut des Sciences de l'Evolution, Université de Montpellier RESEDA-Flore. 21p

<https://hal.umontpellier.fr/hal-03722321v1>

Communication dans des conférences scientifiques

Ducrettet J , Imbert E 2021. How much do we know about genetic diversity of threatened plants? 3rd Mediterranean Plant Conservation Week « Plant Conservation Strategies: from Science to Practice ». Greece.

Imbert E., 2021. 25 ans de recherches sur la centaurée de la Clape : bilan et perspectives. 2èmes Convergences Botaniques Montpellier.

## Bibliographie

- Affre, Thompson. 1999. Variation in self-fertility, inbreeding depression and levels of inbreeding in four *Cyclamen* species. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1999.00015.x>
- Allendorf FW, Luikart G, Aitken SN. Conservation and the Genetics of Populations. :630.
- Arpin I., Collin A., Landrieu G., Borg D., Bray F., François H., Mazard C., Ronsin G., Cayocca F., Anna Echassoux, Julliot C., Laffitte D., Mougey T., Sarrazin F., Séon-Massin N., Thompson J. 2018. Chercheurs et gestionnaires d'espaces naturels protégés des liens à construire. FRB. 76p
- Bell DA, Robinson ZL, Funk WC, Fitzpatrick SW, Allendorf FW, Tallmon DA, Whiteley AR. 2019. The Exciting Potential and Remaining Uncertainties of Genetic Rescue. *Trends Ecol Evol.* 34(12):1070–1079. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.06.006>
- Blanquart F, Kaltz O, Nuismer SL, Gandon S. 2013. A practical guide to measuring local adaptation. Ebert D, editor. *Ecol Lett.* 16(9):1195–1205. <https://doi.org/10.1111/ele.12150>
- Bottin L, Le Cadre S, Quilichini A, Bardin P, Moret J, Machon N. 2007. Re-establishment trials in endangered plants: A review and the example of *Arenaria grandiflora*, a species on the brink of extinction in the Parisian region (France). *Écoscience.* 14(4):410–419. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2007\)14\[410:RTIEPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2007)14[410:RTIEPA]2.0.CO;2)
- Chamberlain S, Barve V, Mcglinn D, Oldoni D, Desmet P, Geffert L, Ram K. 2022. rgbif: Interface to the Global Biodiversity Information Facility API. R package version 3.7.2, <https://CRAN.R-project.org/package=rgbif>.
- Christmas MJ, Breed MF, Lowe AJ. 2016. Constraints to and conservation implications for climate change adaptation in plants. *Conserv Genet.* 17(2):305–320. <https://doi.org/10.1007/s10592-015-0782-5>
- Colas B, Olivieri I, Riba M. 2001. Spatio-temporal variation of reproductive success and conservation of the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Biol Conserv.* 99:375–386.
- Colas B, Kirchner K, Riba M, Olivieri I, Mignot A, Imbert E, Beltrame C Carbonell, Fréville H. 2008. Restoration demography: a 10-year demographic comparison between introduced and natural populations of endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *J. Applied Ecol.* 45 : 1468-1476. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01536.x
- Cole TC. 2003. Genetic variation in rare and common plants. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 34:213–237.
- Cook CN, Sgrò CM. 2018. Understanding managers' and scientists' perspectives on opportunities to achieve more evolutionarily enlightened management in conservation. *Evol Appl.* 11(8):1371–1388. <https://doi.org/10.1111/eva.12631>
- Courquin B. 2012. Prise en compte de l'adaptation locale et de la dépression hybride en biologie de la conservation Exemple de *Biscutella neustriaca*, endémique de Haute Normandie. Thèse de doctorat, Université de Lille, 209p.
- Crandall KA, Bininda-Emonds ORP, Mace GM, Wayne RK. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends Ecol Evol.* 15:290–295.
- Crow JF, Denniston C. 1988. INBREEDING AND VARIANCE EFFECTIVE POPULATION NUMBERS. *Evolution.* 42(3):482–495. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1988.tb04154.x>
- Decoq G, Dodinet E, Dupont JM, Gouyon PH, Muller S, Précigout PA, Sélosse MA. 2021. L'introduction d'essences exotiques en Forêt. Société botanique de France, 74p.
- Delannoy D, Maury O, Décome J 2022, « CLIMATIK : système d'information pour les données du réseau agroclimatique INRAE », <https://doi.org/10.57745/AJNXEN>, Recherche Data Gouv, V1
- Diadema K. 2006. Apport de la phylogéographie, de la dynamique et de la structure des populations pour la conservation de végétaux endémiques méditerranéens. Thèse de doctorat, Université de Aix Marseille, 215p.
- Do C, Waples RS, Peel D, Macbeth GM, Tillett BJ, Ovenden JR. 2014. NeEstimator v2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (Ne) from genetic data. *Mol Ecol Resour.* 14(1):209–214. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12157>
- Duminil J, Fineschi S, Hampe A, Jordano P, Salvini D, Vendramin GG, Petit RJ. Can Population Genetic Structure Be Predicted from Life-History Traits? :22.
- Fabian Y, Bollmann K, Brang P, Heiri C, Olschewski R, Rigling A, Stofer S, Holderegger R. 2019. How to close the science-practice gap in nature conservation? Information sources used by practitioners. *Biol Conserv.* 235:93–101. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.04.011>
- Farris E, Filigheddu R, Mameli G, Falanga V, Vanetti I, Rosati L, Binelli G. 2018. Is population genetic structure of vascular plants shape more by ecological or geographic factors ? A case study on the Mediterranean endemic *Centaurea filiformis* (Asteraceae). *Plant Biology* 20 : 936-947. <https://doi.org/10.1111/plb.12853>

