

Dynamique de la diversité génétique dans les populations naturelles et artificielles de plantes autogames.

Thomas BATAILLON⁽¹⁾, Isabelle BONNIN⁽¹⁾, Jacques DAVID⁽¹⁾,
Claire LAVIGNE⁽²⁾, Valérie LE CORRE⁽³⁾, Sébastien POIRIER⁽¹⁾,
Emmanuelle PORCHER⁽²⁾, Xavier REBOUD⁽³⁾, Joëlle RONFORT⁽¹⁾,
Fabrice ROUX³, Sylvain SANTONI⁽¹⁾, Anne Céline THUILLET⁽¹⁾.

⁽¹⁾ INRA - UMR Diversité et Génome des Plantes Cultivées
Domaine de Melgueil - 34130 Mauguio, France

⁽²⁾ Laboratoire Ecologie, Systématique et Evolution - Université Paris XI / CNRS
UPRESA 8079 - Bâtiment 362 - 91405 Orsay, France

⁽³⁾ INRA - Unité de recherche en malherbologie et agronomie
17, rue Sully BV 86510 - 21065 Dijon, France

Abstract - Understanding dynamics of genetic diversity in highly selfing plant populations : experimental insights from *Arabidopsis thaliana*, *Medicago truncatula* and *Triticum durum*. Due to high levels of homozygosity throughout their genomes effective recombination rates are expected to be low in highly selfing species. Migration and mutation are therefore expected to play an important role to maintain observable levels of genetic variability within populations. Populations composed of highly selfing plants are expected to have limited dispersal (virtually no pollen mediated gene flow) and have been found to have often reduced local effective population size. As a consequence such populations should be more prone to accumulate slightly deleterious mutations. To investigate these topics we have (1) quantified the input of variation through mutation (affecting life history traits and neutral highly mutable genomic sequences) using mutation accumulation lines in *Triticum durum*, (2) studied the interaction of selection and drift in artificial metapopulations of *Arabidopsis thaliana* and (3) studied the ecological factors that can explain levels of molecular variation in natural populations of highly autogamous plants (in *Medicago truncatula*, the barrel medic). The main empirical findings of these projects are reported here.

heritability / mutation / metapopulation / microsatellite / population structure

* Correspondance et tirés-à-part : bataillon@ensam.inra.fr

Résumé - Le présent article fait la synthèse de trois projets de recherche menés sur le blé dur (*Triticum durum*), une médic annuelle (*Medicago truncatula*) et l'arabette (*Arabidopsis thaliana*). La motivation scientifique unissant ces projets est de comprendre quels sont les facteurs démographiques (taille de population, migration), génétiques (mutation, recombinaison, taux d'allogamie) et sélectifs qui façonnent l'organisation et la dynamique de la variabilité génétique au niveau moléculaire (marqueurs microsatellites et allozymes) et phénotypique (caractères quantitatifs) dans les populations autogames. La faible efficacité de la recombinaison chez les autogames suggère un rôle important de la mutation et de la migration pour le maintien de la variabilité. Les populations de plantes autogames ont un pouvoir de dispersion plus faible (taux de pollen faibles) et des tailles efficaces faibles ce qui les rend *a priori* plus vulnérables à l'accumulation locale de mutations défavorables. Nous avons étudié la variabilité génétique apportée par mutation sur des locus *a priori* neutres (locus microsatellites) et des caractères quantitatifs y compris des composantes de la valeur sélective (*T. durum*); (2) l'interaction entre sélection et dérive dans des métapopulations artificielles (*A. thaliana*); (3) les facteurs présidant à l'organisation spatiale de la diversité dans une population naturelle (*M. truncatula*).

héritabilité / mutation / métapopulation / microsatellite / structure des populations

1. INTRODUCTION

La gestion des ressources génétiques passe d'abord par un inventaire de la diversité génétique disponible dans une espèce et la description de l'organisation hiérarchique de cette diversité entre individus, populations, sous espèces etc. Ces informations sont précieuses pour faire un premier "état des lieux" et faire un choix de génotypes à conserver et évaluer en priorité [23] [3]. Cependant, une meilleure compréhension des facteurs historiques, démographiques et évolutifs façonnant la diversité génétique et au niveau moléculaire que phénotypique est également importante pour pouvoir statuer sur le niveau de diversité existant au sein d'une espèce. Une connaissance permettra aussi de trancher entre une vision très "patrimoniale" des ressources génétiques où l'érosion de la diversité est irréversible sur les temps courts (50-100 générations) et une vision plus "dynamique" ou optimiste selon laquelle des facteurs tels que la mutation et/ ou la migration permettent d'envisager la formation de nouveaux variants génétiques sur des temps courts (compatible avec le pas de temps du gestionnaire).

