



HAL
open science

**Adaptation dans les populations centrales et marginales :
contribution de la sélection, de la connectivité et du
système de reproduction. Approche théorique et
empirique sur l'espèce d'algue brune *Laminaria digitata***

Louise Fouqueau

► **To cite this version:**

Louise Fouqueau. Adaptation dans les populations centrales et marginales : contribution de la sélection, de la connectivité et du système de reproduction. Approche théorique et empirique sur l'espèce d'algue brune *Laminaria digitata*. Evolution [q-bio.PE]. Sorbonne Université, 2021. Français. NNT : 2021SORUS256 . tel-03565002

HAL Id: tel-03565002

<https://theses.hal.science/tel-03565002>

Submitted on 10 Feb 2022

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.

Thèse de doctorat de Sorbonne Université

Ecole doctorale 227 :
Sciences de la Nature et de l'Homme : Evolution et Ecologie
MNHN - Sorbonne Université

En vue de l'obtention du grade de
DOCTEUR DE SORBONNE UNIVERSITÉ

Adaptation dans les populations centrales et marginales : contribution de la sélection, de la connectivité et du système de reproduction. Approche théorique et empirique sur l'espèce d'algue brune *Laminaria digitata*

Présentée et soutenue publiquement par

Louise Fouqueau

Le 2 Décembre 2021

MEMBRES DU JURY

Jean-François ARNAUD	Professeur, Université de Lille	Rapporteur
Ophélie RONCE	Directrice de recherche, ISEM Montpellier	Rapporteur
Christoph HAAG	Directeur de recherche, CEFÉ Montpellier	Examineur
Eric THIÉBAUT	Professeur, Sorbonne Université	Examineur
Denis ROZE	Chargé de recherche, CNRS Roscoff	Co-Directeur de thèse
Myriam VALERO	Directrice de recherche, CNRS Roscoff	Directrice de thèse

Remerciements

Tout d'abord, ce projet de thèse n'aurait pas pu se réaliser sans soutien financier. Je remercie donc la région Bretagne (ARED2017 : REEALG) ainsi que le projet MARFOR (Biodiversa/0004/2015) de m'avoir donné cette opportunité.

Je tiens ensuite à remercier Jean-François Arnaud et Ophélie Ronce d'avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse ; Christoph Haag et Eric Thiébaud d'avoir accepté de faire partie du jury.

Merci à Myriam de m'avoir encadré durant ces quatre années. De part la grande liberté que tu m'as laissé, je ressors de cette thèse comme une autre personne. Moi qui avais peur de tout au début de la thèse, ces années auprès de toi m'auront endurcis et je ne pourrais être que reconnaissante par rapport à ça. Ta curiosité et ton enthousiasme pour les questions scientifiques, pour l'art, la culture, et pour tous autres sujets qui te passionnent m'ont beaucoup inspiré.

Merci à Denis de m'avoir pris sous ses ailes sans un semblant d'hésitation. Moi qui ne savais pas grand choses sur la théorie, par ta pédagogie et ta patience, tu as été un encadrant idéal et j'ai eu beaucoup de plaisir à travailler auprès de toi. À chaque difficulté que je rencontrais, tu étais là pour me guider, me démontrer les résultats avec pertinence et rigueur. J'ai sincèrement adoré toutes ces heures à me concentrer sur ce que tu étais entrain de griffonner sur les papiers (même s'il me fallait un peu de temps pour te déchiffrer par la suite).

Myriam comme Denis, vous m'avez toujours laissé une très grande liberté dans le choix des questions de recherche. Nos échanges ont toujours été très enrichissants, et ces années auprès de vous m'ont fait évoluer tant humainement que scientifiquement. Merci encore pour tout ce que vous m'avez apporté.

Un grand merci à toute l'équipe EBEA avec qui j'ai pu travailler et échanger au cours de ma thèse, merci d'avoir passé du temps à m'expliquer et à m'aider : sans vous, je n'aurais pas pu faire tout ce que j'ai fait. Merci à l'équipe DYDIV ainsi que toutes les personnes de la Station avec lesquelles j'ai pu avoir des discussions très enrichissantes. Merci à toutes les personnes que j'ai pu côtoyer entre les murs de la Station, c'était un plaisir de partager mon quotidien auprès de vous ; votre présence et les pauses café vont me manquer. Je tiens particulièrement à remercier Barbara, Emeline, Jean, Yann, Diala, Yasmine, Yacine et Pierre-Guillaume d'avoir toujours été là pour moi. Vous avez toujours été à l'écoute, dans les moments où ça allait bien, mais aussi dans les moments où ça n'allait pas du tout. Vous m'avez toujours soutenu, vous avez toujours cru en moi,

vous m'avez toujours chéri. Merci.

Je tiens également à remercier toutes les personnes avec qui j'ai pu collaborer durant ces années. Je pense notamment à Stéphane, Inka, Daniel, Lauric et Joao : par vos compétences respectives, j'ai beaucoup appris à vos côtés. Merci également aux stagiaires de BTS, IUT et de Master qui sont venus m'aider sur les différents projets. Je remercie chaleureusement les membres des différents journal clubs auxquels j'ai participé, notamment toute l'équipe de Nick Barton qui m'ont également accueillis durant mon séjour en Autriche. C'était toujours un plaisir de vous retrouver.

Enfin, je tiens à remercier toutes les personnes que j'ai côtoyé en dehors du milieu scientifique durant mes années de thèse. Axelle, Anaïs, Morgane, Alex - et toutes les personnes qui sont passé au 14C -, vivre auprès de vous m'a sauvé de nombreuses fois. Merci aux membres du GASE, du Reder Mor, du collectif de l'imprimerie, aux collègues de jardin ; merci à tous mes ami.e.s et à ma famille qui étaient là - de près ou de loin - pour me soutenir.

Table des matières

I	Introduction	7
1	Qu'est-ce qu'une aire de distribution ?	9
1.1	Définition	9
1.2	Notion de niche écologique	9
1.3	Barrières biotiques et abiotiques	11
1.4	Barrières évolutives	15
2	L'environnement change dans l'espace : l'adaptation locale	23
2.1	Définition	23
2.2	Méthode pour mettre en évidence l'adaptation locale	23
2.3	Apports théoriques sur l'émergence d'un patron d'adaptation locale	24
3	La structure de population	26
3.1	Définition	26
3.2	Apports empiriques	27
3.3	Apports théoriques	28
3.4	Cas particulier des populations en limite d'aire de distribution	32
4	Variation des systèmes de reproduction à travers l'aire de distribution	36
4.1	Contexte	36
4.2	La reproduction sexuée et la reproduction asexuée	37
4.3	Approches théoriques sur l'évolution du sexe et de la recombinaison	40
4.4	La parthénogenèse géographique	44
5	Modèle d'étude : <i>Laminaria digitata</i> (Hudson) J.V. Lamouroux 1813	47
5.1	Les laminaire : Définition, importance écologique et économique	47
5.2	L'aire de répartition de <i>L. digitata</i>	50
5.3	Cycle de vie et longévité	50
5.4	Niche écologique et température (sporophytes et gamétophytes)	54
5.5	Etude relevant de la génétique des populations chez <i>L. digitata</i>	55
6	Objectifs de thèse	56

II	Influence des facteurs historiques et adaptatifs sur la distribution géographique de <i>L. digitata</i>	60
1	Étude phylogéographique	63
2	Adaptation locale, expérience en jardin commun	77
III	Variation spatio-temporelle des populations de <i>L. digitata</i>	102
3	Étude sur la contribution de la distance géographique, de la connectivité et de la discontinuité de l'habitat chez <i>L. digitata</i>	105
4	Analyse temporelle de la diversité génétique	129
1	Introduction	129
2	Matériel et Méthodes	134
2.1	Échantillonnage	134
2.2	Classification des populations selon leur degré de connectivité . . .	135
2.3	Populations utilisées pour les comparaisons temporelles	135
2.4	Extraction ADN	136
2.5	Diversité génétique et structure de population	136
2.6	Analyses statistiques	138
3	Résultats	138
3.1	Étude de la diversité génétique et de la différenciation génétique pour un temps donné	138
3.2	Étude temporelle de la diversité génétique et de la différenciation génétique	140
4	Discussion	148
5	Marqueurs microsatellites et méthode d'identification des espèces	155
IV	La parthénogenèse géographique	186
6	Hypothèse d'adaptation locale	190
7	Hypothèse sur la dépression de consanguinité	209
1	Introduction	209
2	Modèle	216

2.1	Cycle de vie	216
2.2	Formalisme multilocus	217
2.3	Modèle de simulation	220
3	Résultats	220
3.1	Excès d'hétérozygotie au locus sélectionné	221
3.2	Sélection au locus modifieur	223
4	Discussion	235
V Discussion Générale		242
Annexes		258
S1 Figures et tableaux supplémentaires de Neiva et al. (2020)		260
S2 Figures et tableaux supplémentaires de Liesner et al. (2020)		272
S3 Figures et Tableaux supplémentaires du Chapitre 3		286
S4 Figure et Tableau supplémentaire du Chapitre 4		294
S5 Tableaux supplémentaires du Chapitre 5		298
S6 Analyses démographiques		304
	Introduction	306
	Matériels et méthodes	307
	Provenance des échantillons	307
	Différenciation entre classes d'âge	307
	Extraction ADN et génotypage	308
	Analyse des indices de diversité, de système de reproduction et de la structure génétique	308
	Analyses statistiques	309
	Résultats	309
	Diversité génétique et système de reproduction	309
	Système de reproduction et comparaison adultes/recrues	309
	Différenciation génétique	311
	Discussion	312

S7 Méthodes supplémentaires de Fouqueau et Roze (2021)	314
Initialization.	316
Measures and numbers of generations.	316
Selection – dispersal – recombination.	317
S8 Figures supplémentaires de Fouqueau et Roze (2021)	318
S9 Obtenir les récurrences	334
Changement de fréquence au locus modifieur	336
Récurrences pour les associations génétiques	340
Dispersion	341
Reproduction	342
Sélection	345
S10 Les récurrences	348
S11 Modèle de simulation	356
BIBLIOGRAPHIE	364

Première partie

Introduction

1 Qu'est-ce qu'une aire de distribution ?

1.1 Définition

L'aire de distribution (ou aire de répartition) est définie comme la zone délimitant la répartition géographique d'une espèce qui inclut la totalité de ses *populations* https://envlitt.ifremer.fr/infos/glossaire/a/aire_de_repartition_d_une_espece. Une population est elle-même définie comme un ensemble d'individus dont on pense qu'il fonctionne comme une unité du point de vue évolutif et écologique (par exemple le fait qu'ils se reproduisent entre eux, Lefèvre et al., 2016). Pour toute espèce, l'aire de distribution est délimitée dans l'espace par des *limites* au-delà de laquelle elle est absente (Gaston, 2009; Sexton et al., 2009). Dans certains cas, la localisation des limites d'aire de distribution persiste pendant de longues périodes (on parle du fait que la limite d'aire est à l'*équilibre*), tandis qu'elle change de manière continue dans d'autres. Les limites d'aires peuvent constituer soit en un changement abrupt en termes d'abondance des espèces dans certains cas, soit en un changement plus graduel dans d'autres. Ainsi, les études portant sur l'origine des limites d'aires de distribution ainsi que celles qui portent sur les facteurs qui façonnent l'aire de distribution géographique ont généré - et génèrent aujourd'hui encore - un grand nombre de questions qui sont considérées comme centrales dans les domaines de l'écologie et de l'évolution (Gaston, 2009; Willi et Van Buskirk, 2019; Angert et al., 2020). Avant de passer en revue les hypothèses émises sur l'origine des limites d'aire de distribution, il paraît important de comprendre ce qui régit la présence d'une espèce dans un environnement donné.

1.2 Notion de niche écologique

Pour chaque espèce, il existe ce qu'on appelle une niche écologique. Bien qu'il existe plusieurs définitions de cette notion (Grinnell, 1917; Elton, 1927), nous utiliserons celle d'Hutchinson qui définit la *niche écologique fondamentale* d'une espèce comme les conditions environnementales nécessaires à sa survie de *manière indéfinie* (Hutchinson, 1957).

Cette dernière est généralement représentée comme un hypervolume à n dimensions, chacune correspondant à un facteur abiotique ou biotique dont certaines valeurs permettent reproduction et survie des individus de l'espèce en question (Pulliam, 2000). Les facteurs abiotiques peuvent par exemple être la température, le pH, la luminosité, tandis que les facteurs biotiques sont liés aux interactions interspécifiques. Parmi ces interactions, les relations proies/prédateurs, hôtes/parasites représentent des cas où les aires de distribution des prédateurs et parasites dépendent respectivement de celles des proies et hôtes (Holt, 1995, 1996; Hochberg et Ives, 1999; Briers, 2003; Case et al., 2005; Duckworth et Badyaev, 2007; Holt et Barfield, 2009). Le mutualisme et la symbiose peuvent également représenter un facteur biotique, comme illustré par le mutualisme obligatoire entre le genre *Ficus* et *Agaonidae* (Kjellberg et al., 1987; Cruaud et al., 2012), ou par la symbiose entre espèces du genre *Fabaceae* et les rhizobiums (Simonsen et al., 2017). Le fait de survivre de *manière indéfinie* peut être compris en termes démographiques : la croissance démographique intrinsèque d'une population (r_0) dans un environnement donné est définie mathématiquement comme $r_0 = b - d$, avec b le taux de natalité par individu et d le taux de mortalité par individu dans cet environnement. Théoriquement, au sein de la niche écologique fondamentale, la population a un taux de croissance démographique intrinsèque positif tel que $r_0 \geq 0$, tandis qu'en dehors de cette niche r_0 est négatif (Holt, 2009). En pratique, la croissance démographique intrinsèque d'une population peut être estimée sur le terrain par des suivis à l'aide de quadrats ou le long d'un transect, accompagnés de modèles algébriques (type modèle de Leslie) qui distinguent différentes classes d'âges associées à des probabilités de survie (Cortés, 2016). L'idée sous-jacente est que l'espèce serait présente dans les environnements correspondant à la niche écologique fondamentale et absente en dehors de celle-ci. Dans ce cas, la limite d'aire de répartition correspondrait à la limite de la niche écologique fondamentale de l'espèce, comme montré empiriquement chez différentes espèces (Hargreaves et al., 2014; Lee-Yaw et al., 2016). Néanmoins, souvent, la limite d'aire de distribution ne correspond pas à la limite de la niche écologique fondamentale de l'espèce (Hargreaves et al., 2014). Un moyen de déterminer si les espèces sont limitées dans leur répartition spatiale du fait

qu'elles aient atteint la limite de leur niche écologique fondamentale est de transplanter certains individus au-delà de la limite d'aire de distribution (Sexton et al., 2009). Ce type d'expérience permet d'étudier si ces individus sont capables de persister en-dehors de leur aire de distribution, et est considéré comme l'unique outil pour déterminer si la population peut survivre de manière indéfinie au-delà de la limite visible (Gaston, 2003). Une méta-analyse effectuée par Hargreaves et al. (2014) à partir de 26 études de transplantation a montré que dans 12 études (soit 46%), la limite d'aire de distribution correspondait à la limite de la niche écologique de l'espèce, tandis que dans 14 études, ces deux limites diffèrent dans l'espace. Parmi ces 14 études, la limite d'aire est supérieure à la limite de niche dans huit études, tandis que six montrent le résultat inverse. Pour comprendre les cas où la limite d'aire est supérieure à la limite de niche fondamentale, nous pouvons nous appuyer sur les dynamiques *source-puit* ("source-sink dynamics"). Dans ces dynamiques, une population est dite *source* dans le cas où sa croissance intrinsèque est positive ($r_0 > 0$), et dite *puit* sinon ($r_0 < 0$). Ainsi, si l'on reprend les termes de Hutchinson (Hutchinson, 1957), les habitats des populations dites puits seraient en dehors de la niche écologique fondamentale de l'espèce. Malgré cela, il est possible d'y trouver des individus grâce à l'immigration provenant de populations source (Kawecki, 2008). Nous n'allons pas rentrer dans les détails de ces dynamiques, mais plutôt étudier certaines raisons pour lesquelles la limite d'aire peut être inférieure à la limite de la niche écologique. Dans ce cadre, nous allons notamment aborder le cas des barrières biotiques : contrairement aux interactions de type proies/prédateurs et hôtes/parasites dans lesquelles la présence des proies et hôtes font partie de la niche écologique des prédateurs et parasites ; nous verrons qu'il existe d'autres types d'interactions interspécifiques ne faisant pas partie intégrante de la niche écologique, mais qui influencent la répartition géographique.

1.3 Barrières biotiques et abiotiques

La contrainte la plus facile à appréhender est la limite générée par des barrières physiques faisant obstacle à la dispersion des individus, comme le passage d'un continent

à une surface aquatique qui représente un frein pour certaines espèces terrestres (Holt et al., 2013; Burrows et al., 2014; Hébert et al., 2021). Des barrières physiques peuvent également exister au sein du continent tels que les massifs montagneux, ou au sein des océans tels que les courants marins (Gaylord et Gaines, 2000). Bien que les barrières abiotiques soient les plus documentées (71.22% des études publiées, Sexton et al., 2009) la distribution des espèces peut s'arrêter sans barrière physique apparente (Sexton et al., 2009). Dans certains cas, ceci peut être dû à des barrières biotiques, qui représentent un frein à la colonisation dû aux interactions directes avec les différentes espèces de la même communauté (Hargreaves et al., 2014). Par exemple, lorsque plusieurs espèces coexistent dans un environnement donné, celles-ci peuvent également interagir de manière indirecte en influençant conjointement l'environnement dans lequel elles se trouvent (Pulliam, 2000). L'interaction indirecte peut être illustrée par la compétition interspécifique générée par l'influence qu'a une espèce sur les ressources limitées d'une autre (notion de *niche écologique réalisée* comme initialement définie par Hutchinson 1957, ou *exclusion compétitive*, Pulliam 2000). L'effet de l'exclusion compétitive due à une ressource limitée sur la coexistence des espèces a rapidement été démontrée empiriquement (Gause, 1932, 1934) comme théoriquement (Volterra, 1926; Lotka, 1932, Encadré 1). Un autre type d'interaction biotique à prendre en compte est l'interférence reproductive entre espèces conservant un potentiel d'hybridation et dont les aires de distribution sont adjacentes. En effet, lorsque la mise en place des mécanismes d'isolement reproductif est incomplète, l'hybridation entre les deux espèces peut laisser des descendants avec une valeur sélective amoindrie formant ainsi une *zone d'hybridation* (Barton et Hewitt, 1985). La zone d'hybridation limite les aires de distribution des populations parentales car aucune population ne sera capable de passer au delà de cette zone d'hybridation pour coloniser tout le territoire (Case et al., 2005; Goldberg et Lande, 2006; Willi et Van Buskirk, 2019).