- Flanagan SP, Forester BR, Latch EK, Aitken SN, Hoban S. 2018. Guidelines for planning genomic assessment and monitoring of locally adaptive variation to inform species conservation. *Evol Appl.* 11(7):1035–1052. <https://doi.org/10.1111/eva.12569>
- Frankham R, Ballou J, Ralls K, Eldridge M, Dudash M, Fenster C, Lacy R, Sunnucks P. 2017. Genetic Management of Fragmented Animal and Plant Populations. [place unknown]. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198783411.001.0001>
- Fréville H. 2001. La Centaurée de la Clape: Biologie d'une espèce rare et réflexions méthodologiques. PhD Dissertation. Dissertation P, editor. Montpellier: Université Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc.
- Fréville H, Colas B, Riba M, Caswell H, Mignot A, Imbert E, Olivieri I. 2004. Spatial and temporal demographic variability in the endemic plant *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Ecology.* 85:694–703.
- Gamba D, Muchhala N. 2020. Global patterns of population genetic differentiation in seed plants. *Mol Ecol.* 29(18):3413–3428. <https://doi.org/10.1111/mec.15575>
- Gitzendanner MA, Soltis PS. 2000. Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. *Am J Bot.* 87:783–792.
- Gonzalez A, Ronce O, Ferriere R, Hochberg ME. 2013. Evolutionary rescue: an emerging focus at the intersection between ecology and evolution. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 368(1610):20120404–20120404. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0404>
- Gosselin F, Cordonnier T, Bilger I, Jappiot M, Chauvin C, Gosselin M. 2018. Ecological research and environmental management: We need different interfaces based on different knowledge types. *J Environ Manage.* 218:388–401. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.04.025>
- Hadjou Belaid A, Maurice S, Fréville H, Carbonell D, Imbert E. 2018. Predicting population viability of the narrow endemic Mediterranean plant *Centaurea corymbosa* under climate change. *Biol Conserv.* 223:19–33. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.04.019>
- Hamrick JL, Godt MJW. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 351:1291–1298. doi:10.1098/rstb.1996.0112
- Hill WG. 1972. Effective size of populations with overlapping generations. *Theor Popul Biol.* 3(3):278–289. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(72\)90004-4](https://doi.org/10.1016/0040-5809(72)90004-4)
- Hoban S, Bruford M, D'Urban Jackson J, Lopes-Fernandes M, Heuertz M, Hohenlohe PA, Paz-Vinas I, Sjögren-Gulve P, Segelbacher G, Vernesi C, et al. 2020. Genetic diversity targets and indicators in the CBD post-2020 Global Biodiversity Framework must be improved. *Biol Conserv.* 248:108654. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108654>
- Hoffmann AA, Miller AD, Weeks AR. 2021. Genetic mixing for population management: From genetic rescue to provenancing. *Evol Appl.* 14(3):634–652. <https://doi.org/10.1111/eva.13154>
- Holderegger R, Balkenhol N, Bolliger J, Engler JO, Gugerli F, Hochkirch A, Nowak C, Segelbacher G, Widmer A, Zachos FE. 2019. Conservation genetics: Linking science with practice. *Mol Ecol.* 28(17):3848–3856. <https://doi.org/10.1111/mec.15202>
- Jenkins DG, Carey M, Czerniewska J, Fletcher J, Hether T, Jones A, Knight S, Knox J, Long T, Mannino M, et al 2010. A meta-analysis of isolation by distance: relic or reference standard for landscape genetics? *Ecography.* 33(2):315–320. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06285>
- Jin Y, Qian H. 2019. V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography.* 42(8):1353–1359. <https://doi.org/10.1111/ecog.04434>
- Jump AS, Marchant R, Peñuelas J. 2009. Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends Plant Sci.* 14(1):51–58. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.002>
- Kardos M, Armstrong E, Fitzpatrick S, Hauser S, Hedrick P, Miller J, Tallmon DA, Funk WC. 2021. The crucial role of genome-wide genetic variation in conservation [Internet]. [accessed 2022 May 4]:2021.07.05.451163. <https://doi.org/10.1101/2021.07.05.451163>
- Keenan K, McGinnity P, Cross TF, Crozier WW, Prodöhl PA. 2013. diveRsity: An R package for the estimation of population genetics parameters and their associated errors, *Methods in Ecology and Evolution.* <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12067>
- Kawecki TJ, Ebert D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecol Lett.* 7(12):1225–1241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x>
- Kirchner F. 2005. Conservation et développement des connaissances : un double objectif pour l'étude des espèces menacées. Thèse de doctorat, Université Paris VI.
- Lehnen L, Jan P-L, Besnard A-L, Fourcy D, Kerth G, Biedermann M, Nyssen P, Schorcht W, Petit EJ, Puechmaille SJ. 2021. Genetic diversity in a long-lived mammal is explained by the past's demographic shadow and current connectivity. *Mol Ecol.* 30(20):5048–5063. <https://doi.org/10.1111/mec.16123>