Au sein des plantes cultivées et de leurs apparentés sauvages l'hermaphrodisme est une condition courante et les systèmes de reproduction préférentiellement autogames sont fréquents (blé, riz, orge, soja etc.). Les espèces autogames présentent, en moyenne, une diversité génétique intra-population plus faible que les espèces allogames et une très forte

renciation inter-populations [6]. Ces deux premières caractéristiques sont des conséquences immédiates du système de reproduction : dérive génétique et effet de la sélection accentués en régime de reproduction consanguin, dispersion de pollen réduite [4]. Une caractéristique inattendue, mais qui semble néanmoins générale, est l'existence d'importantes variations de diversité entre les populations d'une même espèce, certaines populations présentant des niveaux de variabilité supérieurs à ceux attendus en théorie [17]. Le maintien de forts niveaux de diversité intra population reste un sujet de débat et pose le problème du fonctionnement des populations autogames. Est ce que la mutation (la migration) permettent de créer (maintenir) la diversité ?

L'objectif de cette étude est (i) d'étudier l'importance de la mutation et des interactions entre sélection et dérive dans des populations expérimentales (*Triticum durum*, *Arabidopsis thaliana*) et (ii) d'étudier la structuration spatiale génétique dans des populations naturelles très autogames (*Medicago truncatula*) pour apprécier l'importance des événements de migration et d'allofécondation (fréquence, origine) dans le maintien du polymorphisme intra population.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. *Medicago truncatula*

L'échantillonnage d'une population naturelle de *M. truncatula* située à Salses (66) a été réalisée en juin 1999 sur une surface d'environ 2500 m². 400 gousses ont été récoltées et leur localisation a été cartographiée. A partir de ce matériel, deux échantillons ont été constitués : (i) Sur 200 gousses choisies au hasard, 1 graine a été prélevée et mise à germer pour réaliser l'analyse de la structure génétique de la population. (ii) sur 60 gousses (parmi les 200), 3 graines ont été prélevées (descendances maternelles) et mises à germer pour l'analyse du système de reproduction au sein de la population. L'ensemble de ce matériel a été génotypé avec sept locus microsatellites provenant d'une banque enrichie [1].

Les données obtenues sur le premier échantillon ont été utilisées pour déterminer la diversité génétique moyenne de la population : nombre d'allèle(s) par locus, fréquences alléliques, et fréquence des hétérozygotes observés et attendus [12]. L'information fournie par les différents locus a été combinée pour définir des génotypes multilocus et analyser la proximité génétique entre les individus. Pour appréhender la structure génétique spatiale de la population, nous avons utilisé l'autocorrélation spatiale [7]. Les

données concernant le deuxième échantillon (ii) ont été analysées à l'aide du logiciel d'analyse établi par Ritland ([15] progeny array analysis). Ce logiciel permet l'utilisation des variations génotypiques révélées au sein de descendance maternelles pour estimer précisément la part des descendance issues d'auto- versus allo-fécondation (fécondation in situ).

2.2. *Triticum durum*

Une expérience d'accumulation de mutations a été mise en place sur le blé dur en Mai 1997 à partir d'un haploïde doublé issu de la variété lignée "Sham I". L'expérience consiste à maintenir dans un dispositif de type descendance monograines 500 lignées pendant plusieurs générations en autofécondation stricte. Les lignées, initialement génétiquement identiques, divergent progressivement en accumulant indépendamment des nouvelles mutations. Après 10 générations de divergence, l'ensemble des lignées a été génotypé avec 10 locus microsatellites (décrits dans le tableau I). Les protocoles de génotypage et la méthode d'estimation du taux de mutation de chaque locus sont décrits ailleurs [21]. Par ailleurs un échantillon de 135 lignées a été évalué pour différents caractères phénotypiques (date d'épiaison, hauteur, composante du rendement en grains) dans un dispositif en blocs complets randomisés en serre. Chaque lignée était évaluée après 0, 4 et 7 générations de divergence (6 répétitions (plantes) par lignée/génération). Des paramètres décrivant les paramètres de l'héritabilité mutationnelle ont été estimés sur ces lignées [2]. La distribution conjointe des valeurs des lignées dans le dispositif pour un caractère de fertilité a été utilisée pour estimer le taux génomique de mutation (somme des taux de mutation sur l'ensemble des locus contribuant au polymorphisme de ce caractère) et l'effet moyen des mutations spontanées sur ce caractère [9].