Les limites d'aire de distribution d'une espèce peuvent donc être déterminées par une diversité de barrières biotiques et abiotiques. Or l'importance relative des barrières biotiques et abiotiques peut différer en fonction de la limite considérée (MacArthur et al., 1972), plusieurs barrières pouvant intervenir pour une même limite d'aire (Sexton et

al., 2009) ou un type de barrière pouvant avoir un impact sur un autre (par exemple la compétitivité d'une espèce peut dépendre des conditions abiotiques du milieu, Taniguchi et Nakano, 2000). Pour davantage saisir cette complexité, il semble important de revenir sur la définition de la *dispersion*, qui est définie comme “any movement of individuals or propagules with potential consequences for gene flow across space” (Ronce, 2007). Ainsi, la dispersion implique une conséquence sur les échanges de gènes, contrairement à la migration qui peut être définie comme une adaptation face à des changements transitoires de la localisation des ressources disponibles (Dingle et Drake, 2007). La dispersion peut être divisée en trois étapes : l'émigration ; la phase nomade (ou vagabonde) et enfin l'immigration (Ronce, 2007) ; or les barrières peuvent intervenir sur chacune des étapes (Dennis et al., 2013). Il est d'ailleurs possible que la limite d'aire de distribution soit plus petite que la limite de niche lorsque l'espèce n'a pas encore eu le temps de coloniser ces milieux (Hargreaves et al., 2014), comme le cas où une population n'arrive pas à s'étendre aussi rapidement que l'environnement devient favorable (Svenning et Skov, 2007; Normand et al., 2011). Cette limitation en termes de dispersion peut être liée à l'incapacité de l'espèce à disperser sur de longues distances (celle-ci pouvant néanmoins évoluer pour disperser plus loin, Darling et al., 2008; Ramakrishnan et al., 2010; Hargreaves et Eckert, 2014) ou lorsque des effets démographiques et/ou génétiques contraignent la colonisation de nouveaux milieux.

Un de ces effets démographiques correspond à l'*effet Allee*, défini comme une relation positive entre un trait lié à la valeur sélective d'un individu et la densité d'individus (Stephens et al., 1999) : autrement dit, il réfère à la relation positive entre la croissance démographique intrinsèque et la densité de la population. Nous avons ici utilisé le terme de *valeur sélective*, qui dépend des caractéristiques propres à un individu (combinaisons d'allèles, effets maternels etc.) mais également des effets extérieurs comme les caractéristiques des compétiteurs. Elle représente une mesure de l'aptitude qu'a un individu à produire des descendants viables et dépend donc de son taux de survie et de sa fertilité. La valeur sélective est ainsi définie à travers un cycle, qui peut être de zygote à zygote (Gillespie, 2004) ou d'individu à individu (Rousset, 2004). L'origine de l'effet Allee

peut être multiple selon l'espèce considérée (Stephens et Sutherland, 1999). Elle peut, par exemple, relever de l'instinct grégaire que peuvent avoir certaines espèces de mammifères ou d'oiseaux lorsqu'elles colonisent un nouvel habitat (Reed et Dobson, 1993); relever de la difficulté à trouver un partenaire de sexe opposé dans le cas d'espèces se reproduisant de manière sexuée (Bessa-Gomes et al., 2004) ou relever du fait que les pollinisateurs soient moins attirés par des populations de plantes de faible densité, affectant alors leur reproduction et donc la survie des populations en question (Cheptou et Avendaño V, 2006).

Encadré 1. Compétition interspécifique, modèle de Lotka et Volterra

Depuis sa formulation par Darwin, la théorie de la sélection naturelle se rattache à l'idée d'une limitation en termes de ressources et à celle que les individus sont en compétition les uns avec les autres pour l'accès à ces ressources. Les effets de la compétition en écologie sont pris en compte *via* leur effet sur la démographie. Afin de prendre en compte l'effet de la compétition entre deux espèces, il est alors nécessaire de suivre leur effectif : soient $n_1(t)$ et $n_2(t)$ leurs effectifs respectifs. On appelle $n_i(t)$ le nombre d'individus que l'espèce i comprend au temps t . L'objectif est d'étudier comment ces deux effectifs changent dans le temps et ce en fonction des paramètres du modèle. Les équations formalisées par Volterra (1926) et Lotka (1932) prennent en compte la possibilité que chaque espèce consomme une ressource limitée, mais les deux espèces n'exploitent pas nécessairement les mêmes ressources.

$$\begin{aligned}\frac{dn_1(t)}{dt} &= n_1(t)r_1\left(1 - \frac{(n_1(t) + \alpha_{21}n_2(t))}{K_1}\right) \\ \frac{dn_2(t)}{dt} &= n_2(t)r_2\left(1 - \frac{(n_2(t) + \alpha_{12}n_1(t))}{K_2}\right)\end{aligned}\tag{1}$$

où r_i correspond au taux de croissance de l'espèce i (correspondant à la différence entre taux de naissance et taux de mort, comme discuté dans le texte principal) et K_i la capacité biotique, qui décrit la quantité de ressources disponibles dans le milieu. Les paramètres α_{21} et α_{12} quantifient, respectivement, l'effet qu'a l'espèce 2 sur l'espèce 1 et l'effet qu'a l'espèce 1 sur l'espèce 2. Dans le cas où la compétition interspécifique est plus importante que la compétition intraspécifique, les valeurs seront supérieures à 1.

De nombreux phénomènes interviennent donc dans la mise en place d'une limite d'aire de distribution, qu'elles soient liées à la limite de la niche écologique, aux contraintes

induisant des barrières à la dispersion ou à une limite intrinsèque de l'espèce à disperser. D'autres questions émergent à partir de ces résultats : pourquoi l'évolution de la niche est-elle contrainte ? Pourquoi les espèces n'arrivent pas à évoluer pour passer outre les barrières ou les limites de dispersion ? Et quelles sont les bases génétiques de ces contraintes ? Nous allons maintenant aborder l'approche évolutive de l'étude des limites d'aire de distribution, qui représente un premier pas pour répondre à ces questions.

1.4 Barrières évolutives

Les deux premières explications que nous allons aborder nécessitent de prendre en compte les dynamiques qui existent généralement en limite d'aire de distribution (que nous approfondirons par la suite). Ces dynamiques induisent une diminution de la variance génétique et de la densité parmi les populations situées dans ces zones géographiques, dites *populations marginales*. Commençons par la première explication qui découle du fait que la variance génétique est plus faible dans les populations marginales.

Capacité adaptative réduite

Durant la dernière période glaciaire ("Last Glacial Maximum") les aires de distributions associées à de nombreuses espèces étaient réduites à des zones géographiques restreintes, appelées *refuges glaciaires* (Gaston, 2003). Une fois que la température de la Terre a ré-augmenté, les habitats favorables aux espèces se sont élargis et les espèces se sont étendues à partir des populations sources que représentent les refuges glaciaires (Hewitt, 1999; Schmitt et Seitz, 2001). Bien que la dispersion puisse permettre de coloniser ces nouveaux habitats, les contraintes que doivent surmonter les individus ou propagules durant les différentes étapes de la dispersion limitent le nombre d'individus ou propagules s'établissant effectivement dans le nouvel habitat : c'est le phénomène de *goulot d'étranglement*. Dans le cas où le goulot d'étranglement est trop drastique, la recolonisation peut rapidement être suivie d'une extinction due aux effets de stochasticité démographique et/ou génétique (*cf.* paragraphe I.1.3. et Encadré 2).

Encadré 2.1 Dérive génétique, mutation et sélection

La dérive génétique : La dérive génétique correspond à l'effet du hasard sur les changements de fréquences des allèles au sein d'une population. Si on suppose une population constituée de N individus haploïdes et deux allèles A et a ségrégeant à un locus donné, on pose p la fréquence de l'allèle A , qui est égale au nombre d'individus portant l'allèle A (N_A) divisée par le nombre total d'individus (N). De même, on pose q la fréquence de l'allèle a ($= N_a/N$). Dans le cas où les individus formant la génération suivante est formée à l'aide d'un tirage avec remise parmi les individus de la génération précédente (modèle de Wright-Fisher), il est possible de montrer que la fréquence de l'allèle A à la génération suivante suit une loi binomiale de paramètres N et p .

Mutation : La mutation représente une modification de la séquence d'ADN (ou d'ARN) causée par une erreur de l'ADN (ou l'ARN) polymérase et est considérée comme étant la source de la variation génétique. Le taux d'erreur, correspondant à la fidélité à laquelle ces complexes enzymatiques transcrivent l'information nucléotidique, est équivalent au taux de mutation. Les taux de mutation varient selon les espèces, tissus, locus, milieux et varient généralement de 10^{-10} à 10^{-3} (Lynch, 2010). De par la redondance du code génétique, certaines mutations peuvent être neutres ; dans d'autres cas les mutations peuvent impacter le phénotype, et donc la valeur sélective de l'individu en question. Selon l'effet de la mutation et selon le trait qu'elle va affecter, on parle de mutation *délétère* (qui diminue la valeur sélective de l'individu) ou de mutation *bénéfique* (qui augmente la valeur sélective de l'individu).

Outre l'extinction, un nombre restreint d'individus s'accompagne *a fortiori* d'une diversité génétique amoindrie, or il est généralement admis que le taux d'adaptation d'une population est proportionnel à sa diversité génétique, puisque la sélection pourra s'opérer plus rapidement pour sélectionner les combinaisons génétiques favorables (Fisher, 1930; Barton, 2001a; Willi et Hoffmann, 2009). Ainsi, une faible diversité génétique est considérée comme une contrainte à l'adaptation des populations situées en périphérie et donc une contrainte à l'élargissement de leur niche écologique (Hoffmann et Blows, 1994). Cette hypothèse est soutenue par l'exemple d'une espèce de drosophile en Australie dont l'aire de distribution semble être limitée par la faible diversité génétique associée aux traits de résistance au stress (Kellermann et al., 2006; Hoffmann et Willi, 2008; Bridle et al., 2009). La deuxième explication repose principalement sur la différence de densité entre populations situées au centre et aux limites d'aire de distribution.

Encadré 2.2 Dérive génétique, mutation et sélection

La sélection : Il existe différents types de sélection selon la relation entre la valeur sélective et le phénotype de l'individu (Figure 1). La sélection est dite *stabilisante* si un phénotype intermédiaire (ou plus précisément le phénotype le plus proche de l'*optimum phénotypique*, Figure 1A) est favorisé, *directionnelle* si la valeur sélective augmente (ou diminue) de manière monotone avec la valeur du trait (Figure 1B), et *disruptive* si la relation entre le phénotype et la valeur sélective n'est pas unimodale (par exemple s'il existe deux optimums phénotypiques, Figure 1C). Un optimum phénotypique est une valeur de trait pour lequel la valeur sélective est maximisée.

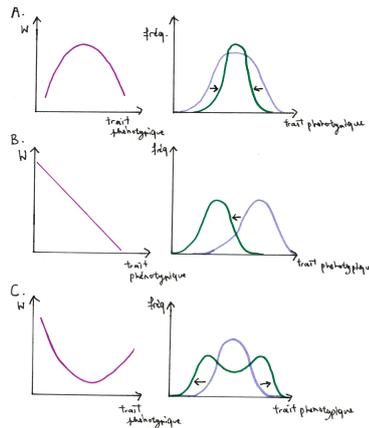


Figure 1 – Les figures sur la colonne de gauche illustrent la relation entre valeur sélective et trait phénotypique. Selon cette relation, l'effet de la sélection sur la distribution des fréquences phénotypiques va différer (colonne de droite) : en violet la distribution des fréquences phénotypiques *avant* et en vert *après* sélection. Les flèches noires illustrent l'effet de la sélection sur la distribution. **A.** Sélection stabilisante, **B.** directionnelle et **C.** divergente.

Maladaptation due aux flux de gènes

L'idée est que la différence de densité entre les populations en centre (plus abondantes) et en limite d'aire génère une asymétrie en termes de dispersion, avec une plus grande probabilité que les individus dispersent depuis le centre vers les limites plutôt que la réciproque (Figure 2). Dans le cas où les populations sont adaptées à leur habitat local, le flux de gènes provenant des populations centrales vers les populations marginales peut contraindre l'adaptation de ces dernières, et donc l'expansion de l'aire de distribution (Haldane, 1956; Mayr, 1963). Deux principaux types de modèles ont été développés pour étudier la dynamique adaptative en limite d'aire de distribution : le premier prend en

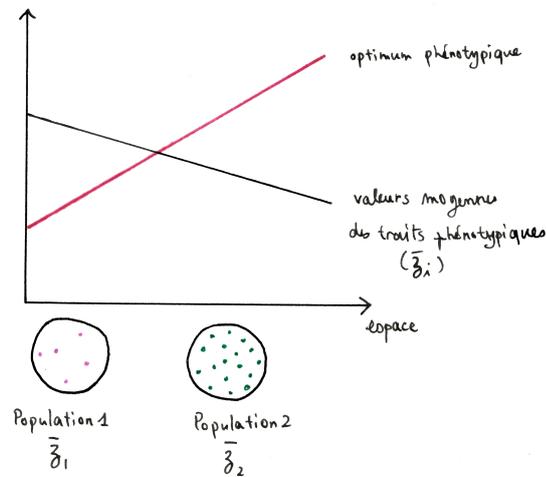


Figure 2 – Lorsqu’il existe une différence de densité entre populations (par exemple ici le nombre d’individus dans la population 1 est inférieur à la population 2), alors il y a plus de probabilité qu’il y ait des individus qui dispersent des populations plus denses vers les populations moins denses (population 2 vers population 1). Lorsque les populations sont localement adaptées, c’est-à-dire qu’elles ne sont pas associées aux mêmes valeurs de traits phénotypiques moyens (ici $\bar{z}_1 \neq \bar{z}_2$), alors cela peut générer de la maladaptation dans les populations moins denses, et générer l’extinction de ces dernières : c’est l’émergence de la limite d’aire de distribution.

compte un espace continu le long duquel l’environnement varie (on dit qu’il existe un *gradient environnemental*) ; le deuxième étudie l’adaptation des individus à un nombre restreint (généralement deux) d’habitats en fonction de la force de sélection et du taux de dispersion. Le travail de Kirkpatrick et Barton (1997) a permis d’initier le premier type de modèle en incorporant une dynamique évolutive dans un modèle de diffusion (Encadré 3) pour comprendre le rôle de la sélection, de la dispersion et de la pente du gradient environnemental dans l’émergence d’une limite d’aire de distribution. Pour cela, ils prennent en compte un unique trait quantitatif et supposent qu’il est soumis à une sélection stabilisante dont la valeur de l’optimum phénotypique varie à travers l’espace (Figure 2). La pente du gradient environnemental représente ainsi à quel point la valeur optimale du trait quantitatif change rapidement le long de l’espace.

La particularité de leur démarche est d’étudier la démographie des populations en parallèle de leur dynamique adaptative. Cette démarche est importante puisque plus une population est adaptée à son habitat, plus sa densité sera importante et donc plus la pro-

tabilité qu'un individu émigre de cette population sera grande. Leurs résultats suggèrent qu'il existe trois situations d'équilibre : une où toutes les populations se sont éteintes, une dans laquelle une limite d'aire de distribution se met en place et une où il n'y a pas de limite d'aire de distribution puisque la population s'adapte indéfiniment. Le passage d'une situation à l'autre dépend en particulier de la pente du gradient environnemental, de la distance de dispersion et de la force de la sélection stabilisante. Ces trois paramètres combinés illustrent à quel point la valeur sélective d'un immigrant serait amoindrie en fonction de la distance qui sépare son habitat originel et son habitat actuel, c'est ce qu'on appelle le *fardeau de dispersion* ("dispersal load", Bridle et al., 2010). Or le coût sur la valeur sélective d'un individu va avoir une répercussion sur la valeur sélective mesurée à l'échelle de la population, qui, lorsqu'elle devient trop faible, va générer l'extinction de cette dernière et l'émergence d'une limite d'aire de distribution.

Ce travail a été le premier modèle considérant un trait quantitatif qui a pu montrer que la dispersion peut générer une limite d'aire de distribution. Ce modèle suppose néanmoins une variance génétique constante dans toutes les populations, bien que l'apport en matériel génétique que représente la dispersion peut augmenter la variance génétique dans les populations en limite d'aire de distribution. Dès lors que l'hypothèse de variance génétique constante est relâchée, aucune limite d'aire de distribution n'est obtenue dans ce type de modèle, puisque l'augmentation de la variance génétique permet aux espèces de s'adapter indéfiniment (Barton, 2001a). Les modèles de Kirkpatrick et Barton (1997) et Barton (2001a) restent cependant des modèles *déterministes*, c'est-à-dire qu'ils ne prennent pas en compte l'effet de la stochasticité démographique et génétique qui peuvent intervenir dans les populations en limite d'aire de distribution. Le modèle de Polechová et Barton (2015) se place dans la continuité de ces précédents modèles en prenant en compte la taille finie des populations (et prenant dès lors en compte les effets stochastiques) tout en permettant l'évolution de la variance génétique et du trait phénotypique moyen. Leurs résultats montrent que l'adaptation des populations périphériques échoue – et donc une limite d'aire de distribution se met en place – lorsque le gradient environnemental effectif (tel que défini par Kirkpatrick et Barton, 1997, *i.e.*

proportionnel à la pente du gradient environnemental, de la distance de dispersion et de la force de la sélection stabilisante) devient plus important que l'efficacité de la sélection relativement à la dérive génétique (proportionnel à la taille de la population et la force de la sélection stabilisante). Contrairement au modèle de Kirkpatrick et Barton (1997) dans lequel la densité ne diminuait que graduellement (dans la situation où ils obtiennent une limite d'aire de distribution), celui de Polechová et Barton (2015) montre qu'une chute de densité abrupte peut être obtenue dans le cas où la pente du gradient environnemental effectif s'accroît le long de l'espace.