- Médail F, Baumel A. 2018. Using phylogeography to define conservation priorities: The case of narrow endemic plants in the Mediterranean Basin hotspot. *Biol Conserv.* 224:258–266. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.05.028>
- Moraes MA, Kubota TYK, Rossini BC, Marino CL, Freitas MLM, Moraes MLT, da Silva AM, Cambuim J, Sebbenn AM. 2018. Long-distance pollen and seed dispersal and inbreeding depression in *Hymenaea stigonocarpa* (Fabaceae: Caesalpinioideae) in the Brazilian savannah. *Ecol Evol.* 8(16):7800–7816. <https://doi.org/10.1002/ece3.4253>
- Nebot A, Cogoni D, Fenu G, Bacchetta G. 2020. Breeding system and inbreeding depression in a translocated population of the endangered plant *Dianthus morisianus* (Caryophyllaceae). *Flora.* 262:151488. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151488>
- Neel MC, Cummings MP. 2003. Effectiveness of Conservation Targets in Capturing Genetic Diversity. *Conservation Biology.* 17(1):219–229. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01352.x>
- Olivieri I, Tonnabel J, Ronce O, Mignot A. 2016. Why evolution matters for species conservation: perspectives from three case studies of plant metapopulations. *Evol Appl.* 9(1):196–211. <https://doi.org/10.1111/eva.12336>
- Petit C, Fréville H, Mignot A, Colas B, Riba M, Imbert E, Hurtrez-Boussés S, Virevaire M, Olivieri I. 2001. Gene flow and local adaptation in two endemic plant species. *Biol Conserv.* 100(1):21–34. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00204-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00204-4)
- Pierson JC, Coates DJ, Oostermeijer JGB, Beissinger SR, Bragg JG, Sunnucks P, Schumaker NH, Young AG. 2016. Genetic factors in threatened species recovery plans on three continents. *Front Ecol Environ.* 14(8):433–440. <https://doi.org/10.1002/fee.1323>
- Ralls K, Ballou JD, Dudash MR, Eldridge MDB, Fenster CB, Lacy RC, Sunnucks P, Frankham R. 2018. Call for a Paradigm Shift in the Genetic Management of Fragmented Populations. *Conserv Lett.* 11(2):e12412. <https://doi.org/10.1111/conl.12412>
- Riba M, Mignot A, Fréville H, Colas B, Imbert E, Vile D, Virevaire M, Olivieri I. 2005. Variation in Dispersal Traits in a Narrow-endemic Plant Species, *Centaurea corymbosa* Pourret. (Asteraceae). *Evol Ecol.* 19(3):241–254. <https://doi.org/10.1007/s10682-005-0913-4>
- Rousset F. 1997. Genetic Differentiation and Estimation of Gene Flow from  $F_{ST}$ -Statistics Under Isolation by Distance. *Genetics.* 145(4):1219.
- Rousset F. 2008. “genepop’007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux.” *Molecular Ecology Resources*, 8, 103-106.
- Rousset F, Ferdy J. 2014. “Testing environmental and genetic effects in the presence of spatial autocorrelation.” *Ecography*, 37(8), 781-790. <https://dx.doi.org/10.1111/ecog.00566>.
- Ryder OA. 1986. Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. *Trends in Ecology and Evolution* 1, 9–10
- Taylor RH, Dussex N, van Heezik Y. 2017. Bridging the conservation genetics gap by identifying barriers to implementation for conservation practitioners. *Glob Ecol Conserv.* 10:231–242. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.04.001>
- Schurr L, Affre L, Flacher F, Taton T, Le Mire Pecheux L, Geslin B. 2019. Pollination insights for the conservation of a rare threatened plant species, *Astragalus tragacantha* (Fabaceae). *Biodivers Conserv.* 28(6):1389–1409. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01729-4>
- Shemesh H, Shani G, Carmel Y, Kent R, Sapir Y. 2018. To mix or not to mix the sources of relocated plants? The case of the endangered *Iris lortetii*. *J Nat Conserv.* 45:41–47. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2018.08.002>
- Shi J, Joshi J, Tielbörger K, Verhoeven KJF, Macel M. 2018. Costs and benefits of admixture between foreign genotypes and local populations in the field. *Ecol Evol.* 8(7):3675–3684. <https://doi.org/10.1002/ece3.3946>
- Sletvold N, Grindeland JM, Zu P, Ågren J. 2012. Strong inbreeding depression and local outbreeding depression in the rewarding orchid *Gymnadenia conopsea*. *Conserv Genet.* 13(5):1305–1315. <https://doi.org/10.1007/s10592-012-0373-7>
- Smith TB, Kinnison MT, Strauss SY, Fuller TL, Carroll SP. 2014. Prescriptive Evolution to Conserve and Manage Biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 45(1):1–22. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091747>
- Söderquist L, Broberg A, Rosenberg V, Sletvold N. 2020. Predicting heterosis and inbreeding depression from population size and density to inform management efforts. *J Appl Ecol.* 57(8):1459–1468. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13643>
- Soulé ME, Mills LS. 1998. No Need to Isolate Genetics. *Science* [Internet]. [accessed 2022 Jan 25]. <https://doi.org/10.1126/science.282.5394.1658>