2.3. *Arabidopsis thaliana*

La composition des 6 métapopulations expérimentales mises en place est décrite [10]. Chaque métapopulation est constituée de 20 dèmes de 10, 25 ou 100 individus (soit 3 types de métapopulations comprenant au total 200, 500 ou 2000 individus). Pour chaque modalité de taille démographique deux métapopulations ont évolué en parallèle. Toutes les métapopulations ont une composition génétique initiale similaire et sont soumises à une pression de sélection directionnelle, pour un cycle de vie court (arrêt de l'arrosage lorsque les premières siliques mûres apparaissent). Le taux de migration entre populations est de 2 %. Un taux d'allogamie de 10 % est maintenu via l'introduction d'un gène de stérilité mâle.

Tableau I : Caractéristiques et taux de mutation de 10 microsatellites chez *Triticum durum*.

Locus	n	Motif sur Sharn I	taille en paires de bases	Taille en paire de bases (gel)	+1	-1	Nombre total de mutations	Taux de mutation	Intervalle de confiance à 95 % sur le taux de mutation
Xgwm 153	4686	(GA) _{>34}	225	232	4	1	5	1,0 10 ⁻³	[4,7 10 ⁻⁴ ; 2,5 10 ⁻³]
Xgwm 372	4686	(GA) ₂₆	314	312	0	0	0	0	[0; 6,4 10 ⁻⁴]
Xgwm 312	4686	(GA) ₃₀	219	222	3	0	3	6,4 10 ⁻⁴	[2,3 10 ⁻⁴ ; 1,9 10 ⁻³]
Xgwm 257	4686	(GT) ₆ GC(GT) ₅	193	193	0	0	0	0	[0; 6,4 10 ⁻⁴]
Xgwm 374	4686	(GT) ₁₀	197	196	0	0	0	0	[0; 6,4 10 ⁻⁴]
Xgwm 148	4686	(GT) ₁₁	145	147	0	0	0	0	[0; 6,4 10 ⁻⁴]
Xgwm 526	4686	(GA) ₁₈	144	146	0	0	0	0	[0; 6,4 10 ⁻⁴]
Xgwm 537	5687	(AC) ₂₈	ND	222	1	3	4	7 10 ⁻⁴	[2,8 10 ⁻⁴ ; 1,8 10 ⁻³]
Xgwm 495	5687	ND	ND	181	0	0	0	0	[0; 5,3 10 ⁻⁴]
Xgwm 99	5687	(CA) ₂₉	ND	135	0	0	0	0	[0; 5,3 10 ⁻⁴]

ND : donnée non disponible ; n : nombre d'événements de mutation potentiels criblés pour chaque locus ; +1 (-1) : nombre de mutation causant le gain (perte) d'une unité de répétition détecté à chaque locus. La nomenclature des locus utilisés est celle de Röeder [16].

Après 4, 7 et 10 générations d'évolution des individus de chaque sous population ont été échantillonnés et génotypés pour 4 locus enzymatiques : L-aminopeptidase (LAP), isocitrate deshydrogenase (IDH), Shikimate deshydrogenase (SKDK) et phosphatase acide (PA). Le plan d'échantillonnage est le suivant: pour les métapopulations à 100 et 25 plantes par population, 10 individus sont échantillonnés dans 5 populations choisies aléatoirement (soit 50 individus par métapopulation), et pour les métapopulations à 10 plantes par population, on prélève 7 individus dans 7 populations (soit 49 individus par métapopulation). A partir des données génotypiques individuelles les paramètres de structuration génétique F_{IS} et F_{ST} ont été estimés via la méthode proposée par Weir et Cokerham [22] avec le logiciel FSTAT [5].

3. RÉSULTATS

3.1. *Medicago truncatula*

3.1.1. *Diversité et structure génétique*

Le nombre d'allèles observés par locus varie entre 2 et 5 ; la diversité génétique (H) entre 0,077 et 0,629 (moyenne $0,457 \pm 0,22$). En combinant l'information fournie par les 7 locus, 26 génotypes multilocus ont pu être définis. Parmi ces génotypes, deux constituent 70 % de la population (respectivement 41 % et 29 %) ; les 24 génotypes restant étant tous en fréquence inférieure à 10 % (figure 1a). L'observation des proximités génétiques (apparemment) entre les différents génotypes multilocus montre que parmi les 24 génotypes présents en faible fréquence, 16 correspondent à des 'lignées recombinantes' issues d'un croisement entre les deux génotypes prépondérants. Trois autres génotypes présentent des allèles particuliers, et représentent donc probablement des événements plus ou moins récents de migration en provenance d'autres populations. L'autocorrélation spatiale montre l'existence d'une structuration spatiale jusqu'à une distance de l'ordre de 8 mètres (figure 1b). Pour des distances très faibles (1 à 2 mètres) l'auto-corrélation atteint des valeurs fortes de l'ordre de 0,6. Au delà de 8 mètres, la structure disparaît.