Plutôt que de considérer un environnement continu, certains modèles étudient l'évolution des limites d'aire de distribution en considérant un nombre discret d'habitats. Ces modèles étudient comment l'adaptation dans les populations puits peut être facilitée ou contrainte par les effets de la sélection, du flux génétique et de la régulation des populations (Holt et Gomulkiewicz, 1997; Ronce et Kirkpatrick, 2001). L'adaptation dans la population puit correspondrait à l'expansion de la niche écologique, et ainsi, l'expansion de l'aire de distribution. D'après ces modèles, un taux de dispersion intermédiaire permettrait une meilleure adaptation, puisqu'elle permet de maintenir une certaine variance génétique pour que la population puit puisse persister. Tout comme dans le modèle à environnement continu, la dispersion peut également contraindre l'adaptation à un nouvel environnement en diminuant la valeur sélective moyenne au sein des populations périphériques.

Finalement, que ce soit dans les modèles discrets ou continus, la dispersion a un double tranchant : elle permet dans certains cas d'augmenter la variance génétique et ainsi faciliter l'adaptation ; mais peut défavoriser l'adaptation lorsqu'elle devient trop importante, ou que les individus proviennent d'environnements trop distincts. Les résultats empiriques vont également dans ce sens, plusieurs travaux ayant mis en évidence que le flux génétique peut aider à l'adaptation des populations périphériques lorsqu'il provient de populations adaptées à un habitat similaire (Bridle et al., 2009; Sexton et al., 2011).

Encadré 3. Les équations de diffusion

Les équations de diffusion permettent de décrire la variation des concentrations locales d'un fluide qui s'équilibrent sans création ni destruction de matière. Dans le cas où on s'intéresse à la quantité f , au temps t et à la coordonnée spatiale x :

$$\frac{\partial f}{\partial t} = D \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} \quad (2)$$

où D correspond au coefficient de diffusion du fluide, $\partial f / \partial x$ la pente de f au point x et $\partial^2 f / \partial x^2$ la courbure à ce même point. Dans le cas où $\partial^2 f / \partial x^2 = 0$ alors f représente une droite à proximité de x . En physique, les équations de convection-diffusion combinent une partie de diffusion (éq. 2) et une partie de convection, qui décrit le déplacement des particules sous l'influence du mouvement du milieu dont elles font partie (dû par exemple à un gradient thermique) : la diffusion correspond à un déplacement *élémentaire* de chaque particule, tandis que la convection correspond à un déplacement de *l'ensemble des particules*. Les équations de convection-diffusion peuvent s'écrire :

$$\frac{\partial f}{\partial t} = D \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} - V \frac{\partial f}{\partial x} \quad (3)$$

avec le second terme qui correspond à la convection.

En biologie, ces équations de convection-diffusion sont notamment utilisées pour déterminer les densités de probabilités des fréquences alléliques sous différentes conditions (par exemple dérive seule). Ou encore pour obtenir les équations de clines, qui prennent en compte la migration et la sélection le long d'un espace unidimensionnel.

Contraintes évolutives

Une autre explication évolutive des limites d'aires de répartition est que les espèces ont atteint leur limite intrinsèque en termes de capacité évolutive. En effet, l'environnement n'est jamais parfaitement uniforme et plusieurs facteurs environnementaux peuvent co-varier à travers l'espace, nécessitant alors l'évolution simultanée de plusieurs traits phénotypiques. Cependant, le champ des phénotypes possibles étant limité, certains phénotypes pourraient ne pas apparaître, bien qu'ils soient avantageux (Figure 3, Antonovics, 1976; Lefèvre et al., 2016). L'exemple le plus connu est celui de la plante *Chamaecrista fasciculata* dont l'aire de distribution s'étend sur un gradient d'aridité aux Etats-Unis. A partir de trois populations échantillonnées à travers ce gradient d'aridité, Etterson et Shaw (2001) ont énuméré le nombre de feuilles, mesuré leur épaisseur, puis

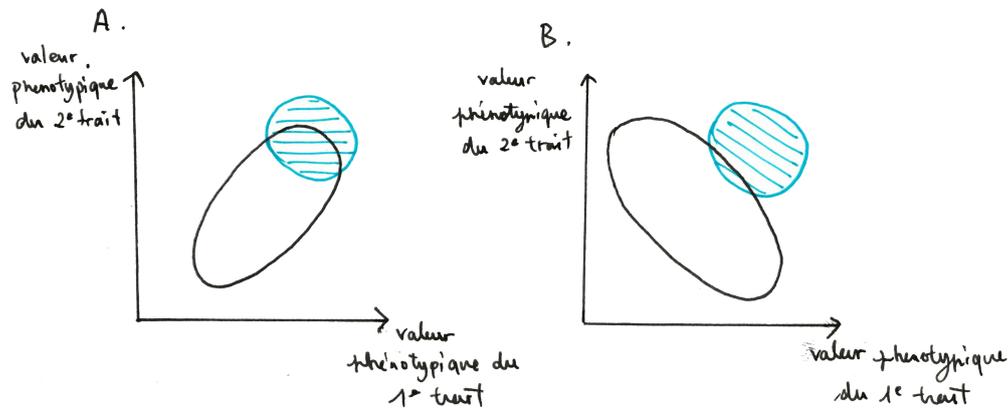


Figure 3 – Figure inspirée d’Antonovics (1976), en noir les corrélations entre deux traits phénotypiques et en bleu les valeurs de traits favorisées par la sélection. **A.** Lorsqu’il existe une corrélation positive entre les valeurs phénotypiques des deux traits, la sélection peut amener à une augmentation de la valeur sélective des individus atteignant les valeurs dans le cercle bleu ; **B.** Lorsqu’il existe une corrélation négative entre les valeurs phénotypiques, la sélection peut difficilement amener à augmenter la valeur sélective car les valeurs dans le cercle bleu ne sont pas atteignables.

compté le nombre de gousses et de semences par gousse, afin d’avoir une estimation de la fécondité des plantes. Ces mesures leur ont permis de prédire les changements de valeurs des traits en réponse à la sélection dans deux cas : lorsque tous les traits sont pris en compte indépendamment et lorsqu’ils sont pris en compte dans une analyse de génétique quantitative multivariée (REML). Leurs résultats montrent non seulement qu’il existe un conflit entre les prédictions univariées et multivariées sur les valeurs de traits après sélection, mais aussi qu’il existe une corrélation génétique négative entre certains traits pour lesquels des valeurs plus grandes devraient être favorisées dans un milieu aride. Leurs résultats montrent ainsi que les contraintes intrinsèques à une espèce peuvent contribuer à générer une limite d’aire de distribution.

Les limites évolutives pouvant expliquer les limites d’aires de distribution impliquent que l’environnement est hétérogène à travers l’espace. La sélection divergente qui découle de l’hétérogénéité spatiale de l’environnement peut être à l’origine de l’*adaptation locale* des individus. Ce phénomène introduit l’idée que les populations distribuées à travers une

aire de distribution ne sont pas associées à des valeurs uniformes de traits phénotypiques.

2 L'environnement change dans l'espace : l'adaptation locale

2.1 Définition

L'adaptation locale est définie comme un patron selon lequel chaque habitat contient des individus *résidents* qui ont une meilleure valeur sélective moyenne que des individus provenant d'autres habitats. Le phalène du bouleau qui a évolué pour avoir des ailes de couleur noire sur les bouleaux situés proches des centres industriels anglais est un exemple typique de l'évolution du trait phénotypique qui permet d'augmenter la valeur sélective des individus résidents (Kettlewell, 1955; Bishop, 1972). Le phénomène d'adaptation locale a par la suite été observée chez de nombreuses espèces et peut concerner une grande diversité de traits phénotypiques (voir les revues de Kawecki et Ebert, 2004; Leimu et Fischer, 2008; Hereford, 2009; Sanford et Kelly, 2011).

2.2 Méthode pour mettre en évidence l'adaptation locale

Plusieurs approches ont été développées pour détecter l'adaptation locale dans la nature. Certaines approches consistent à comparer la variabilité spatiale d'un trait quantitatif avec ce qui est attendu sous variation neutre (comparaisons $Q_{ST} - F_{ST}$, McKay et Latta, 2002), ou à étudier la corrélation entre les allèles d'un trait candidat et les variables environnementales auxquelles le trait serait adapté (Hancock et al., 2011; Fumagalli et al., 2011). Néanmoins ces méthodes permettent de mettre en évidence des patrons de différenciation mais pas directement des patrons d'adaptation. Un moyen de remédier à ce problème est d'effectuer des expériences dans lesquelles les individus issus de populations distinctes sont comparés dans les mêmes conditions environnementales. Ceci peut être effectué directement sur le terrain en transplantant les individus dans des localités variées (expérience de *transplantation réciproque*, Hereford, 2009) mais dont la mise en place est souvent rendue compliquée pour des raisons éthiques ou légales (Kawecki et Ebert, 2004). Une alternative est d'utiliser les expériences en *jardin commun*, qui

consistent à recréer les habitats en laboratoire et de faire varier le facteur biotique ou abiotique dont nous voulons étudier l'effet (Kawecki et Ebert, 2004; Nuismer et Gandon, 2008). Dans les deux types d'expérience, il est nécessaire de mesurer un ou plusieurs traits liés à la valeur sélective des individus.

2.3 Apports théoriques sur l'émergence d'un patron d'adaptation locale

La mise en place de l'adaptation locale ne dépend pas seulement de la présence d'une sélection divergente mais peut être contrainte par d'autres facteurs tels que le taux de dispersion et la dérive génétique. De nombreuses études théoriques ont été développées pour comprendre l'intrication de ces trois forces dans l'émergence de l'adaptation locale. Parmi elles, nous pouvons retrouver les études sur l'émergence des limites d'aires (Barton, 2001*a*; Kirkpatrick et Barton, 1997; Polechová et Barton, 2015) qui montrent que dès lors que le fardeau de migration devient trop important par rapport à l'importance relative de la sélection face à la dérive génétique, les populations périphériques n'arrivent plus à s'adapter. Le modèle d'Alleaume-Benharira et al. (2006) étudie explicitement l'effet du taux de dispersion, de la force de la sélection et de la dérive génétique sur l'adaptation locale au sein de populations distribuées le long d'un gradient environnemental. A partir de leurs simulations individus-centrées, les auteurs montrent que contrairement aux attendus déterministes qui prédisent qu'une augmentation du taux de dispersion va toujours à l'encontre de l'adaptation locale, un taux de dispersion intermédiaire permet d'augmenter la valeur sélective moyenne des populations situées en périphérie. Le fait qu'un taux de dispersion intermédiaire soit favorable à l'adaptation locale est retrouvé dans les modèles étudiant la probabilité de fixation d'un allèle favorable dans les populations puits (Holt et Gomulkiewicz, 1997; Gomulkiewicz et al., 1999; Kawecki, 2000). Le modèle de Blanquart et al. (2012) affine la relation entre dérive génétique et dispersion en prenant en compte plusieurs populations (on parle de *métapopulation*) dans un environnement hétérogène. Les auteurs considèrent deux situations : une dans laquelle l'adaptation locale est déterminée par le génotype présent au niveau d'un locus (locus biallélique, *i.e.* avec deux allèles) et une situation dans laquelle elle dépend de l'état

allélique d'un grand nombre de locus (*i.e.* trait quantitatif). Dans la première situation, les auteurs trouvent que la dérive génétique réduit indirectement l'adaptation locale en amenuisant la variance génétique, tandis que la migration défavorise toujours sa mise en place. La situation concernant le trait quantitatif montre une relation légèrement plus complexe : bien que la dérive génétique défavorise indirectement l'adaptation locale, son effet sera d'autant plus important que le taux de dispersion est faible. En effet, la dispersion étant une source de variance génétique, lorsque son taux s'amointrit, la variance génétique sera davantage affaiblie et la dérive génétique aura un effet d'autant plus défavorable. Ainsi, dans le cas où l'adaptation est freinée par un déficit en variance génétique, la vitesse d'adaptation locale sera proportionnelle au taux de migration qui représente une importante source de diversité génétique.

Jusqu'ici nous n'avons parlé que de deux options : l'adaptation locale ou l'extinction. Or selon le taux de dispersion et la différence sélective entre habitats, l'adaptation peut passer par la sélection d'individus *spécialistes* ou *généralistes*. Ronce et Kirkpatrick (2001) définissent une espèce comme étant *spécialiste* si - dans un environnement hétérogène - cette espèce est toujours trouvée dans le même habitat, contrairement à une espèce *généraliste* qui sera observée dans différents habitats. Une espèce généraliste peut être constituée de génotypes généralistes ou de génotypes spécialisés dans différents habitats (ce qui serait une forme d'adaptation locale). Les génotypes généralistes peuvent par exemple montrer de la *plasticité phénotypique*, définie comme un effet de l'environnement sur le phénotype d'un individu par l'intermédiaire de mécanismes développementaux (Via et Lande, 1985; Chevin et al., 2010). Elle peut être mise en évidence en mettant un génotype donné dans différents environnements : si le phénotype varie (ou un trait phénotypique spécifique) alors on obtiendra une *norme de réaction*. Lorsque cette dernière est linéaire, sa pente nous renseigne sur l'ampleur de la plasticité (Chevin et al., 2010).

La mise en place de l'adaptation locale ne découle donc pas de la seule présence d'une sélection divergente. Elle dépend également de l'effet de la dérive génétique (et donc la taille des populations, Encadré 2) ainsi que de la dispersion qui a lieu entre les

populations. Ces deux effets sont en fait compris dans ce qu'on appelle la *structure de population*, que nous allons maintenant aborder.

3 La structure de population

3.1 Définition

Nous avons initialement défini l'aire de distribution comme la zone délimitant la répartition géographique d'une espèce qui inclut la totalité de ses populations. En effet, plutôt qu'une unique population qui serait présente à travers l'aire de distribution, l'espèce est souvent constituée de plusieurs populations qui échangent un nombre plus ou moins important d'individus ou de propagules. Par exemple, on peut s'attendre à ce que des populations géographiquement proches échangent plus de migrants (on parle du fait qu'elles ont une plus grande *connectivité*) que des populations situées de part et d'autre de l'aire de distribution. La subdivision peut également s'appliquer à l'échelle d'une population : bien qu'elle paraisse fonctionner comme une unique population, il est possible que cette population soit *subdivisée*, par exemple que la reproduction se fasse préférentiellement au sein de groupes d'individus constituant des *sous-populations*. Tous ces aspects liés à la taille de population, à la connectivité ou encore à la subdivision peuvent être englobés dans la notion de structure de population. Ce terme a initialement été introduit par Wright (1951) et incluait le nombre d'individus, la composition en termes de classe d'âges ou de sexe ainsi que l'état de subdivision de la population. Hedrick (1985) en donne une définition plus générale : "If a population has localized subpopulations in which there is genetic drift, if mating is not random throughout the population, or if migration does not have equal probabilities throughout a population, we can consider the population to be structured". En général, la notion de structure de population fait surtout référence à la structure *génétique* des populations, qui décrit la manière dont les individus qui les composent se répartissent dans l'espace et à quel point les populations sont *différenciées génétiquement*. Il existe aujourd'hui des champs de recherche qui étudient ces différenciations génétiques en parallèle de données environnementales

pour comprendre l'origine de ces différenciations et les facteurs environnementaux qui les influencent, on parle de “landscape genetics” (Manel et al., 2003) ou de “seascape genetics” (dans le cas des organismes marins, Selkoe et al., 2008).

3.2 Apports empiriques

La différenciation génétique des populations est généralement mesurée à l'aide des fréquences d'*allèles neutres*, qui peuvent nous renseigner sur les événements démographiques passés (extinction-recolonisation, goulots d'étranglement etc.) ainsi que sur la connectivité, contrairement aux locus sous sélection dont les fréquences peuvent varier selon leur avantage sélectif (différence entre Q_{ST} et F_{ST} , cf. I.2.2.). En laboratoire, ces allèles neutres sont obtenus à l'aide de *marqueurs* qui permettent d'amplifier certaines séquences à partir d'échantillons naturels. Ces séquences peuvent être situées dans les génomes présents dans les organelles (mitochondries : mtDNA ou chloroplastes : cpDNA) ou dans le génome nucléaire, tels que les marqueurs microsatellites. Ces derniers correspondent à des séquences d'ADN formées par une répétition de motifs composés d'un à six nucléotides et sont *co-dominants*. La particularité des marqueurs microsatellites est leur taux de mutation élevé (Goldstein et Schlötterer, 1999), à l'origine d'un grand nombre d'allèles par marqueur et permet ainsi d'affiner les analyses. Néanmoins, des mutations peuvent également avoir lieu sur les sites qui nous permettent d'amplifier ces séquences, empêchant la fixation de l'amorce qui est indispensable à l'amplification de la séquence : on parle alors d'*allèles nuls*. La présence d'allèles nuls peut fortement biaiser les résultats et nécessite donc de les détecter à l'aide de différentes méthodes (eg. Van Oosterhout et al., 2004; Chapuis et Estoup, 2007) afin de corriger les données ou d'enlever les marqueurs associés à la présence d'allèles nuls. D'autres types de marqueurs nucléaires sont aujourd'hui à disposition grâce aux méthodes de séquençage à haut débit (“Next Generation Sequencing” ou NGS) qui permettent d'obtenir des dizaines de milliers de marqueurs polymorphiques d'un nucléotide de long, que l'on appelle “Single Nucleotide Polymorphism” ou SNP. Ces grands volumes de données génomiques permettent d'augmenter la puissance statistique ainsi que la précision des analyses (Gagnaire et al., 2015). L'iden-

tification des marqueurs neutres parmi les données passe par différentes méthodes de filtration ; néanmoins il existe également des analyses effectuées à l'aide de marqueurs sous sélection, dont les résultats peuvent être complémentaires à ceux obtenus à l'aide de marqueurs neutres (Gagnaire et al., 2015; Benestan et al., 2016). Dans le cadre de ce manuscrit, nous ne rentrerons pas dans les détails de ce type d'analyse.

Une fois que les fréquences alléliques sont obtenues, la différenciation génétique entre les populations échantillonnées peut être estimée à partir des formules obtenues par des approches théoriques.