- Spielman D, Brook BW, Frankham R. 2004. Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proc Natl Acad Sci.* 101(42):15261–15264. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403809101>
- Teixeira JC, Huber CD. 2021. The inflated significance of neutral genetic diversity in conservation genetics. *Proc Natl Acad Sci.* 118(10):e2015096118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2015096118>
- Thompson JD. 2020. *Plant Evolution in the Mediterranean: Insights for conservation* [Internet]. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press; [accessed 2021 Dec 1]. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198835141.001.0001>
- Till-Bottraud I, Girel, J, Roussel, E, Rioux D, Fiorese L, Fort, L. 2022. Clonality and genetic structure of an endangered aquatic plant, *Typha minima*, in the French Alps : consequences for conservation. *Alpine Botany* 132 : 257-271. <https://doi.org/10.1007/s00035-022-00284-z>
- Till-Bottraud I, Poncet B, Rioux D, Girel, J 2010. Spatial structure and clonal distribution of genotypes in the rare *Typha minima* along a river system. *Botanica Helvetica* 120 : 53-62. <https://doi.org/10.1007/s00035-010-0069-x>
- Wang L, Wan ZY, Lim HS, Yue GH. 2016. Genetic variability, local selection and demographic history: genomic evidence of evolving towards allopatric speciation in Asian seabass. *Mol Ecol.* 25(15):3605–3621. <https://doi.org/10.1111/mec.13714>
- Waples RS, Do C. 2010. Linkage disequilibrium estimates of contemporary Ne using highly variable genetic markers: a largely untapped resource for applied conservation and evolution. *Evol Appl.* 3(3):244–262. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2009.00104.x>
- Waples RS. 1991. Definition of "Species" Under the Endangered Species Act: Application to Pacific Salmon. NOAA Technical Memorandum NMFS F/NWC-194, National Marine Fisheries Service, Seattle, WA
- Weeks AR, Sgro CM, Young AG, Frankham R, Mitchell NJ, Miller KA, Byrne M, Coates DJ, Eldridge MDB, Sunnucks P, et al. 2011. Assessing the benefits and risks of translocations in changing environments: a genetic perspective. *Evol Appl.* 4(6):709–725. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2011.00192.x>
- Whitlock R, Hipperson H, Thompson DBA, Butlin RK, Burke T. 2016. Consequences of in-situ strategies for the conservation of plant genetic diversity. *Biol Conserv.* 203:134–142. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.08.006>
- Woodruff D. 1989. The problems of conserving genes and species, In *Conservation for the Twenty-First Century*. eds D. Western, M.C. Pearl, pp. 76–88. Oxford University Press, New York