3.1.2. *Système de reproduction*

Le taux d'autofécondation moyen de la population estimé par la méthode de Ritland sur les descendances maternelles est de $0,965 \pm 0,003$. La majeure partie des descendances sont issues d'autofécondation totale.

3.2. *Triticum durum*

3.2.1. *Taux de mutation spontané de motifs microsatellites*

Le taux de mutation varie d'un facteur 20 selon les locus et les motifs les plus longs (en nombre d'unités de répétition) semblent les plus mutables (tableau I). En revanche les mutations détectées n'impliquent que le gain ou la perte d'une seule unité de répétition. Des travaux sont en cours pour confirmer les tendances observées ici (manuscrit en préparation).

3.2.2. *Paramètres de l'héritabilité mutationnelle*

Pour les caractères quantitatifs liés à l'effort reproducteur (fertilité, nombre de grains produits) la variance inter lignées augmentent au cours des générations ce qui signe la création par mutation de variation héritable pour ces caractères (tableau II).

Tableau II : Evolution de la valeur phénotypique des lignées d'accumulation (*T. durum*).

Caractère	G ₀	G ₄	G ₇	F _{obs} [§]	P[F>F _{obs}]
Hauteur	53,7 a b [§]	54 a	53,3 b	9,2	< 10 ⁻³
Taille de l'épi	4,87 a	4,74 b	4,72 b	64,2	< 10 ⁻⁴
Date de floraison	9,9 c	12,4 a	11,2 b	160	< 10 ⁻⁴
Nombre d'épillets	13,5 a	13,48 a	16,46 a	0,95	0,46
Nombre de graines	30,3 a	28,4 b	28,6 b	6,84	0,001
Fertilité	0,84 a	0,77 b	0,77 b	24,6	< 10 ⁻³
Pds grain total	1,28 a	1,16 b	1,19 b	17,6	< 10 ⁻³

§ Statistique du test de la différence globale des moyennes

£ : Probabilité de l'hypothèse H₀: "moyennes identiques en génération G₀ G₄ et G₇"

§ : Les moyennes significativement différentes (seuil 5 %) sont indiquées avec des lettres (a b c).

Tableau III : Paramètres décrivant l'apport de variation génétique par mutation sur *T. durum*.

Caractère	h ² §	IC	r _{G₄,G₇} [£]	IC	h _m ^{2*}
Hauteur	0,32	[0,13 ; 0,48]	0,08	[-0,09 ; 0,23]	0
Taille de l'épi	0,40	[0,19 ; 0,52]	0,11	[-0,03 ; 0,25]	0,008
Date de floraison	0,56	[0,44 ; 0,67]	0,26	[0,10 ; 0,40]	0,02
Nombre d'épillets	0,45	[0,29 ; 0,58]	0,07	[-0,03 ; 0,25]	0
Nombre de graines	0,61	[0,49 ; 0,70]	0,30	[0,12 ; 0,46]	0,008
Fertilité	0,73	[0,66 ; 0,80]	0,23	[0,06 ; 0,41]	0,06
Poids de grain total	0,6	[0,08 ; 0,42]	0,26	[0,08 ; 0,42]	0,02

§ h² est l'héritabilité au niveau des moyennes des lignées (sur six répétitions) à la génération 7.

h²=Var_L(G7)/[Var_L(G7) + 1/6 Var_e], où Var_L(G7) représente la variance inter lignées en génération 7 et Var_e la variance résiduelle (constante au cours des générations).

£ r_{G₄,G₇} est le coefficient de corrélation intra-lignée (sur l'ensemble des 135 lignées) entre les générations 4 et 7. Les corrélations significativement différentes de zéro sont indiquées en gras.

* h_m² héritabilité mutationnelle [8]. Ce paramètre est nul lorsque la variance inter-lignée n'a pas augmenté de façon significative entre les générations 0 et 7.