3.3 Apports théoriques

Pour quantifier la différenciation aléatoire (*i.e.* qui ne dépend pas de la sélection naturelle) entre sous-populations, Wright a considéré la variable F_{ST} comme étant égale à $Var(p)/[\bar{p}(1-\bar{p})]$, avec p la fréquence d'un allèle présent à un locus donné, \bar{p} la moyenne parmi les sous-populations et $Var(p)$ la variance des fréquences alléliques entre sous-populations (Wright, 1943; Rousset, 2004). Plus les populations sont génétiquement proches, plus on s'attend à ce que $Var(p)$ soit faible et - d'après la formule - le F_{ST} aussi. Bien que Wright (1943) en a donné une estimation dans le but de pouvoir le mesurer empiriquement, sa formule reste complexe et est estimée dans des conditions idéalistes (obtenues à partir d'un modèle en île infini, nous reviendrons sur cette notion dans le Chapitre 7). Afin d'obtenir le F_{ST} à partir de données empiriques, plusieurs méthodes ont ensuite été développées, telle que la méthode de Nei basée sur la notion d'hétérozygotie attendue (Nei, 1973, 1977) ou la méthode de Weir et Cockerham basée sur la variance des fréquences alléliques (Weir et Cockerham, 1984). Bien que ces différentes méthodes facilitent l'analyse de données empiriques, elles font néanmoins l'hypothèse que les tailles de populations sont identiques entre elles et constantes dans le temps ; or il est attendu que la densité des populations varie dans l'espace *et* dans le temps. Commençons par aborder l'attendu selon lequel la densité diminue en direction des limites d'aires de répartition : c'est la théorie du centre-abondant (Brown, 1984).

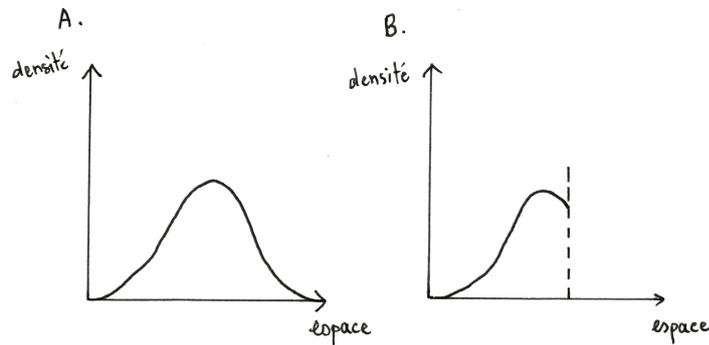


Figure 4 – Figure inspirée de Brown (1984) illustrant la variation en termes d’abondance (en y) le long de l’aire de distribution (ou ici l’espace, en x). **A.** La densité de la population est maximale en centre d’aire de distribution et diminue en direction des limites d’aire de distribution. **B.** Lorsqu’il existe une barrière biotique ou abiotique (ici en pointillé), la densité diminue graduellement au fur et à mesure que l’on se rapproche de cette barrière.

Variation spatiale de la taille de population

L’étude de Brown (1984) est incitée par les nombreux travaux la précédant qui ont mesuré l’abondance des espèces à travers leur aire de distribution. A partir de ces études, et en particulier celles de Whittaker (1956, 1960, 1965), il conclut qu’il existe un patron général de la variation de l’abondance des populations : “although individual species attain different maximum densities in different parts of the gradient, abundance of most species decline relatively gradually and symmetrically with increasing distance in either direction from their peaks”. En effet, à partir des données empiriques disponibles, il constate que l’abondance des espèces à travers leur aire de répartition peut être approximée par une loi normale (Figure 4A) : le nombre d’individus par population est maximal en centre d’aire de distribution et diminue au fur et à mesure qu’on s’en éloigne (tel que dans le modèle de Barton, 2001a; Kirkpatrick et Barton, 1997; Polechová et Barton, 2015, *cf.* paragraphe I.1.4. “Maladaptation due aux flux de gènes”). Même dans le cas où il existe une barrière abiotique contraignant l’aire de distribution de l’espèce, il constate que l’abondance diminue graduellement au fur et à mesure que l’on se rapproche de cette barrière (Figure 4B).

Brown tente donc de mettre en parallèle la théorie de la niche fondamentale de Hutchinson et la variation de l'abondance. L'idée est que la présence et l'abondance d'une espèce sont déterminées par sa niche écologique fondamentale et les variations spatiales de la densité sont supposées refléter l'adéquation de l'environnement à la niche écologique de l'espèce. Bien que la plupart des études empiriques se sont intéressées à la variation d'un facteur environnemental spécifique à travers l'aire de répartition (permettant d'identifier les dimensions de la niche fondamentale qui seraient particulièrement importantes), selon lui il serait plus judicieux de considérer que les facteurs co-varient à travers l'espace (comme discuté dans le paragraphe I.1.4. "Contraintes Evolutives"). Dans ce cas, il est attendu que la probabilité que deux sites soient associés à des combinaisons similaires de variables environnementales est inversement proportionnelle à la distance qui les sépare. On peut dès lors s'attendre à ce que les sites réunissant les facteurs les plus favorables à l'espèce soient concentrés dans une zone géographique correspondant au centre de l'aire de distribution de l'espèce, puis que l'adéquation des facteurs environnementaux s'amenuise en direction des périphéries. De plus, il est possible que les habitats situés en périphérie dans lesquels l'espèce en question peut s'adapter soient plus épars, que ce soit par des contraintes intrinsèques à l'espèce ou à la présence d'autres espèces.

Finalement on s'attend à ce que l'espèce soit particulièrement abondante en centre d'aire de distribution, que la taille de population diminue et que les populations deviennent de plus en plus isolées (*i.e.* qu'elles échangent moins de migrants) en direction des limites d'aire (Eckert et al., 2008). La diminution de la densité des espèces en direction des périphéries est d'ailleurs retrouvée dans l'étude de Pironon et al. (2017) qui a réunis les données issues de 76 études. Eckert et al. (2008) montrent également que 68% des données récoltées parmi 25 études ont montré la diminution de la densité en direction des périphéries. En termes de structure de population, Eckert et al. (2008) trouvent que deux des trois études ayant comparé la structure de population entre populations centrales d'une part, et entre populations marginales d'autre part, trouvent que les populations marginales sont associées à des valeurs de différenciation génétique plus importantes. Cet attendu a ensuite été validé par de nombreuses autres études em-

piriques (Arnaud-Haond et al., 2006; Vakkari et al., 2009; Micheletti et Storfer, 2015; Latron et al., 2020).

Variation temporelle de la taille de population

En plus d'une variation spatiale, la taille des populations fluctue souvent dans le temps. Cette fluctuation peut être induite par la stochasticité démographique, mais également par des aléas climatiques qui peuvent être particulièrement importants dans les populations situées en limite d'aire de distribution (*stochasticité environnementale*, Lenormand et al., 2009). Ces différents types de stochasticité augmentent la probabilité d'extinction des populations marginales, dont les habitats peuvent ensuite être recolonisés : c'est le phénomène d'*extinction-recolonisation* (Kawecki, 2008). Certains travaux se sont particulièrement intéressés à ces phénomènes et notamment aux effets du taux d'extinction, du taux de dispersion, du taux de recolonisation et de l'origine des migrants sur la variance et la différenciation génétique (cette dernière est estimée en termes de probabilité d'identité par descendance, ou F_{ST} , Slatkin, 1977; Wade et McCauley, 1988; Olivieri et al., 1990). Bien que les attendus sur la variance génétique et la différenciation génétique diffèrent grandement selon les valeurs de paramètres pris en considération, quelques lois générales semblent sortir de ces modèles. Par exemple, les modèles distinguent souvent deux modes possibles de recolonisation : le modèle de "migrant-pool", qui décrit l'effet de la recolonisation lorsque les gamètes sont choisis de manière aléatoire parmi toutes les populations (les colonisateurs sont échantillonnés comme $2N$ gamètes indépendants plutôt que N individus diploïdes) ; et le modèle de "propagule-pool" dans lequel chaque groupe d'immigrants (ou colonisateurs) est choisi au hasard parmi une unique population (échantillonnage de N individus diploïdes, Slatkin, 1977; Wade et McCauley, 1988; Whitlock et McCauley, 1990). Dans le cas du modèle migrant-pool, l'extinction des populations peut soit augmenter soit diminuer la différenciation génétique selon les valeurs de certains paramètres (et notamment leur valeur relative, Wade et McCauley, 1988) ; tandis que dans le modèle propagule-pool, l'extinction ne diminue jamais la différenciation génétique et peut au contraire l'augmenter (Wade et McCauley,

1988). Néanmoins ces modèles sont accompagnés d'hypothèses qui peuvent sembler peu réalistes : dans le cas du modèle migrant-pool, plutôt qu'un échantillonnage aléatoire des gamètes parmi toutes les populations, il semblerait plus judicieux de considérer que l'échantillon de gamètes soit formé par un groupe restreint de populations parentales qui contribueraient dans des proportions variables. Cette modification devrait rapprocher les résultats de ceux obtenus pour le propagule-pool, autrement dit la diversité génétique des populations recolonisées devrait être affaiblie. De la même manière, ces modèles considèrent la même probabilité d'extinction pour toutes les populations, or la prise en compte d'une variation de probabilités d'extinction entre populations pourrait avoir des conséquences importantes sur les motifs de différenciation génétique (Wade et McCauley, 1988). Bien que ces deux types de modèles correspondent à des situations extrêmes qui sont difficilement rencontrées dans la nature, ils représentent un apport important puisqu'ils permettent de contraster leurs effets sur la diversité et la structure génétique.

3.4 Cas particulier des populations en limite d'aire de distribution

Les populations marginales sont généralement associées à une taille de population plus faible et/ou issues de processus d'extinction-recolonisation (*cf.* I.3.2 et I.3.3.). À partir de ces caractéristiques, il est attendu qu'elles soient associées à une diversité génétique plus faible qu'en centre d'aire de distribution (Eckert et al., 2008). Cet attendu conforte l'hypothèse selon laquelle les limites d'aires de distribution se mettent en place par le fait que les populations soient associées à une faible diversité génétique, et donc à une capacité d'adaptation amoindrie (Hoffmann et Blows, 1994; Bridle et Vines, 2007). Bien que certaines revues empiriques portant sur les données obtenues chez les plantes et animaux vont en faveur d'une diminution de la variance génétique en direction des limites (Johannesson et André, 2006; Eckert et al., 2008), il ne semble pas que ce motif soit universel. D'après l'étude de Pironon et al. (2017) qui rassemble les résultats issus de 135 études recensant la variation de la diversité génétique le long des aires de distribution, seules 47% des études valident cet attendu. De même, l'étude de Pennington et al. (2021)

qui analyse les données obtenues dans 35 études montrent que la variation liée aux traits quantitatifs (estimée à partir de l'héritabilité au sens strict, au sens large et d'*évolubilité*, défini comme la variance génétique additive standardisée par le trait moyen, Pennington et al., 2021) ne diminue pas forcément avec la distance depuis le centre de l'aire de distribution, ni depuis le centre de la niche écologique de l'espèce. Le fait que les résultats sur la diversité génétique soient si contrastés peut avoir différentes causes, par exemple la dispersion provenant d'autres populations (Barton, 2001*a*), mais il existe d'autres causes possibles que nous allons brièvement aborder.

Effet d'un goulot d'étranglement sur la variance génétique additive

La première est liée à l'interaction entre les allèles sur l'expression d'un trait phénotypique. Lorsque la sélection et/ou la dérive génétique génèrent la perte ou la fixation des allèles qui intervenaient jusqu'alors dans une relation de dominance ou d'épistasie, la variance de dominance ou d'interaction va diminuer et va être convertie en variance génétique additive puisque les allèles restants vont interagir de manière quasi-additive (Goodnight, 1988; Neiman et Linksvayer, 2006, et voir Figure 5, Encadré 4). Ce phénomène ne s'applique donc pas aux traits phénotypiques dont l'expression ne dépend pas de l'interaction entre allèles (on dit que ces traits phénotypiques sont purement additifs). Par la suite cet attendu a pu être validé par des expériences en laboratoire (Bryant et Meffert, 1995; Bryant et al., 1986; van Heerwaarden et al., 2008), montrant notamment que la variance génétique additive peut être quatre fois plus importante après un goulot d'étranglement (Bryant et al., 1986). Il a également été observé dans les populations naturelles (Armbruster et al., 1998, et lorsque les traits sont pris indépendamment Paccard et al., 2016). Néanmoins l'étendue de ce phénomène reste débattue (Barton et Turelli, 2004; Turelli et Barton, 2006; Willi et al., 2006; van Heerwaarden et al., 2008).

La deuxième cause nécessite d'avoir une vision plus dynamique de l'aire de distribution et de prendre en considération l'histoire des populations.

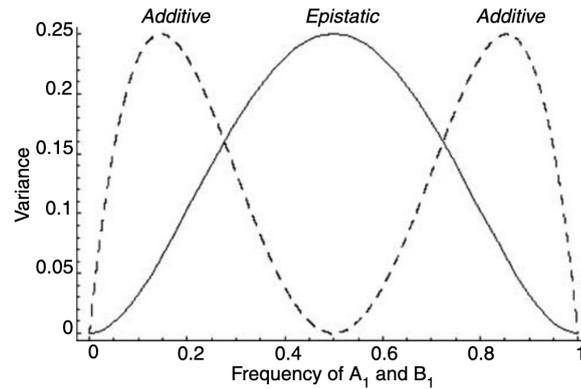


Figure 5 – Cette figure correspond à la Figure 2c de Neiman et Linksvayer (2006) et illustre comment la variance d’interaction et la variance additive varient en fonction des fréquences alléliques. Ils considèrent deux locus avec chacun deux allèles (A_1 et A_2 au premier locus et B_1 , B_2 au deuxième locus). D’après cette figure on voit que la variance liée à l’épistasie est au maximum lorsque $\text{freq}(A_1) = \text{freq}(B_1) = 0.5$, tandis que la variance additive est maximale lorsque l’allèle A_1 et/ou B_1 est fixé.

Encadré 4. Décomposition de la variance phénotypique (Falconer et Mackay, 1996)

La variation phénotypique mesurée à l’échelle d’une population peut être exprimée comme une variance (V_P). La variance phénotypique peut ensuite être décomposée en une variance génotypique (V_G) qui correspond à la variance des valeurs génotypiques mesurée au sein de la population ; et en une variance environnementale (V_E), qui correspond à la variance des déviations dues à l’environnement. Dans le cas où il existe une interaction entre génotype et l’environnement (comme la plasticité phénotypique ou l’adaptation locale), on doit prendre en compte la part de la variance phénotypique expliquée par cette interaction ($V_{G \times E}$) :

$$V_P = V_G + V_E + V_{G \times E} \quad (4)$$

Pour approfondir les propriétés génétiques d’une population, la variance génotypique peut être décomposée davantage :

$$V_G = V_A + V_I + V_D \quad (5)$$

avec V_A la variance génétique additive, V_I la variance liée aux interactions entre allèles à différents locus (*e.g.* épistasie) et V_D la variance liée aux interactions entre allèles au même locus (*e.g.* dominance). V_I et V_D proviennent du fait que selon les allèles présents, la valeur du trait quantitatif ne correspond pas simplement à la valeur obtenue en additionnant leurs effets moyens.

Conséquences historiques et dynamiques sur la variance génétique

Comme nous l'avons abordé en début d'introduction, les limites d'aire de répartition des espèces sont rarement fixes (Sexton et al., 2009). Les changements de limites d'aire peuvent être dus au fait que l'espèce est encore en train de s'étendre suite à l'expansion de l'habitat lui étant favorable ou encore au changement climatique causant un déplacement spatial des facteurs environnementaux favorables à l'espèce. Lorsque l'on considère le mouvement des aires de distribution, on peut distinguer deux types de limites d'aire : la limite d'aire située au niveau de la rétractation d'une espèce (dû au fait qu'elle ne peut pas s'adapter aux changements auxquels elle fait face) et la limite d'aire située au niveau du front d'expansion, en anglais ces deux situations sont nommés, respectivement, "rear-edge" et "leading-edge" (Hampe et Petit, 2005). Il est important de distinguer les deux puisque les attendus diffèrent quant à la variance génétique mesurée au niveau intra- et interpopulationnel. En effet, certains auteurs ont mis le doigt sur le fait que les populations situées sur les fronts de contractions peuvent être associées à une diversité génétique unique puisqu'elles sont généralement associées aux refuges durant la dernière période glaciaire (Hewitt, 1996; Hampe et Petit, 2005). Du fait de l'inadéquation des conditions environnementales, ces populations seraient présentes sous forme de petites populations isolées les unes des autres, générant un fort effet de la dérive génétique sur la variance génétique intrapopulationnelle qui peut difficilement être réapprovisionnée par la dispersion. Ainsi, il est généralement attendu que ces populations soient associées à une faible diversité génétique à l'échelle intra-populationnelle, mais associée à une grande diversité génétique à l'échelle de la métapopulation (Hampe et Petit, 2005). L'attendu est différent dans le cas des populations situées sur les fronts d'expansion qui seraient issues d'une colonisation rapide à partir des refuges glaciaires. Contrairement aux populations situées sur les fronts de contraction, de nombreux modèles théoriques se sont intéressés à la perte de diversité génétique progressive à laquelle sont soumises les populations sur les fronts d'expansion. Ces pertes de diversité génétique, causées par la dérive génétique, sont appelés "allele" ou "gene surfing" à savoir un phénomène selon lequel certains allèles

peuvent rapidement se fixer (ou *surfer*) par dérive au niveau d'un front d'expansion (Klopfstein et al., 2006; Hallatschek et Nelson, 2008; Peischl et al., 2013; Neiva et al., 2010). Ces allèles peuvent représenter des mutations délétères pour la population, à l'origine d'une augmentation du fardeau de mutation dans les populations situées sur les fronts d'expansion, que l'on appelle alors *fardeau d'expansion* ou "expansion load" (Peischl et al., 2015; Peischl et Excoffier, 2015; Foutel-Rodier et Etheridge, 2020).