Dynamique de la diversité génétique

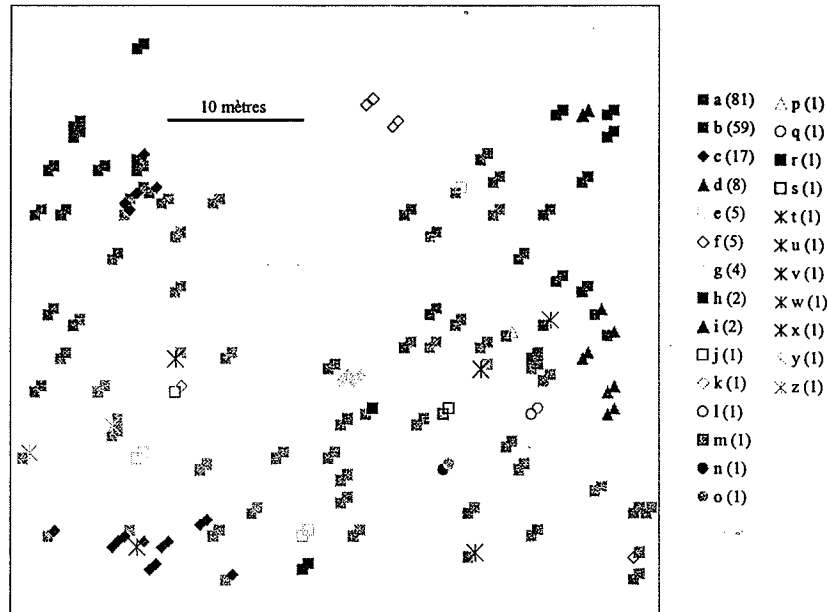


Figure 1a : Cartographie des 200 individus (*Medicago truncatula*) échantillonnés dans la population de Salses (66). Les symboles représentent les 26 génotypes multilocus (numérotés de "a" à "z") établis sur la base de sept locus microsatellite. Le nombre d'individus représentant chaque génotype multilocus est donné entre parenthèses après la lettre symbolisant le génotype.

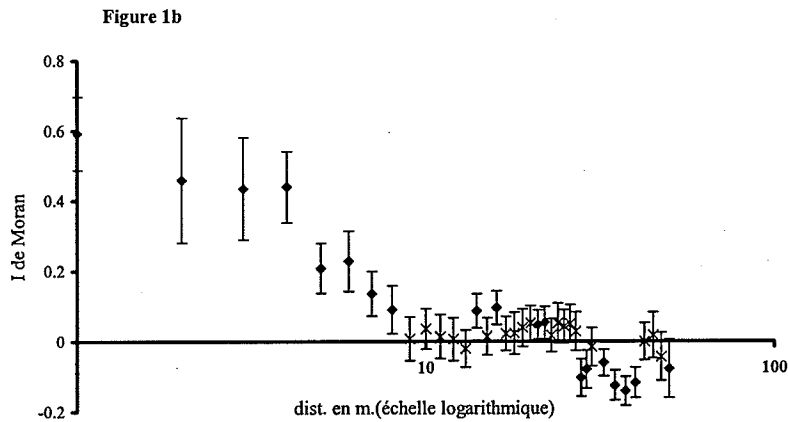


Figure 1b : Patron d'isolement par la distance dans la population de Salses (66). L'indice I de Moran mesure le degré de corrélation génétique entre individus séparés par des classes de distances croissantes. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard autour de la valeur moyenne de I estimée pour une classe de distance. Les points représentés par des losanges pleins indiquent les classes de distances où l'indice de Moran est significativement différent de zéro (au seuil 5 %, le niveau de signification est approché par une série de permutations des positions géographiques des individus).

Au cours des générations d'accumulation la moyenne des lignées pour ces mêmes caractères décline (tableau III). L'ajustement à un modèle simple de mutation suggère que une mutation touchant la fertilité apparaît en moyenne pour 50 génomes répliqués et que ces mutations ont un effet homozygote non négligeable (décroissance de 15 % environ de la productivité).

3.3. *Arabidopsis thaliana*

3.3.1. Evolution temporelle du F_{ST} .

Prédiction : Dans un modèle en île, sous l'hypothèse neutre, la différenciation entre dèmes initialement semblables génétiquement augmente au cours du temps, d'autant plus rapidement que la taille des dèmes est faible. La valeur attendue du F_{ST} à l'équilibre est $F_{ST} = 1 / (1 + 4Nm(1 - s/2) n / (n - 1))$ avec N le nombre d'individus par dème, m le taux de migration, n le nombre de dèmes et s le taux d'autofécondation. Dans les métapopulations d'*A. thaliana*, on attend donc, à l'équilibre, un F_{ST} de l'ordre de 0,68, 0,46 et 0,17 pour les métapopulations à 10, 25 et 100 plantes par dèmes, respectivement.

Résultats : Conformément aux prédictions, le F_{ST} augmente au cours de l'évolution des métapopulations, avec une augmentation plus rapide dans les métapopulations à 10 individus par dème (figure 2a). L'équilibre ne semble pas atteint après 10 générations, mais les valeurs observées sont déjà proches des valeurs théoriques ($0,45 \pm 0,05$, $N = 25$, $0,16 \pm 0,05$, $N = 10$) voire supérieures à ces valeurs théoriques quand la taille des dèmes est faible ($0,93 \pm 0,003$, $N = 10$).

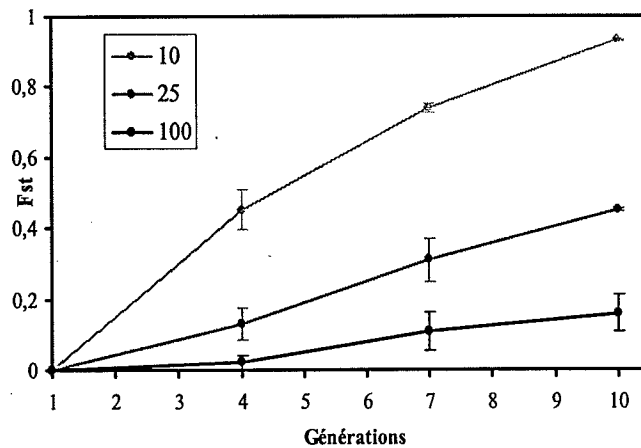


Figure 2a : Evolution temporelle du paramètre F_{ST} dans des méta-populations d'*Arabidopsis thaliana* composées de dèmes de différentes tailles (10, 25, 100 individus par dème). Chaque point du graphique représente la moyenne des estimations réalisées, dans deux métapopulations indépendantes. Les barres d'erreur représentent l'erreur standard sur le paramètre.

3.3.2. Évolution temporelle du F_{IS} .

Prédiction : Les individus composant les métapopulations initiales sont échantillonnés dans un pool de graines issu d'une F2, le coefficient de consanguinité est donc initialement voisin de 0,5. Du fait d'un régime de reproduction fortement autogame ($s = 0,9$), ce coefficient de consanguinité devrait augmenter au cours du temps, jusqu'à une valeur attendue (en population isolée et de taille infinie) $F_{IS} = s / (2 - s) = 0,82$ ici. Avec des effectifs limités, cette valeur n'est peut-être qu'un état transitoire, le F_{IS} n'étant plus défini dès lors qu'un allèle est fixé à chaque locus.

Résultats : Les valeurs de F_{IS} augmentent initialement quelle que soit la taille des dèmes, puis se stabilisent ($N = 10, 25$) ou semblent diminuer ($N = 100$) (figure 2b). Une analyse de variance montre que, à la génération 10, les valeurs de F_{IS} pour les différentes tailles de population ne diffèrent pas significativement les unes des autres ($P = 0,31$). Toutefois, un test de comparaison de moyennes révèle que les valeurs de F_{IS} dans les métapopulations à 100 plantes par dème, à la génération 10, sont significativement inférieures à la valeur théorique attendue ($P = 0,02$). Ce n'est pas le cas pour les deux autres tailles de populations ($P = 0,61, N = 10$ et $P = 0,67, N = 25$). Cette apparente diminution du déficit en hétérozygotes dans les grandes populations semble être due à une sélection des descendants de plantes mâle-stériles, qui sont en espérance plus hétérozygotes que les descendants d'hermaphrodites, parce qu'obligatoirement issus d'un croisement (manuscrit en préparation).