4 Variation des systèmes de reproduction à travers l'aire de distribution

4.1 Contexte

Au début de cette introduction, nous avons abordé le fait que la limite d'aire de distribution peut émerger d'une limitation en termes de dispersion, à l'origine d'une divergence entre la limite de la niche écologique et la limite d'aire de distribution. Cependant – et comme nous l'avons déjà mentionné – la dispersion peut elle-même évoluer, en particulier une augmentation de la distance (ou *kernel*) de dispersion peut être favorisée dans certains habitats, et ainsi le kernel de dispersion peut varier entre populations au sein d'une même espèce (Clobert et al., 2001; Rousset, 2004; Hargreaves et Eckert, 2014). La dispersion fait partie des traits dits *traits d'histoire de vie*, c'est-à-dire les "traits biologiques qui contribuent à la valeur sélective et en particulier à ses composantes fondamentales que sont la survie et la reproduction" (Lefèvre et al., 2016). Outre la dispersion, il existe bien d'autres traits d'histoire de vie qui peuvent varier au sein de l'aire de distribution des espèces, comme la phénologie (Chuine, 2010), la dormance (Wagmann et al., 2012) ou les systèmes de reproduction que nous allons approfondir dans le cadre de ce manuscrit. Les travaux sur la variation des systèmes de reproduction à travers les aires de distribution sont nombreux, particulièrement ceux abordant la distribution différentielle entre reproduction *uniparentale* et *biparentale*. La reproduction uniparentale correspond aux systèmes de reproduction qui permettent à un unique parent de laisser des descendants, tandis que la reproduction biparentale en nécessite

deux de sexes distincts. La reproduction uniparentale peut relever de la reproduction sexuée, dans le cas de l'*autofécondation* (ou *autogamie*), ou de la reproduction asexuée, dans le cas de la *parthénogenèse* ou de la reproduction végétative (Lefèvre et al., 2016). Avant d'entrer dans les détails sur l'autofécondation et la parthénogenèse, il paraît important de s'arrêter un instant pour comprendre ce qu'implique la reproduction sexuée par rapport à la reproduction asexuée. Pour le moment nous allons seulement aborder leurs définitions et les mécanismes cellulaires associés à la reproduction sexuée.

4.2 La reproduction sexuée et la reproduction asexuée

La reproduction sexuée : définition et mécanismes

De manière assez large, la reproduction sexuée est définie comme un processus qui implique la méiose et la fécondation (fusion entre un gamète mâle et un gamète femelle) pour former un nouvel individu. Cette simple définition cache pourtant un champ de recherche considérable dans l'histoire de la biologie évolutive, dans lequel de nombreux chercheurs se sont attelés – et ce depuis des décennies – à comprendre *pourquoi* la reproduction sexuée est si répandue dans le monde du vivant : “thinking about sex has been one of the main occupations of evolutionary biologists for almost half a century” (Roze, 2012). En effet, la reproduction sexuée est associée à de nombreux coûts : le coût énergétique de la méiose et de la fécondation ; le coût lié à la recherche d'un partenaire (à l'exception du cas de l'autofécondation, comme nous le verrons après) ; le risque d'attraper une maladie sexuellement transmissible ; une probabilité plus élevée de faire face aux prédateurs durant la recherche d'un partenaire ; le coût de deux individus (ou de gamètes) mâles ne contribuant pas à la génération suivante en termes de ressources (voir Lehtonen et al., 2012 pour revue). Néanmoins, un des bénéfices de la reproduction sexuée qui a longtemps été retenu est qu'elle génère de la diversité (Weismann, 1889). Ce bénéfice découle en fait des mécanismes cellulaires associés au sexe. En effet, outre le fait que la fécondation entre un gamète mâle provenant d'un individu et un gamète femelle provenant d'un autre individu soit déjà à l'origine d'une nouvelle combi-

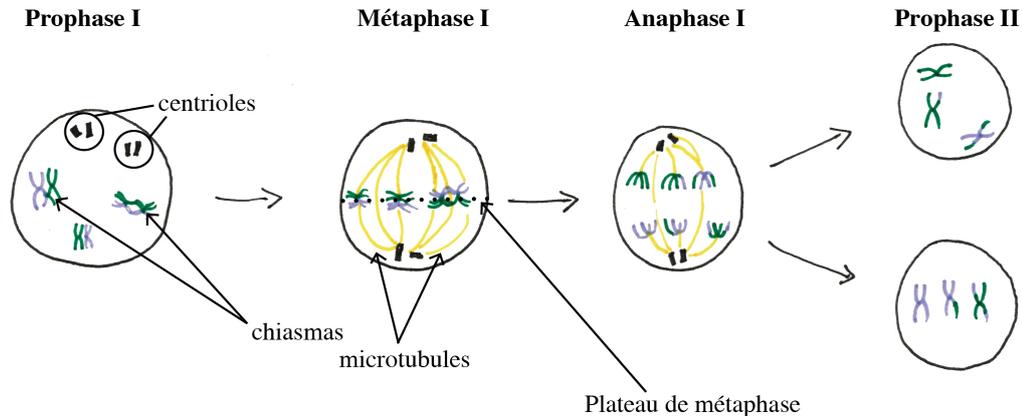


Figure 6 – Les crossing-over et la ségrégation qui ont lieu avant la première division de la méiose sont à l’origine d’un brassage du matériel génétique provenant du père et de la mère. Ces deux phénomènes définissent ce qu’on appelle la reproduction sexuée. Lors de l’appariement des chromosomes homologues, les chromosomes venant du père et de la mère peuvent échanger des fragments chromosomiques grâce à la coupure des deux chromatides au niveau des points de chevauchement (ou *chiasma*, “Prophase I”). Cet échange (ou crossing-over) permet de transmettre une mosaïque des chromosomes parentaux chez les descendants et la conséquence génétique de cet échange représente la recombinaison. Par la suite, les chromosomes homologues migrent vers le centre de la cellule avant la première division (figure “Métaphase I”) et leur position de part et d’autre du plateau de métaphase représente un autre type de brassage génétique qui est la ségrégation (“Métaphase I” au “Prophase II”). Pour finir, la deuxième division consistera “seulement” en la séparation des chromatides sœurs (*i.e.* les deux brins d’un même chromosome).

raison génétique parmi les descendants, certains événements qui se produisent pendant la méiose vont permettre de recomposer les génomes, à savoir : la *recombinaison* et la *ségrégation*.

La recombinaison est la conséquence génétique de l’échange d’un ou plusieurs fragments entre les chromosomes homologues par *crossing-over* (Figure 6). Le crossing-over est en fait indispensable à l’appariement des chromosomes homologues et à leur bonne disjonction lors de la première division cellulaire, ainsi, on considère qu’il existe au moins un crossing-over par chromosome et par méiose chez quasiment tous les organismes (Jones et Franklin, 2006). Du fait de leur importance biologique, il a longtemps été considéré que le nombre et la position des crossing-over étaient minutieusement contrôlés et conservés. De récentes études montrent que chez les Mammifères, la position des crossing-over est

largement déterminée par un motif génétique précis d'environ 1 à 2kb appelé "recombination hotspot" (Coop et Myers, 2007). Ce motif est ensuite reconnu par une protéine qui va venir générer une cassure double-brin ; suite à cette cassure, une conversion génique va avoir lieu (défini comme un transfert non réciproque d'une information de séquence), pouvant dans certains cas être accompagnée d'un crossing-over (Orr-Weaver et Szostak, 1983; Coop et Myers, 2007). Aujourd'hui il est donc plutôt convenu que le taux et les sites où ont lieu les crossing-over (et donc la recombinaison) sont des traits soumis à l'évolution (Coop et Przeworski, 2007; Coop et Myers, 2007), comme indiqué par la grande variation des taux de recombinaison entre taxons (Stapley et al., 2017) et à travers les génomes (Howie et al., 2019). La deuxième conséquence de la méiose qui est à l'origine de la recombinaison des génomes est la ségrégation. Cette dernière provient du positionnement des chromosomes homologues (venant du père et de la mère) avant la première division : selon leur position par rapport au plateau de métaphase, les cellules filles contiendront un mélange de chromosomes provenant du père et de la mère (Figure 6).

La reproduction asexuée

Il existe dans le monde du vivant de nombreuses façons de se reproduire sans sexe. Une première façon est l'absence de méiose et de fécondation : à ce moment-là, les descendants sont produits par mitose. Cela peut notamment s'observer chez les plantes à travers la reproduction végétative, mais également par la fragmentation chez de nombreux invertébrés (Bell, 1982). Une deuxième façon de se passer du sexe est de modifier la méiose et/ou la fécondation, c'est ce qu'on appelle communément *parthénogenèse*, ou *agamospermie* chez les plantes. Les variantes de la parthénogenèse sont nombreuses, mais les plus communes sont l'endomitose, l'automixie et l'apomixie (Figure 7, et voir de De Meeûs et al., 2007 pour une vue d'ensemble des modes de reproduction asexuée).

Selon le type de parthénogenèse, la recombinaison du génome est encore possible mais son étendue reste moins importante que dans le cas de la reproduction sexuée de type *allofécondante* (par opposition à *autofécondante*, ce type de reproduction requiert deux

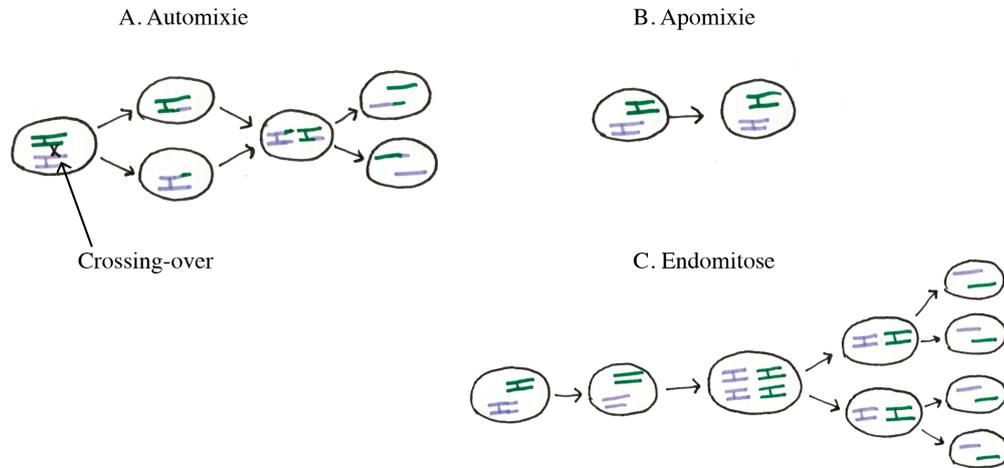


Figure 7 – Figure inspirée de Lefèvre et al. (2016) illustrant les trois principaux types de parthénogenèse : l’automixie (**A**), l’apomixie (**B**) et l’endomitose (**C**). Ici, seul le cas de l’automixie avec fusion des premiers produits de méiose est illustré, mais il existe d’autres types d’automixie.

parents). Dans le cas de l’autofécondation ou de la parthénogenèse automictique, l’homozygotie des descendants va inévitablement augmenter au fur et à mesure des générations (Gillespie, 2004). De plus, le fait que ces modes de reproduction ne requièrent pas la fusion entre gamètes provenant d’individus distincts, la dispersion entre populations n’aura pas les mêmes conséquences sur les flux génétiques que dans le cas de l’allofécondation. Ainsi, les modes de reproduction vont inévitablement influencer la variance génétique ainsi que la structure génétique des populations (Eckert et al., 2010).

4.3 Approches théoriques sur l’évolution du sexe et de la recombinaison

Nous avons précédemment abordé le fait qu’un des bénéfices de la reproduction sexuée ayant longtemps été reconnu est le fait qu’elle génère de la diversité génétique. Cette hypothèse peut paraître assez triviale suite à la description de la méiose, et de sa conséquence sur le brassage génétique. Néanmoins le sexe n’augmente pas toujours la variabilité génétique, et même dans les cas où il l’augmente, il n’est pas toujours bénéfique d’augmenter la diversité (Otto, 2009). Les résultats émanant des premiers travaux théoriques sur l’évolution du sexe et de la recombinaison ont montré que la recombi-

naissance tend à être défavorisée dans un environnement constant (*i.e.* lorsque l'optimum phénotypique ne varie pas dans le temps, Kimura, 1956; Nei, 1967; Dolgin et Otto, 2003, mais voir Vanhoenacker et al., 2018). Ce résultat découle en fait du *principe de réduction* (Feldman et al., 1980) : dans le cas où l'environnement est constant dans le temps et que les individus sont soumis à une sélection stabilisante (Encadré 2), alors l'augmentation de la diversité conduit à une réduction de la valeur sélective moyenne à l'échelle de la population. Ainsi, le système de reproduction associé à la variance génétique la plus faible aura une meilleure valeur sélective à l'échelle de la population et sera alors favorisé. Par la suite, différents modèles ont exploré des situations plus dynamiques en considérant une sélection directionnelle (Charlesworth, 1993; Barton, 1995*a*; Vanhoenacker, 2018, et Encadré 2), ou un apport continu en mutations (*équilibre mutation-sélection*, Feldman et al., 1980; Charlesworth, 1990; Barton, 1995*a*; Otto et Feldman, 1997). Pour comprendre leurs résultats, il est important de définir la notion de *déséquilibre de liaison*. Le déséquilibre de liaison (D) est une mesure de l'association génétique entre les allèles présents à différents locus. Prenons par exemple deux locus bialléliques A et B, avec deux allèles A et a qui ségrégent au locus A et les allèles B et b au locus B. Si on suppose que les allèles A et B sont avantageux - c'est-à-dire qu'ils augmentent la valeur sélective - alors le déséquilibre de liaison entre les allèles présents aux deux locus peut être écrit comme :

$$D = freq(AB) \times freq(ab) - freq(Ab) \times freq(aB) \quad (6)$$

avec $freq(XX)$ qui mesure la fréquence de l'haplotype XX . Dans cet exemple, on dit que le déséquilibre de liaison est *positif* lorsque les génotypes extrêmes AB et ab sont plus fréquents que les génotypes aB et Ab ; et *négatif* lorsque les génotypes aB et Ab sont plus fréquents que les génotypes AB et ab . Ainsi, le signe et la valeur de D nous renseigne sur l'abondance relative des haplotypes extrêmes par rapport aux haplotypes intermédiaires.

Les résultats émanant de ces premiers modèles montrent que le bénéfice du sexe et de la recombinaison dépend toujours d'un équilibre entre l'*effet à court terme* et à *long*

terme de casser les déséquilibres de liaisons (Otto et Lenormand, 2002). L'*effet à court terme* représente la conséquence directe de la destruction des associations génétiques sur la valeur sélective moyenne des descendants. Par exemple, dans le cas où les associations génétiques conféraient un avantage aux individus, leur destruction peut représenter un coût : on parle de *fardeau de recombinaison* ou de *ségrégation* (Hadany et Comeron, 2008, Figure 8). L'*effet à long terme* représente la conséquence de la destruction des associations génétiques sur la variance de la valeur sélective des descendants : en particulier, une plus grande variance permet à la sélection d'être plus efficace dans le cas où l'environnement change (Figure 8). Les résultats des modèles considérant une sélection directionnelle ou un équilibre sélection-mutation montrent que pour qu'il y ait un avantage à la reproduction sexuée, il est nécessaire qu'il y ait un déséquilibre de liaison négatif. Ce déséquilibre de liaison négatif peut être le fruit d'une épistasie négative (Figure 8, Barton, 1995*a*) ou de la dérive génétique (effet de Hill et Robertson, Hill et Robertson, 1966; Felsenstein, 1974; Otto et Barton, 1997; Barton, 1995*b*). En effet, lorsque le déséquilibre de liaison est négatif, le sexe et la recombinaison permettent effectivement d'augmenter la variance parmi les descendants, permettant alors une meilleure adaptation (bénéfice à long terme, Figure 8). Néanmoins, si l'épistasie devient trop négative, le coût à court terme sera très important par rapport au bénéfice à long terme, diminuant ainsi le bénéfice du sexe et de la recombinaison (voir Barton, 1995*a* et Otto et Michalakis, 1998 pour plus de détails).

Par la suite, d'autres modèles ont été développés en considérant des individus diploïdes dans lesquels l'association génétique entre allèles au même locus devient importante (nous y reviendrons dans le chapitre 7 du manuscrit); ou des interactions interspécifiques (Otto et Nuismer, 2004).

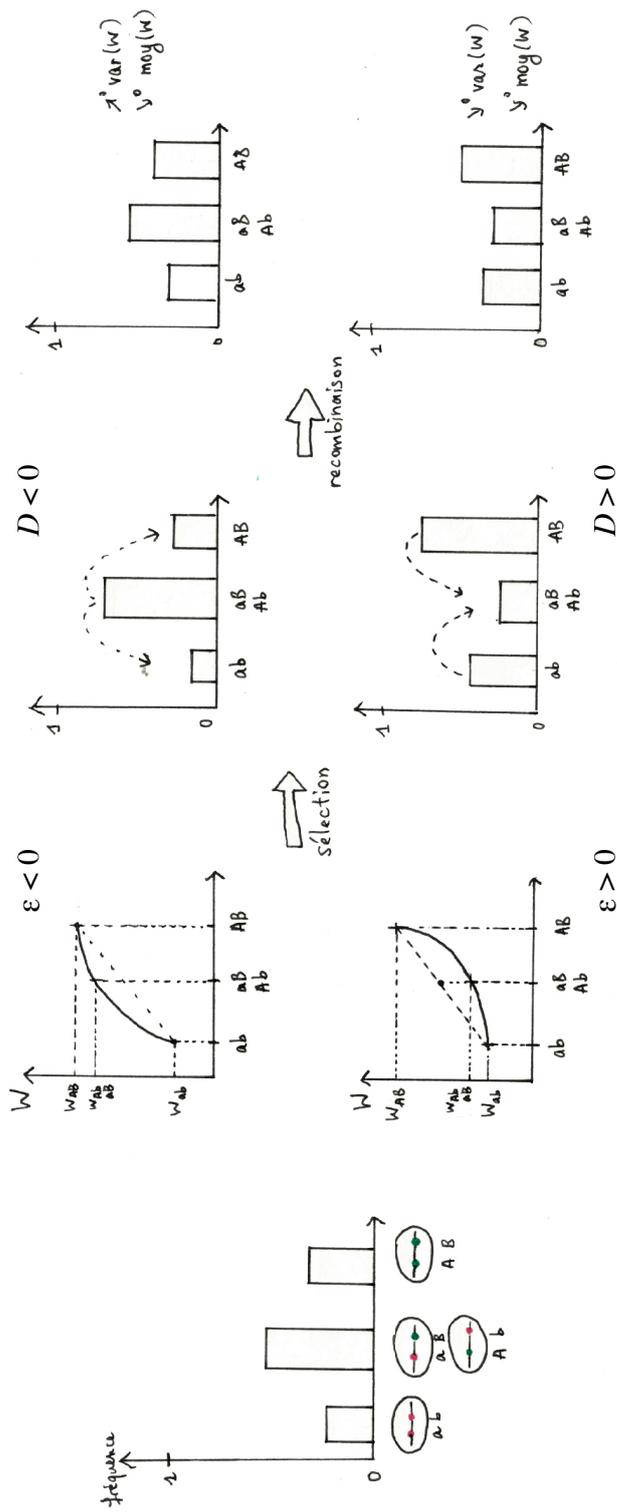


Figure 8 – Considérons un locus avec deux allèles A et a ; un deuxième locus avec les allèles B et b . On peut supposer que les allèles en minuscule sont des allèles délétères (en rouge dans le diagramme de gauche). Ligne du dessus : lorsqu'il existe une épistasie négative, alors la valeur sélective des individus Ab et aB est supérieure à la moyenne des individus AB et ab . A ce moment-là, la sélection génère un déséquilibre de liaison négatif (excès de combinaisons Ab , aB) puisqu'elle favorisera les individus Ab et aB . L'effet de la recombinaison est de venir casser cette association génétique (trait en pointillé), qui va avoir pour conséquence d'augmenter la variance en termes de valeur sélective ($Var(W)$). En recréant des individus ab , AB à partir des individus aB et Ab , cela va générer un coût direct sur la valeur sélective (diminution de la moyenne = $moy(W)$). Les figures de la ligne du bas illustrent le cas où l'épistasie est positive. Dans ce cas, la sélection génère un déséquilibre de liaison positif, et la recombinaison va recréer des individus Ab et aB . La recombinaison va ainsi diminuer la variance et la moyenne de la valeur sélective : lorsque l'épistasie est positive, la recombinaison n'est jamais favorisée.