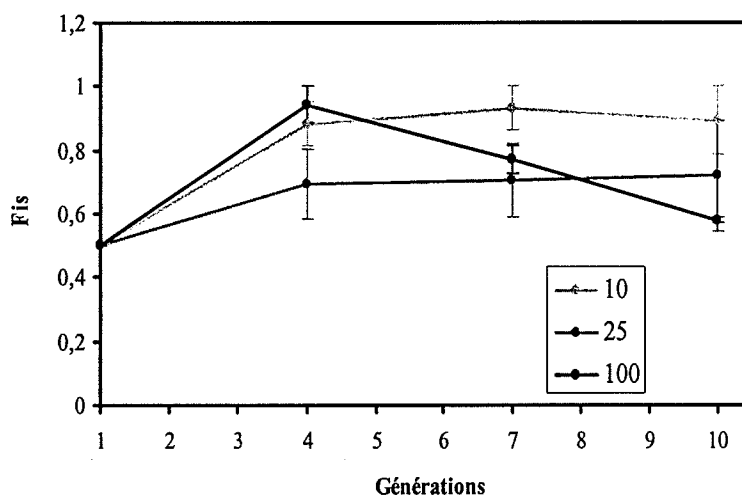


Figure 2b : Evolution temporelle du paramètre F_{IS} dans des méta-populations d'*Arabidopsis thaliana* composées de dèmes de différentes tailles (10, 25, 100 individus par dème). Chaque point du graphique représente la moyenne des estimations réalisées dans deux métapopulations indépendantes. Les barres d'erreur représentent l'erreur standard sur le paramètre. Le F_{IS} théorique attendu à l'équilibre ($s / (2-s) = 0,82$) est représenté en pointillés.

4. DISCUSSION ET CONCLUSION

Nos données sur *T. durum* montrent que la mutation est susceptible de contribuer à la création de diversité phénotypique sur un temps court (10 générations) en augmentant l'héritabilité du caractère d'environ un pourcentage par génération. Les mutations fixées dans les lignées ont un impact négatif sur les caractères liés à la valeur sélective (productivité fertilité) ce qui est compatible avec plusieurs expériences de ce type sur d'autres organismes [11] (mais voir aussi [19] pour un résultat différent). Cette nouvelle variation a donc un statut ambigu et peut être aussi source de dépression de consanguinité voire de "mal adaptation" (baisse de la valeur génétique moyenne pour une composante de la valeur sélective) dans les petites populations soumises à forte dérive y compris les accessions [18]. Les populations autogames où l'efficacité de la recombinaison est réduite par rapport à des populations allogames de mêmes effectifs sont potentiellement plus sujettes à de tels phénomènes de dérive. Dans ce contexte la migration peut être une force importante permettant d'augmenter l'efficacité de la sélection et de purger des mutations faiblement délétères. Nous avons pu mettre en évidence via l'analyse de la structure spatiale sur *M. truncatula* l'existence de quelques événements de dispersion à longue distance (fondation de lignées). Mais hormis ces événements rares la dispersion semble se faire sur des distances très courtes. Nous souhaitons (i) étudier plus finement les patrons de dépression de consanguinité et d'hétérosis entre populations (étude de la valeur de croisements en cours chez *M. truncatula*) (ii) essayer de prédire ces patrons à partir la structure spatiale neutre et de modèles prenant en compte l'interaction entre sélection migration et dérive pour décrire la dynamique d'allèles délétères causant la dépression de consanguinité.

Le développement d'outils permettant de révéler "en masse" le polymorphisme de séquence au sein des génomes ouvre la voie à l'étude fine des effets phénotypiques d'une série de substitutions alléliques dans des gènes candidats ou des gènes de fonction connues [20]. La compréhension du lien entre diversité nucléotidique et diversité phénotypique est une voie de recherche prometteuse pour une meilleure gestion et valorisation des ressources génétiques. La meilleure connaissance des déséquilibres de liaison dans les populations de plantes autogames permettra d'envisager l'utilisation de celles-ci pour mener des études d'association [13, 14]. Dans ce contexte, étudier le déséquilibre de liaison entre locus situés à des distances (physiques et génétiques) croissantes au sein de populations d'espèces modèles (*A. thaliana*, *M. truncatula*) et d'espèces économiquement importantes semble crucial.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Bureau des Ressources Génétiques (BRG) pour avoir financé ce travail.