4.4 La parthénogenèse géographique

Définition

Bien que de nombreux modèles aient été développés pour étudier l'effet d'un changement temporel de l'environnement sur l'évolution du sexe, étonnamment peu d'études se sont intéressées à l'effet de la variation de l'environnement dans l'espace. Les modèles faisant exception ont pu montrer que la dispersion entre populations localement adaptées peut générer des associations génétiques pouvant favoriser le sexe et la recombinaison (Pylkov et al., 1998; Lenormand et Otto, 2000). Néanmoins du fait que ces études ne prennent en compte que deux populations, elles ne permettent pas de comprendre l'origine de la *parthénogenèse géographique*, phénomène selon lequel la reproduction asexuée devient prédominante en limite d'aire de distribution, contrairement au centre où la reproduction sexuée est majoritaire (Vandel, 1928; Tilquin et Kokko, 2016). Depuis l'observation effectuée par Vandel sur des espèces de charançons (Vandel, 1928), de nombreuses autres observations ont été effectuées chez des espèces provenant d'un large éventail de taxons (Animaux : Glesener et Tilman, 1978; Bell, 1982; Law et Crespi, 2002; Plantes : Bierzychudek, 1985; Algues brunes : Tatarenkov et al., 2005; Hoshino et al., 2021). Plusieurs hypothèses (non exclusives) ont été émises quant au bénéfice de la reproduction asexuée en limite d'aire de distribution (Haag et Ebert, 2004; Hörandl, 2009).

Hypothèses

La première hypothèse relève du fait que la reproduction asexuée facilite la colonisation de nouveaux habitats (on parle de la *loi de Baker* dans le cas de l'autofécondation, Baker, 1955; Stebbins, 1957; ou d'*assurance à la reproduction*). En effet, si l'on imagine qu'un individu situé sur un front d'expansion se retrouve dans un habitat dépourvu d'individu de la même espèce, alors l'individu en question pourra tout de même laisser des descendants et établir une nouvelle population par reproduction asexuée, ce qui n'aurait pas été possible par reproduction sexuée (puisqu'il est nécessaire qu'il trouve un individu

d'un sexe différent : on retrouve là l'effet Allee).

Une autre hypothèse relève du fait que les asexués sont souvent issus de l'hybridation entre espèces n'ayant pas développés de mécanismes stricts d'isolement reproducteur, or l'hybridation est souvent accompagné d'une augmentation de la ploïdie chez les descendants (Lundmark et Saura, 2006). Outre la polyploïdie, les hybrides peuvent être plus vigoureux grâce au phénomène de *vigueur hybride* ou d'*hétérosis*, généralement considéré comme découlant du fait que l'hybridation génère des descendants qui ne seront pas homozygotes pour les mêmes mutations délétères, or les mutations délétères étant souvent récessifs, les descendants seront ainsi associés à une valeur sélective plus élevée (Charlesworth et Willis, 2009). Cette vigueur permet aux descendants d'avoir une meilleure capacité à persister dans des environnements plus perturbés que sont les habitats en limite d'aire de distribution (Kearney, 2005; Lundmark et Saura, 2006). Bien que cette hypothèse puisse être valide dans le cas des animaux où il existe une forte corrélation entre hybridation, polyploïdie et asexualité, cela ne semble pas être le cas chez les angiospermes (Lundmark et Saura, 2006; Hörandl, 2009). Une hypothèse assez proche de celle-ci provient du modèle dit de "frozen niche variation", qui suggère que les différentes niches écologiques sont mieux occupées par des clones spécialisés dans des niches écologiques précises plutôt que par des sexués plus généralistes (Vrijenhoek, 1994). L'idée est que les espèces sexuées occupant des niches distinctes peuvent s'hybrider et générer des descendants qui seront spécialisés dans des habitats plus précis que les parents (niches écologiques plus étroites). Dans le cas où chaque hybride est asexué, alors leur niche écologique se congèle ("freeze") et les clones utiliseraient l'espace de ressources de manière plus efficace. Le fait que plusieurs clones utilisent l'étendue des ressources de manière plus efficace qu'une population sexuée a été validée par des études empiriques (voir références dans Hörandl, 2009). De plus, le modèle de Song et al. (2011) montre que cette hypothèse permet effectivement d'obtenir la parthénogenèse géographique.

Les deux autres explications relèvent de phénomènes que nous avons déjà évoqués précédemment. La première explication est basée sur le fait que la densité des populations diminue en direction des limites d'aire de distribution. Dans ce cadre, nous avons déjà

mentionné les modèles de Kirkpatrick et Barton (1997); Barton (2001*a*) et Polechová et Barton (2015), qui étudient l'hypothèse selon laquelle les limites d'aires de distribution émergent dû au flux de gènes maladaptés provenant du centre d'aire de distribution. En fait, l'effet de cette asymétrie de flux de gènes pourrait également s'appliquer à l'émergence de la parthénogenèse géographique : dans le cas où les populations sont localement adaptées à leur environnement, si un mutant asexué adapté aux conditions extrêmes émerge en limite d'aire de distribution, il peut rapidement être favorisé puisque les combinaisons alléliques favorables aux limites d'aires ne seront pas cassées par la recombinaison et la ségrégation. Dans le cas où il n'y a pas de reproduction sexuée, alors les combinaisons alléliques favorables ne seront pas diluées par les combinaisons alléliques adaptées au centre de l'aire de distribution. Cette hypothèse a notamment été étudiée par Peck et al. (1998) par un modèle de simulation. Les auteurs obtiennent le motif de parthénogenèse géographique dès lors que la fécondité des asexués est associée à un coût (autrement dit, pour la même valeur de trait phénotypique, la probabilité qu'un asexué laisse des descendants est plus basse qu'un sexué), permettant au sexe d'être maintenu en centre d'aire. Néanmoins, de par la construction de leur modèle, il est difficile de faire le lien entre leur résultat et les modèles sur l'évolution du sexe et ainsi de comprendre pourquoi les asexués sont effectivement avantagés en limite d'aire de distribution.

La dernière hypothèse résulte du fait que les populations marginales sont souvent associées à une densité amoindrie, ou persistent grâce à des phénomènes d'extinction-recolonisation générant de fréquents goulots d'étranglement (Haag et Ebert, 2004). Toutes ces caractéristiques des populations marginales impliquent une diversité génétique amoindrie par la dérive génétique (Encadré 2). Dans ces conditions, une reproduction sexuée de type allofécondante va être à l'origine d'une augmentation de l'homozygotie, générant de la *dépression de consanguinité*, défini comme le phénomène selon lequel la reproduction entre apparentés génère une diminution de la valeur sélective des descendants par rapport aux cas où il seraient issus d'une reproduction entre individus non-apparentés (Charlesworth et Charlesworth, 1987; Charlesworth et Willis, 2009). En revanche, les asexués ne souffriraient pas de cette diminution de valeur sélective puisqu'ils n'ont pas



Figure 9 – Photographie prise par Yann Fontana (Service Mer et Observation, Station Biologique de Roscoff) d’une population de *L. digitata* à marée basse, Roscoff.

à se reproduisent avec des individus apparentés. Cette hypothèse fait néanmoins l’hypothèse que les mutations délétères ne sont pas purgées, que ce soit par la reproduction entre apparentés ou par dérive génétique (Glémin, 2003). Bien que cette hypothèse soit plausible, sa validité n’a jamais été explorée par des modèles théoriques.

5 Modèle d’étude : *Laminaria digitata* (Hudson) J.V. Lamouroux 1813

5.1 Les laminaire : Définition, importance écologique et économique

Le terme *laminaires* (“kelps” en anglais) fait référence, au sens strict, aux algues de l’ordre des Laminariales, classe des Phaeophyceae ; et au sens large aux grandes algues brunes présentes dans les eaux froides formant des canopées sous marine (Robuchon, 2014, Figure 10). Que ce soit au sens strict ou au sens large, la canopée formée par les laminaires diminue l’irradiance pour les algues adaptées à une luminosité plus faible (Wernberg et al., 2005; Pedersen et al., 2014) ; elle constitue un substrat pour les orga-

nismes épiphytiques (Bartsch et al., 2008) et un refuge pour certains animaux face à leurs prédateurs (Bodkin, 1988). Ainsi, les forêts de laminaires sont considérées comme faisant partie des écosystèmes les plus productifs (Filbee-Dexter, 2020), et - depuis quelques années - font particulièrement l'objet d'attentions dans le cadre des politiques de "carbone bleu", qui s'intéressent à la gestion du carbone dans les écosystèmes côtiers par l'intermédiaire d'organismes marins qui pourraient le capturer et le stocker (Herr et al., 2016; Filbee-Dexter et Wernberg, 2020).

Les laminaires possèdent une valeur commerciale importante par leur grande concentration en pigments, lipides, protéines et polysaccharides (Stengel et al., 2011). En particulier, les alginates – forme de polysaccharides - sont produits à partir des laminaires et des algues de l'ordre des Fucales pour les industries cosmétiques, pharmaceutiques et agroalimentaires en tant que stabilisant et gélifiant (Peteiro, 2018; Blamey et Bolton, 2018). Dans la plupart des cas, les laminaires utilisées dans ces industries sont récoltées en mer (Bixler et Porse, 2011; Peteiro, 2018; Garineaud, 2021), bien que l'algoculture se développe mondialement en s'inspirant des méthodes utilisées dans les pays asiatiques (tel que pour *Saccharina japonica* et *Undaria pinnatifida*, Buschmann et al., 2017). Outre les pressions anthropiques que peuvent représenter ces récoltes, les forêts marines font également face aux effets du changement climatique. Le changement le plus documenté est l'effet de la hausse graduelle de la température, ou l'effet des vagues de chaleurs sur la distribution des espèces de laminaires (Harley et al., 2006, 2012; Filbee-Dexter et al., 2020). En effet, la température affecte la croissance, la reproduction et la survie des laminaires et est ainsi considérée comme un des facteurs abiotiques les plus importants régissant leur aire de distribution (Lüning, 1990; Bartsch et al., 2008; Stuart-Smith et al., 2017). De récentes publications ont d'ailleurs mis en évidence des changements d'aire de distribution chez de nombreuses espèces de laminaires (Araújo et al., 2016; Smale, 2020; de Bettignies et al., 2021, Figure 11).

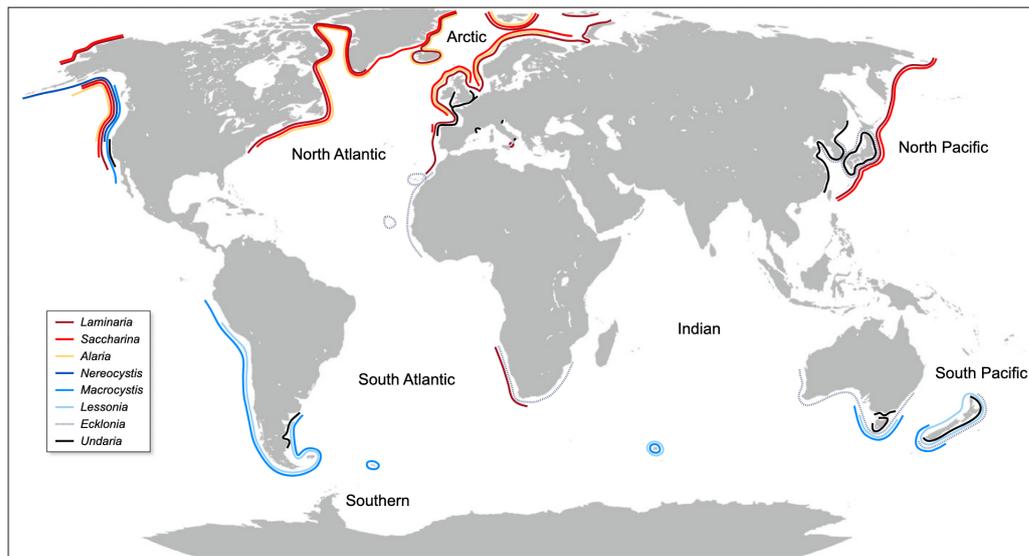


Figure 10 – Figure empruntée de Smale (2020) illustrant la répartition géographique de différentes espèces de laminaires (sens strict)

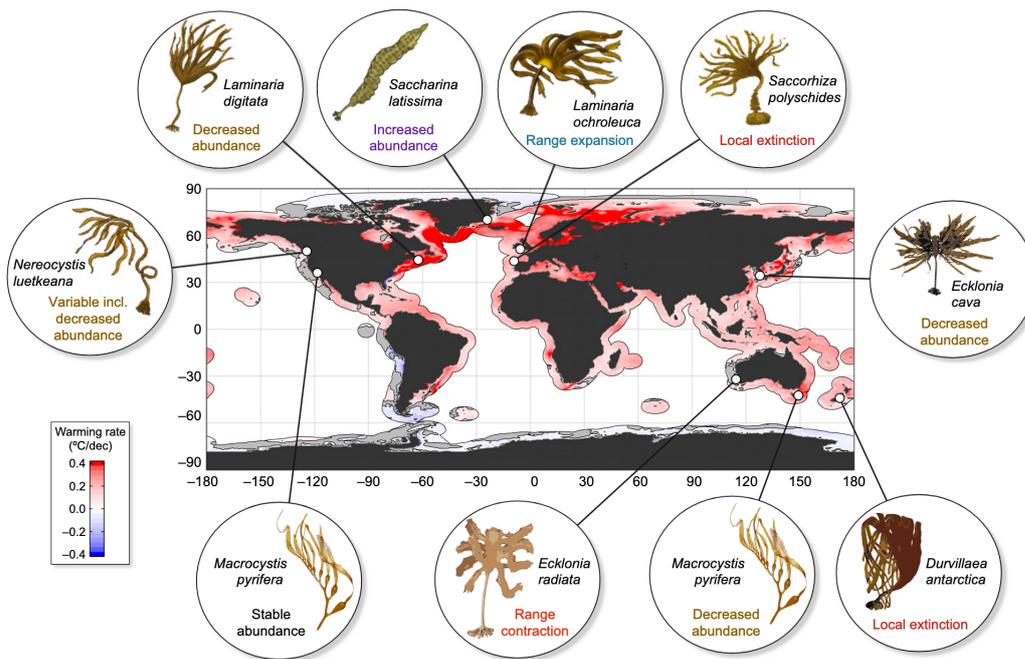


Figure 11 – Figure empruntée de Smale (2020) illustrant les zones qui ont été sujettes à une augmentation de la température entre les années 1982 et 2018, en parallèle des relevés démographiques étudiant la densité des espèces de laminaires. Cette figure doit être mise en parallèle avec la Figure 10 afin de faire le lien entre les relevés démographiques et la contraction ou l’expansion des aires de distribution.

5.2 L'aire de répartition de *L. digitata*

L'aire de distribution de *L. digitata* s'étend de Spitzberg, Norvège (79°N) jusqu'à Quiberon, France (47°N) sur la côte Est de l'Atlantique et jusqu'à Long Island Sound, Etats-Unis (41°N) sur la côte Ouest de l'Atlantique (Kain, 1979; Lüning, 1990; Bartsch et al., 2016). Sur la côte Est, son aire de distribution se chevauche en grande partie avec celle de *L. hyperborea*, espèce sœur, néanmoins leur habitat diffère : *L. digitata* occupant la zone intertidale inférieure tandis que *L. hyperborea* occupe les parties subtidales (Figure 12, Robuchon et al., 2014b). Dans le Nord de sa distribution (Océan Arctique), *L. digitata* est trouvée en sympatrie avec l'espèce *Hedophyllum nigripes*, dont la distinction se fait principalement à l'aide de marqueurs moléculaires due à leur grande similarité morphologique (Fredriksen et al., 2019).

5.3 Cycle de vie et longévité

Le cycle de vie de *L. digitata* a été décrit par Sauvageau (1916) (comme *L. flexicauli* Le Joly) et Kylin (1916). Il consiste en une alternance entre une phase haploïde microscopique dioïque (gamétophyte femelle et mâle, Figure 13) et une phase diploïde macroscopique (sporophyte, Figure 14, Kain, 1979). La longévité des gamétophytes est mal connue sur le terrain, mais peut atteindre plusieurs dizaines d'années en laboratoire selon les conditions de température et d'intensité lumineuse (Lüning, 1990) - ce qui a conduit certains auteurs à comparer leurs effets aux banques de graines (Chapman, 1987; Hoffmann et Santelices, 1991) - ; tandis que la longévité des sporophytes est de l'ordre de 3 à 6 ans (Bartsch et al., 2008). Les gamétophytes microscopiques filamenteux ne sont pas observables sur le terrain, mais diverses études ont mis en évidence leur présence à l'aide d'outils génétiques (*e.g.* barcoding) sur les roches et coquilles (Robuchon et al., 2014a) mais aussi en épiphytes ou endophytes sur des algues rouges (Garbary et al., 1999; Hubbard et al., 2004; Bringloe et al., 2018).

Le sporophyte de *L. digitata* est constitué d'un crampon fixé au substrat rocheux, d'un stipe flexible de forme cylindrique et d'une lame (ou thalle) plus ou moins découpée

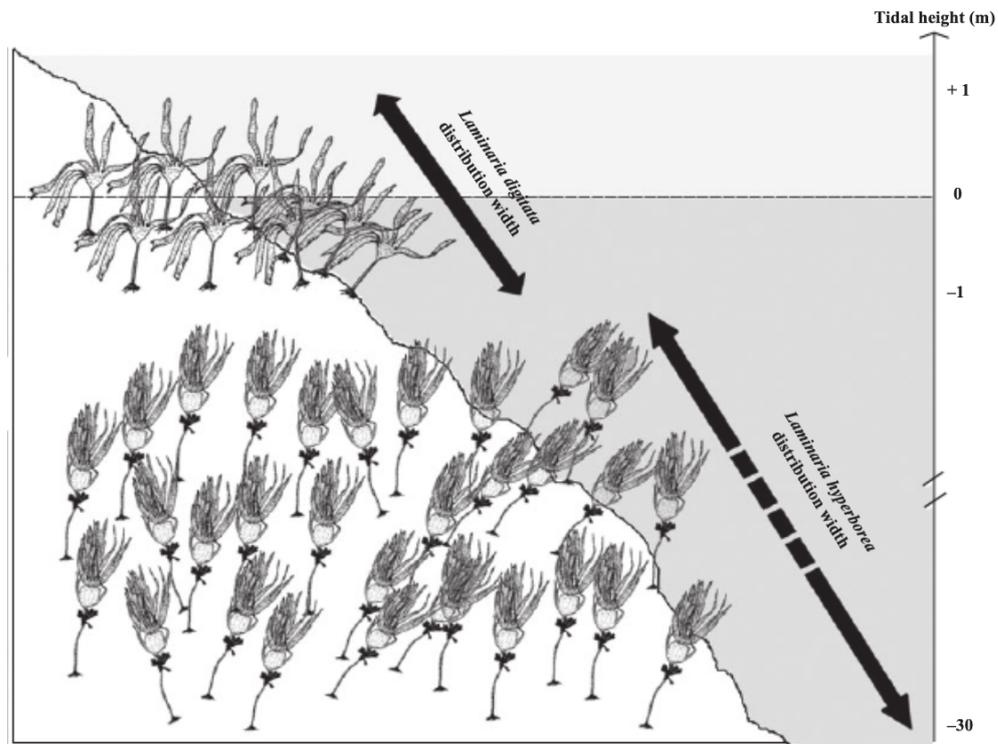


Figure 12 – Figure empruntée de Robuchon et al. (2014b) illustrant la zonation de l’habitat de *L. digitata*, en haut de l’estran (entre -1 et +1m) et celui de *L. hyperborea*, présente en bas de l’estran (entre -1 et -30m).

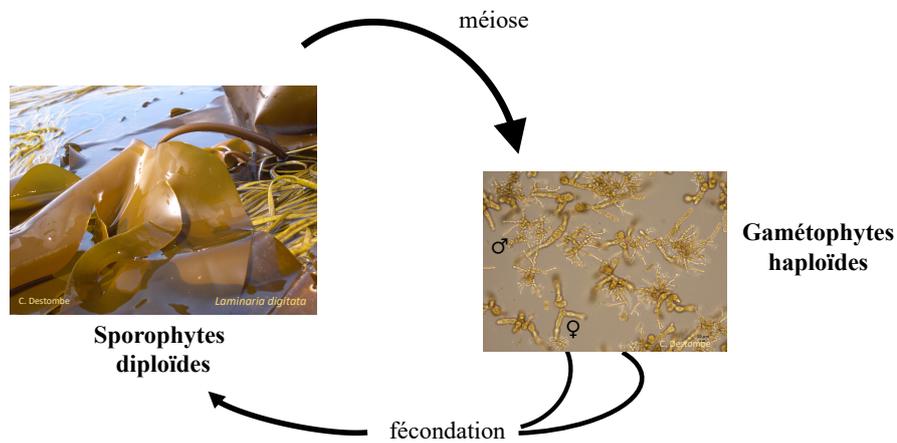


Figure 13 – Figure illustrant le cycle de vie de *Laminaria digitata* qui consiste en l’alternance d’une phase diploïde macroscopique (sporophyte, cf. Figure 14) et d’une phase dioïque haploïde microscopique (gamétophyte).

(Figure 14). Lorsque les sporophytes sont fertiles, la partie distale de la fronde se couvre de sores (généralement de couleur plus foncée, Figure 14), à partir desquelles sont libérées des méiospores (ou *spores*) haploïdes (Sauvageau, 1916; Kylin, 1916). Les meiospores sont en forme de poire et portent deux flagelles (ou *hétérochontes*), la taille des spores varie de 8 à 9 μ m de long et 4 à 5 μ m de large (Kain, 1979). Malgré la présence des flagelles ainsi qu'une réserve lipidique qui sert d'énergie pour la nage (Kain, 1964; Reed et al., 1999), il est généralement considéré que la dispersion des méiospores est *passive*, c'est-à-dire qu'elle dépend principalement des courants marins (Gaylord et al., 2002, 2006; Schiel et Foster, 2006). La motilité des méiospores dure 24 à 72H (Kain, 1964; Billot et al., 2003), après quoi elles perdent leurs flagelles et s'arrondissent en une sphère de 5 μ m de diamètre (Sauvageau, 1918). La germination de la spore consiste d'abord en la formation d'un tube de germination, par lequel la cellule initiale fait passer la plupart de son cytoplasme pour former la première cellule du gamétophyte qui se multiplie ensuite par mitose (Kain, 1979). Les gamétophytes femelles produisent des oosphères à partir des *oogones* (une oosphère par oogone) et les gamétophytes mâles produisent des spermatozoïdes à partir des *anthéridies* (un spermatozoïde par anthéridie) (Lüning, 1981). Les gamètes femelles restent fixés sur les oogones et sécrètent dans le milieu des phéromones qui déclenchent la libération des spermatozoïdes (Maier et Muller, 1986). Suite à ce système de fécondation chimiotactique, le zygote diploïde se développe pour devenir un sporophyte.

La parthénogenèse chez *L. digitata*

Lorsqu'un gamétophyte femelle fertile est isolé avant la maturation des gamètes mâles, les oosphères non fécondées peuvent se développer en parthénosporophyte (*i.e.* un sporophyte formé par parthénogenèse, Kain, 1979). La morphologie des parthénosporophytes est multiple : certains sont similaire à ceux obtenus par fécondation, d'autres sont dépourvus de système de fixation ou d'autres semblent avoir perdu en partie ou la totalité de leur polarité (Kain, 1979; Folefack, 1996). Folefack (1996) s'est également intéressé à la ploïdie des cellules de parthénosporophytes à l'aide d'un cytomètre de

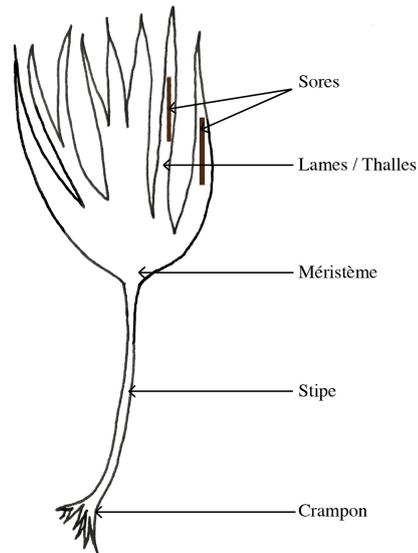


Figure 14 – Schéma d'un sporophyte de *L. digitata* illustrant le crampon, le stipe, le méristème et les lames. Les sores, tissus à partir desquelles sont libérés les méiospores, se forment sur la partie distale des lames et sont de couleur plus foncée.

flux et observe des cellules diploïdes, suggérant la duplication des chromosomes dans l'oosphère au préalable des divisions. D'autre part, Oppliger et al. (2014) ont pu observer la production de spores diploïdes à partir de la moitié des 33 sporophytes de *L. digitata* échantillonnés à la limite sud de l'aire de distribution (Quiberon), alors que la majorité des sporophytes (67 sauf un) ne produisaient que des spores haploïdes dans les deux autres populations étudiées, situées au Nord de la Bretagne. À l'aide d'analyses génétiques, les auteurs font l'hypothèse que les spores ont été produites par automixie et leur culture en laboratoire ont permis de démontrer que ces spores étaient capables de former des gamétophytes diploïdes morphologiquement similaires aux gamétophytes haploïdes. Sous l'hypothèse que ces gamétophytes puissent donner des sporophytes sans fécondation (formant ainsi des sporophytes par reproduction uniparentale), les auteurs suggèrent la mise en place de la parthénogenèse géographique chez cette espèce.

5.4 Niche écologique et température (sporophytes et gamétophytes)

Comme nous l'avons dit précédemment, la température est considérée comme le facteur abiotique majeur déterminant la distribution géographique de *L. digitata*. Néanmoins les gamétophytes et les sporophytes des algues sont souvent associés à différentes niches thermiques (Wiencke et al., 1994). En laboratoire, les gamétophytes de *L. digitata* survivent à des températures allant de -1.5 à 23°C pendant deux semaines (Bolton et Lüning, 1982; Wiencke et al., 1994), tandis que la température limite supérieure pour la survie des sporophytes a été déterminée à 21°C (Bolton et Lüning, 1982). Bien que la température limite inférieure n'ait pas été déterminée en laboratoire, la présence de *L. digitata* dans les eaux Arctique suggèrent que les sporophytes puissent survivre à des températures allant en deçà de 0°C. La croissance des gamétophytes est considérée comme optimale entre 10 et 18°C (Lüning, 1980), tandis que l'intervalle de température est de 10 à 15°C pour les sporophytes (Perez, 1971; Bolton et Lüning, 1982). Pour la fertilité, les températures optimales diffèrent légèrement : la reproduction des gamétophytes est possible entre 5 et 15°C (Lüning, 1980) et est fortement inhibée à 0°C (Sjøtun et Schoschina, 2002) et 18°C (Martins et al., 2017) ; la reproduction des sporophytes a été considérée comme optimale à 10°C, ralentie en dessous de cette température (entre 1 et 5°C) et inhibée en deçà (particulièrement au dessus de 18°C, Bartsch et al., 2013). Dans la nature, la période de fertilité des sporophytes le long des côtes bretonnes et en Manche se situe entre Juin et Décembre (Perez, 1971), bien que certains sporophytes de *L. digitata* puissent présenter des sores durant toute l'année (Cosson, 1976). La présence de *L. digitata* est donc identifiée dans les eaux allant de 0°C à 18-19°C, puisque qu'en dehors de cet intervalle la croissance et la reproduction sont défavorisées.

De récentes données sur les suivis de biomasse montrent une expansion de son habitat en Arctique (Bartsch et al., 2016) et une réduction des populations du détroit du Pas de Calais (Raybaud et al., 2013), confirmant les observations de la réduction de la biomasse effectuée par Cosson (1999) en Normandie. Or le modèle de niche de Assis et al. (2017) prédit l'extinction des populations de *L. digitata* présentes en Bretagne, dans la Manche

et jusqu'à l'embouchure de la Mer du Nord d'ici 2100. Néanmoins, les prédictions issues de modèles de niche supposent que tous les individus et toutes les populations sont adaptés aux mêmes conditions environnementales, bien que l'adaptation locale et/ou la plasticité phénotypique pourraient rendre les populations plus résilientes face à une hausse de température (Atkins et Travis, 2010; Valladares et al., 2014; Bennett et al., 2019).

5.5 Etude relevant de la génétique des populations chez *L. digitata*

Au début de ma thèse, seules les études à l'échelle de la Bretagne étaient disponibles, à l'exception de celle effectuée par Brennan et al. (2014) en Irlande. Toutes ces études ont été effectuées à l'aide de marqueurs microsatellites, dont sept développés par Billot et al. (1998), trois par Brennan et al. (2014) et dix par Coelho et al. (2014) sur *L. ochroleuca*, espèce soeur. En effet, parmi les 15 marqueurs originellement développés par Coelho et al. (2014), dix permettent l'amplification de séquences microsatellites chez *L. digitata* malgré la possible présence d'allèles nuls. Afin de comprendre l'apport de mes résultats de thèse sur la structure et la diversité génétique chez *L. digitata*, nous allons brièvement synthétiser les principaux résultats découlant des études précédant ma thèse. L'échantillonnage hiérarchique de Billot et al. (2003) a permis de mettre en évidence qu'une différenciation génétique significative était observée à partir de 10km. De plus, les auteurs identifient des populations particulièrement isolées, associées à des valeurs de F_{ST} d'environ 0.5, contrairement aux autres populations associées à des valeurs de F_{ST} d'environ 0.05. Les auteurs suggèrent alors l'importance de la discontinuité du substrat rocheux qui pourrait représenter une barrière à la dispersion ; de même que les courants marins qui pourraient favoriser la connectivité entre certaines populations comme en isoler d'autres (Billot et al., 2003). Cette conclusion a également été retrouvée par les travaux de Valero et al. (2011). Par la suite, un échantillonnage encore plus fin a été effectué par Robuchon et al. (2014b) le long des côtes bretonnes. Cette étude a mis en évidence que dans un site isolé (Baie de Saint Malo), la différenciation génétique était significative à une échelle d'un km.

Outre la différenciation génétique, les trois études ont pu montrer que la diversité génétique (obtenue par un nombre variable de marqueurs microsatellites) était plus faible dans les populations situées en limite Sud de l'aire de distribution (correspondant au Sud de la Bretagne), ainsi que dans les populations précédemment identifiées comme isolées (Billot et al., 2003; Valero et al., 2011; Robuchon et al., 2014*b*). Le fait que les populations du Sud de la Bretagne soient associées à une diversité génétique particulièrement basse à l'échelle de la Bretagne a été retrouvé par Couceiro et al. (2013). De plus, à l'aide d'une méthode d'assignation, l'étude de Couceiro et al. (2013) a permis de montrer que les populations situées au Sud de la Bretagne représentaient des populations puits, contrairement aux populations situées à l'Ouest de la Bretagne (situées dans le Parc Marin d'Iroise) représentaient des populations source. À l'exception de la publication d'Opplinger et al. (2014) sur l'observation des spores diploïdes à Quiberon, tous les résultats découlant des études sur la diversité génétique suggèrent une reproduction allogame chez cette espèce.

Valero et al. (2011) se sont également intéressé à la différenciation génétique temporelle chez différentes populations bretonnes et trouve que la différenciation génétique était significativement différente dans le temps seulement pour la population de Saint-Malo, précédemment identifiée comme isolée par les courants marins. Finalement, l'étude de Brennan et al. (2014) combine l'étude de la structure de population effectuée sur 16 populations situées dans le chenal reliant le lac Strangford Narrows avec la mer d'Irlande (Irlande du Nord), avec un modèle hydrodynamique. Bien que les résultats obtenus à partir de leurs deux approches ne soient pas parfaitement en accord, les auteurs soulignent néanmoins l'influence des courants côtiers dans la connectivité, et donc, la structure génétique des populations.

6 Objectifs de thèse

Ma thèse se dessine en trois grandes parties.

1. Afin d'identifier les facteurs historiques et adaptatifs responsable de la distribution

géographique de *Laminaria digitata* :

- (a) Nous avons voulu reconstituer l'histoire phylogéographique de cette espèce, et étudier en particulier si les populations de *L. digitata* de la côte Ouest de l'Atlantique provient d'une colonisation post-glaciation à partir des populations situées à l'Est de l'Atlantique (Europe).
 - (b) Nous avons voulu détecter des signaux d'adaptation locale face à la température à partir de populations échantillonnées à travers l'aire de distribution Européenne.
2. L'importance des processus neutres dans la structure spatiale et temporelle des populations naturelles a été analysée à l'échelle de la Bretagne afin de comparer des populations en limite d'aire (écologique et/ou géographique) aux populations centrales ("core populations"). Dans ce cadre nous nous sommes particulièrement intéressés à :
- (a) Quantifier l'importance de la discontinuité de l'habitat rocheux ainsi que des courants marins par rapport à la distance géographique sur la différenciation génétique
 - (b) Quantifier l'effet de l'isolement et de la marginalité dans la différenciation génétique temporelle
 - (c) Comparer les systèmes de reproductions et les processus démographiques présents dans une population en limite d'aire (Quiberon) par rapport à une population située en centre d'aire de distribution (Roscoff)
3. Dans le but d'approfondir l'influence du changement de système de reproduction dans l'adaptation parmi les populations marginales, nous nous sommes intéressés à la validité de deux hypothèses émises pour expliquer la parthénogenèse géographique à l'aide d'une approche analytique et de simulations. Ces hypothèses sont :
- (a) L'hypothèse liée à l'adaptation locale (maintien de génotypes adaptés aux conditions extrêmes par reproduction asexuée), que nous avons exploré à l'aide

du modèle développé par Polechová et Barton (2015) pour prendre en compte les dynamiques éco-évolutives en limite d'aire

- (b) L'hypothèse de Haag et Ebert (2004) sur l'effet de la dépression de consanguinité, que nous avons exploré à l'aide d'un modèle en îles pour étudier l'effet de la structure spatiale de populations constituées d'individus diploïdes.

Deuxième partie

Influence des facteurs historiques et adaptatifs sur la distribution géographique de *L. digitata*

L'objectif de cette partie est d'analyser les effets historiques et adaptatifs nous permettant de mieux comprendre la distribution géographique de *L. digitata*. Dans le chapitre 1, nous avons entrepris une analyse phylogéographique afin d'identifier les processus historiques et démographiques à l'origine de la distribution géographique actuelle. Dans le chapitre 2, nous avons étudié les réponses phénotypiques en parallèle des données génétiques dans le but de détecter des signaux d'adaptation locale face à la température de l'eau.