RÉFÉRENCES

- [1] Bacquerizo-Audiot, E., B. Desplanque, J.M. Prosperi, et S. Santoni, Characterization of microsatellite loci in the diploid legume *Medicago truncatula* (barrel medic), *Molecular Ecology Notes* 1 (2001) 1-3.
- [2] Bataillon T., Mutation spontanées et gestion des ressources génétiques: approches théorique et expérimentale sur le blé dur (*Triticum durum*). 2000, Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris. 130 pp.
- [3] Bataillon T.M., David J.L., Schoen D.J., Neutral genetic markers and conservation genetics: Simulated germplasm collections, *Genetics* 144 (1996) 409-417.
- [4] Charlesworth B., Morgan M.T., Charlesworth D., The Effect of Deleterious Mutations on Neutral Molecular Variation, *Genetics* 134 (1993) 1289-1303.
- [5] Goudet, J., Fstat version 1.2: a computer program to calculate Fstatistic., *J. Hered.* 86 (1995) 485-486.
- [6] Hamrick, J.L., M.J.W. Godt, D.A. Murawski et M.D. Loveless, Correlations Between Species Traits and Allozyme Diversity: Implications for Conservation Biology. In: *Genetic & Conservation of Rare Plant*, K.E. Holsinger (éd). Oxford University Press, 1991. 230pp.
- [7] Hardy, O.J. and X. Vekemans, Isolation by distance in a continuous population: reconciliation between spatial autocorrelation analysis and population genetics models, *Heredity* 83 (1999) 145-54.
- [8] Houle D., Morikawa B., Lynch M., Comparing mutational variabilities, *Genetics* 143 (1996) 1467-1483.
- [9] Keightley P.D., Bataillon T.M., Multigeneration maximum-likelihood analysis applied to mutation- accumulation experiments in *Caenorhabditis elegans*, *Genetics* 154 (2000) 1193-201.
- [10] Lavigne C., X. Reboud, M. Lefranc, E. Porcher, F. Roux, I. Olivieri et B. Godelle, Evolution of genetic diversity in metapopulations: *Arabidopsis thaliana* as an experimental model, *Genet. Sel. Evol.* 33 (2001) S399-S423.
- [11] Lynch M., J. Blanchard, D. Houle, T. Kibota, S. Schultz, L. Vassilieva et J. Willis Perspective: spontaneous deleterious mutations, *Evolution* 53 (1999) 645-663.
- [12] Nei M., *Molecular Evolutionary Genetics*, Columbia University Press, New York 1987.
- [13] Nordborg M., Linkage Disequilibrium, Gene Trees and Selfing: An Ancestral Recombination Graph With Partial Self-Fertilization, *Genetics* 154 (2001) 923-929.
- [14] Nordborg M., J.O. Borevitz, J. Bergelson, C.C. Berry, J. Chory, J. Hagenblad, M. Kreitman, J.N. Maloof, T. Noyes, P.J. Oefner, E.A. Stahl et D. Weigel The extent of linkage disequilibrium in *Arabidopsis thaliana*, *Nat. Genet.* 30 (2002) 190-193.
- [15] Ritland K., Joint Maximum Likelihood Estimation of Genetic and Mating Structure Using Open-Pollinated Progenies, *Biomet.* 42 (1986) 25-43.

Dynamique de la diversité génétique

- [16] Röder M.S., Korzun K., Wendehake K.J.P., Tixier M.H., Leroy P., Ganal M.W., A Microsatellite Map of Wheat, *Genetics* 149 (1998) 2007-2023.
- [17] Schoen D.J., Brown A.H.D., Intraspecific variation in population gene diversity and effective population size correlates with the mating system in plants, *Proc. Nat. Acad. Sci. U S A.* 88 (1991) 4494-4497.
- [18] Schoen D.J., David J.L., Bataillon T.M., Deleterious mutation accumulation and the regeneration of genetic resources, *Proc. Nat. Acad. Sci. U S A.* 95 (1998) 394-399.
- [19] Shaw R.G., Byers D.L., Darmo E., Spontaneous Mutational Effects on Reproductive Traits of *Arabidopsis thaliana*, *Genetics* 155 (2000) 369-378.
- [20] Thornsberry J.M., M.M. Goodman, J. Doebley, S. Kresovich, D. Nielsen, and E.S.t. Buckler, *Dwarf8* polymorphisms associate with variation in flowering time, *Nat. Genet.* 28 (2001) 286-289.
- [21] Thuillet A.C., D. Bru, J. David, P. Roumet, S. Santoni, P. Sourdille et T. Bataillon, Direct estimation of mutation rate for 10 microsatellite loci in durum wheat, *Triticum turgidum* (L.) Thell. ssp *durum* Desf, *Mol. Biol. Evol.* 19 (2002) 122-125.
- [22] Weir B.S., Cockerham C.C., Estimating F-statistics for the analysis of population structure, *Evolution* 38 (1984) 1358-1370.
- [23] Zaharieva M., Santoni S., David J., Use of RFLP markers to study genetic diversity and to build a core-collection of the wild wheat relative *Ae. geniculata* Roth (= *Ae. ovata*), *Genet. Sel. Evol.* 33 (2001) S269-S288.