Chapitre 1

Étude phylogéographique

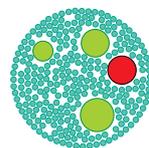
Article associé : Neiva J., Serrão E. A., Paulino C., Gouveia L., Want A., Tamigneaux E., Ballenghien M., Mauger, S., Fouqueau L., Engel-Gautier C., Destombe C., Valero M. (2020). Genetic structure of amphi-Atlantic *Laminaria digitata* (Laminariales, Phaeophyceae) reveals a unique range-edge gene pool and suggests post-glacial colonization of the NW Atlantic. *European Journal of Phycology*

Dans cette étude nous avons voulu décrire la structure et la diversité génétique à travers la totalité de l'aire de distribution de *L. digitata* à l'aide de données génétiques obtenus à partir de 12 marqueurs microsatellites. L'étude comprend 14 populations, dont quatre situées en Bretagne, une en Normandie, deux au Royaume-Uni, une en Islande, trois en Norvège et enfin trois en Atlantique Ouest. L'étude de la structure et de la diversité génétique ont été effectuées dans le but de retracer l'histoire phylogéographique de *L. digitata* à travers son aire de distribution. En effet, sachant que l'expansion progressive à partir de populations sources devrait laisser des signaux sur la diversité génétique (dus aux effets de "gene surfing", ou de goulots d'étranglements, *cf.* Introduction), nous avons voulu étudier si les populations de *L. digitata* situées de part et d'autre de l'Atlantique Nord ont persisté durant la dernière période glaciaire ("Last Glacial Maximum"), comme suggéré par les résultats provenant d'Assis et al. (2018).

Les résultats sur la structure génétique montrent que les populations peuvent être

divisées en trois clusters génétiques majeurs, dont un situé en Bretagne, un en Europe du Nord et un dans l'Ouest de l'Atlantique. Les résultats de diversité génétique suggèrent l'existence de deux refuges glaciaires dans l'Atlantique Est (Bretagne et Nord de l'Europe), suggérée par une grande diversité génétique au sein des refuges et une forte différenciation génétique entre populations formant chaque refuge. La forte différenciation génétique entre l'Atlantique Ouest et Est semble favoriser l'hypothèse que les populations à l'Ouest ont survécu à la dernière période glaciaire. Néanmoins la faible diversité génétique ainsi que le faible nombre d'allèles privés vont plutôt en faveur du fait que ces populations aient été recolonisées à partir de refuges situées à l'Est de l'Atlantique.

Due à une mauvaise identification des individus récoltés sur le terrain (confusion entre *Hedophyllum nigripes* et *L. digitata*), le nombre de populations échantillonnées sur la côte Ouest a été restreint. Une augmentation du nombre de populations et/ou une augmentation du nombre de marqueurs microsatellites pourraient permettre d'avoir une meilleure estimation de la diversité génétique et nous permettre de mieux distinguer les hypothèses sur l'origine des populations de *L. digitata* en Atlantique Ouest.



Genetic structure of amphi-Atlantic *Laminaria digitata* (Laminariales, Phaeophyceae) reveals a unique range-edge gene pool and suggests post-glacial colonization of the NW Atlantic

João Neiva ^a, Ester A. Serrão ^a, Cristina Paulino ^a, Licínia Gouveia ^a, Andrew Want ^b,
Éric Tamigneaux ^c, Marion Ballenghien^c, Stéphane Mauger ^d, Louise Fouqueau^d, Carolyn Engel-Gautier^d,
Christophe Destombe ^d and Myriam Valero ^d

^aCentro de Ciências do Mar (CCMAR), Universidade do Algarve, Portugal; ^bHeriot-Watt University, Stromness, Orkney, UK; ^cMerinov and Cégep de la Gaspésie et des Îles, 167 La Grande Allée Est, G0C1V0 Grande-Rivière (Qc), Canada; ^dUMI EBEA 3614, Evolutionary Biology and Ecology of Algae, CNRS, Sorbonne Université, UC, UACH, Station Biologique de Roscoff, CS 90074, Place Georges Teissier, 29688 Roscoff cedex

ABSTRACT

In the North-east (NE) Atlantic, most intertidal fucoids and warm-temperate kelps show unique low-latitude gene pools matching long-term climatic refugia. For cold-temperate kelps data are scarcer despite their unique cultural, ecological and economic significance. Here we test whether the amphi-Atlantic range of *Laminaria digitata* is derived from past glacial survival (and vicariance) in both NE and North-west (NW) Atlantic refugia (as suggested by niche modelling), or post-glacial (re)colonization (as suggested by low mtDNA divergence). We screened 14 populations from across the species range for 12 microsatellite loci to identify and map major gene pools and refugia. We assessed if NW Atlantic survival was supported by unique endemic variation, and if genetic diversity and structure were, as predicted from larger hindcasted glacial ranges, higher in the NE Atlantic. Microsatellite data subdivided *L. digitata* into three main genetic groups matching Brittany, northern Europe and the NW Atlantic, with finer-scale sub-structuring within European clusters. The relatively diverse NE Atlantic lineages probably survived the Last Glacial Maximum along unglaciated periglacial shorelines of the Armorican and Celtic Seas (Brittany cluster) and Ireland (northern European cluster), and remain well differentiated despite their relative proximity. The unique Brittany gene pool, at the contemporary European rear edge, is projected to disappear in the near future under high greenhouse gas emission scenarios. Low allelic diversity and low endemism in the NW Atlantic are consistent with recent post-glacial colonization from Europe, challenging the long-standing hypothesis of *in situ* glacial survival. Confusion with *Hedophyllum nigripes* may have led to underestimation of regional diversity of *L. digitata*, but also to overestimation of its presence along putative trans-Atlantic migration routes. Partial incongruence between modelling and genetic-based biogeographic inferences highlights the benefits of comparing both approaches to understand how shifting climatic conditions affect marine species distributions and explain large-scale patterns of spatial genetic structure.

ARTICLE HISTORY Received 14 November 2019; revised 2 March 2020; accepted 29 March 2020

KEYWORDS Climate change; ecosystem engineer; glacial refugia; intertidal kelp; large-scale population structure; trans-Atlantic colonization

Introduction

The extreme environmental shifts associated with the Quaternary glacial cycles (2.5 Ma ago to present) are among the most important factors shaping present-day bio- and phylogeographic patterns across the northern hemisphere. During glacial stages, such as the Last Glacial Maximum (LGM, 26–19 ka BP), the expansion of the cryosphere buried the Arctic and adjacent continents and shorelines under kilometre-thick ice sheets, ice shelves and perennial sea ice, causing the extirpation of coastal assemblages from much of their modern cold-temperate distributions. In the North-east (NE) Atlantic, the Eurasian ice sheet spread from the Severnaya Zemlya archipelago (Russia's Arctic) to the British Isles across the emerged Kara, Barents and North seas, and reached as far south as Ireland (Brochmann *et al.*, 2003). Iceland had a smaller,

separate ice cap, but ice margins extended into the shelf break (Hubbard *et al.*, 2006). In the North-west (NW) Atlantic, the Laurentide ice sheet spread across the modern Hudson Bay and the Canadian Arctic Archipelago to connect with the Greenland ice sheet (Carlson & Winsor, 2012). It reached as far south as Cape Cod, although some coastal regions such as Grand Banks off Newfoundland remained relatively ice-free (Carlson & Winsor, 2012). As a direct result of glacial ice and the southward position of isotherms, marine species' ranges reached lower latitudes and were in general more latitudinally compressed. Amphi-Atlantic species were also presumably disconnected, because there are no island chains at mid-latitudes that could have provided habitat stepping stones, a role that Iceland and southern Greenland currently play.

CONTACT João Neiva jmneiva@ualg.pt; Ester A. Serrão eserrao@ualg.pt

© 2020 British Phycological Society

Until the 2000s, the prevailing ‘*tabula rasa*’ hypothesis posited that most NW Atlantic temperate rocky-shore biota had been completely extirpated during the LGM and that present-day assemblages had (re)colonized the area from the NE Atlantic (or the Pacific) only post-glacially, during the last 13 ka or so (Vermeij, 1991; Ingólfsson, 1992). This view was based on the comparatively low species pool of the NW Atlantic, and the dominance of amphiatlantic (i.e. present also in Europe) and, to a lesser extent, amphi-boreal (i.e. Pacific immigrants) species, mirrored by few true NW Atlantic endemics. This apparent asymmetry was attributed to the equatorward compression of isotherms and apparent scarcity of suitable rocky substrate south of the Laurentide ice sheet. Upgraded species lists, and particularly the advent of molecular data and niche-modelling approaches, have allowed much stronger inferences regarding putative locations and extension of climatic refugia, as well as levels and timing of trans-Atlantic divergence, and helped resolve this dichotomy of glacial survival versus post-glacial colonization. The current paradigm is much more nuanced and acknowledges that, at least among invertebrates and macroalgae, both scenarios were common (Wares & Cunningham, 2001; Waltari & Hickerson, 2013; Li et al., 2016; Assis et al., 2018a; Bringloe & Saunders, 2018).

Post-glacial colonization *versus* long-term persistence (and isolation) are expected to leave distinct genetic signatures (Wares & Cunningham, 2001; Maggs et al., 2008; Li et al., 2015; Bringloe & Saunders, 2018). Under the scenario of post-glacial colonization, higher diversity (and structure) is expected in the source population, because successive founder events, gene surfing and priority effects would prevent most genetic diversity from progressing along expansion areas. Genetic differentiation among NW and NE Atlantic basins would also be expected to be low, because alleles should be shared with (or derived from) NE Atlantic populations, at least higher latitude ones. Conversely, in a scenario of survival in NW Atlantic refugia, some trans-Atlantic phylogeographic divergence and unique alleles are expected, and levels of genetic diversity are predicted to be greater. These predictions are, of course, contingent on additional factors, including life-history traits such as dispersal ability, habitat structure, and also the long-term size and location of refugial areas across the Atlantic. For instance, if glacial ranges were very small and/or largely non-overlapping with modern ranges, persisting genetic diversity may be extremely low and resemble the bottleneck effects experienced along expanding fronts. Conversely, secondary contact of distinct gene pools can lead to unexpected diversity throughout post-glacially colonized areas (Petit et al., 2003; Neiva et al., 2018).

Canopy-forming brown seaweeds have been pivotal to understanding these biogeographic and genetic consequences of past climatic shifts in the N Atlantic, including, in a few studies, patterns of trans-Atlantic colonization/persistence (Olsen et al., 2010; Assis et al., 2016a, 2016b, 2018b, 2018a; Lourenço et al., 2016; Neiva et al., 2016, 2018; Bermejo et al., 2018; Wilson et al., 2019). Fucoids (e.g. *Fucus ceranoides*), warm-temperate kelps (e.g. *L. ochroleuca*) and red seaweeds (Provan & Maggs, 2012; Li et al., 2016) frequently feature high geographic structuration and high genetic diversity and/or endemism in low-latitude refugial areas, often corresponding to modern species rear edges, when compared with more northern regions which were colonized post-glaciation. Surprisingly, and notwithstanding their cultural, ecological and economic importance, there is much less information regarding spatial genetic structure for cold-temperate kelps (e.g. *Laminaria digitata*, *L. hyperborea*, *Alaria esculenta*, but see Luttikhuisen et al. (2018) and Neiva et al. (2018) for *Saccharina latissima*).

A recent study modelling the dynamic geographic distributions of Atlantic kelps across the last glacial-interglacial transition found that the amphiatlantic kelp *L. digitata* had suitable climatic conditions during the LGM to subsist in both the NE and NW Atlantic, with wider ranges in the NE (Assis et al., 2018a, their fig. S6). Nonetheless, some environmental features can be important but difficult to model. Survival of coastal organisms in Iceland, for instance, remains contentious, as sea ice and/or ice shelves seem to have persisted year-round (Hubbard et al., 2006; Ingólfsson, 2009). Biotic interactions can also control distributions: *L. digitata* is outcompeted at >1.5 m below Lowest Astronomical Tide (LAT) by *L. hyperborea* (Kain & Jones, 1975; Lüning, 1979), and in disturbed habitats (e.g. after storms) by the annual *Saccorhiza polyschides* (Engelen et al., 2011). This species may thus be less able to colonize deeper or less pristine waters, including thermally buffered offshore banks (Assis et al., 2016a), becoming more vulnerable to unfavourable intertidal (e.g. air temperature) climates. Seaweeds may also exhibit multiple gene pools within a single refugial area (Neiva et al., 2012), for example resulting from independent colonizations or local barriers, that cannot be directly distinguished using modelling approaches. Finally, predictions may be compromised to some extent by species misidentifications, as reported particularly in the NW Atlantic (Longtin & Saunders, 2015).

The actual extent of LGM distributions and, more relevant here, of long-term climatic refugia (the overlap of glacial-interglacial ranges) of *L. digitata* in the NW and NE Atlantic remains somewhat uncertain, raising the question of how important climatic refugia have been (e.g. as opposed to intra- and trans-

Atlantic expansions) to the contemporary distribution and genetic architecture of this important seaweed. Assessing the population structure of this species is also important because future climate change is expected to produce important regional contractions at low-latitude ranges where higher levels of diversity and endemism are predicted to occur (Assis *et al.*, 2018a). This study describes the large-scale genetic architecture of *L. digitata*, and investigates whether *L. digitata* persisted, as suggested by environmental niche models (ENMs), during the LGM on both sides of the Atlantic. Using polymorphic microsatellite markers, we compared genetic compositions across the Atlantic to (1) identify (and map) major gene-pools and unique refugia, (2) assess if NW Atlantic survival is supported by unique endemic variation, and if so, (3) determine whether genetic diversity and structure are, as predicted from larger hindcasted glacial ranges, higher in the NE versus NW Atlantic.

Materials and methods

Focal species

Laminaria digitata (Hudson) J.V. Lamouroux (Laminariaceae, Phaeophyceae, Ochrophyta) is a boreal perennial kelp with a cold-temperate to Arctic distribution in the North Atlantic. It is distributed from southern Brittany (France) and Long Island (NY, USA) to Greenland and the Barents Sea, and has also been reported from Svalbard and Novaya Zemlya archipelagos well within the Arctic Circle (Filbee-Dexter *et al.*, 2019, and references therein). In many regions, *L. digitata* forests occur along a relatively narrow bathymetric range (−5 to 0 m LAT), but they have been reported to occur at depths of at least −15 m at higher latitudes (Adey & Hayek, 2011; Hop *et al.*, 2012), where confusion with *Hedophyllum nigripes* (J. Agardh) Starko, S.C. Lindstrom & Martone (= *Saccharina nigripes* (J. Agardh) Lontin & G.W. Saunders) is a possibility. In the NW Atlantic, *L. digitata* has been genetically confirmed from −30 to −10 m in multiple locations (e.g. Bonne Bay in Newfoundland, Gary Saunders, pers. comm.). This kelp has a typical heteromorphic haploid-diploid life cycle, with large diploid sporophytes (up to 2 m) alternating with microscopic male and female haploid gametophytes. Short-range dispersal and local population dynamics are assumed to be largely mediated by short-lived (<72 h before settlement (Billot *et al.*, 2003)) planktonic zoospores. Using hierarchical sampling from 45 m to >100 km, effective dispersal distance in this species is estimated at less than 10 km (Billot *et al.*, 2003; Robuchon *et al.*, 2014). However, there may be occasional long-distance migration events (e.g. via rafting of spore-

bearing blades or epiphytic microscopic gametophytes) that can play an essential role for long-distance colonization (e.g. offshore islands, or newly available habitat encountered during range expansions), but they are not sufficient to prevent differentiation even at relatively small regional scales (Robuchon *et al.*, 2014).

Sampling, DNA extraction and genotyping

Populations of *L. digitata* were sampled between 2004 and 2016 from six temperate sites in the NW Atlantic (43–47° Lat.) and 11 sites in the NE Atlantic, between southern Brittany, France (~47° Lat.) and Finnmark in northern Norway (~70.5° Lat.), covering both putative refugial and post-glacially colonized areas (Table 1, Fig. 1). Minimum marine distances between populations ranged from 5 to over 3500 km. At each site, blade tissue was collected from 20–48 individuals sampled randomly or along linear transects, but always ensuring at least 1 m distance between individuals. Tissue samples were wiped cleaned from epiphytes and excess water when required and stored dehydrated in silica-gel crystals until DNA extraction.

All individuals were genotyped for six microsatellites developed for *L. digitata* (Billot *et al.*, 1998) and for six microsatellites developed for related *L. ochroleuca* (Coelho *et al.*, 2014; see Supplementary table S1 for a summary of primer names, sequences, and amplification details). Four Brittany populations (BIG, SAN, LIN and HOU, see population names and locations in Table 1 and Fig. 1) had been previously genotyped (in Robuchon *et al.*, 2014). Six other populations (CAE, PEC, FIN, LAN, ICE and DON) were genotyped at Station Biologique de Roscoff (SBR). Genomic DNA was extracted from 8–12 mg of dried tissue using the NucleoSpin 96 Plant II kit (Macherey-Nagel GmbH & Co. KG, Düren, Germany) following the manufacturer's instructions. The lysis step was modified and performed at room temperature for 1–3 h instead of 65°C for 30 min. Microsatellite amplification and scoring was performed as detailed in Robuchon *et al.* (2014). Alleles were sized using the SM594 size standard (Mauger *et al.*, 2012) and scored manually using the software GeneMapper 4.0 (Applied Biosystems, Foster City, USA).

The four remaining populations (IDM, BOD, ORK and RAN) were genotyped at Centro de Ciências do Mar (CCMAR). PCR reactions were performed in a total volume of 15 µl containing 125 µM of each dNTP (Bioline, UK), 0.2–0.5 µM forward fluorescent-labelled primer FAM, NED, HEX, ROX and 0.5 µM reverse primer (MWG, France), 1.5–2.0 mM MgCl₂, 1× GoTaq® Flexibuffer, 0.5–1 U GoTaq® FlexiDNA polymerase (Promega Corp., Madison, USA), and 1 µl of 1:10 or 1:100 diluted DNA template. Cycling conditions included an initial denaturation step at 94°C for 5 min, followed by 30

Table 1. Geographic origin and genetic diversity of populations of *Laminaria digitata* sampled in this study.

Region	Population (Country)	Code	Lat.	Long.	<i>n</i>	A_m	A_{69}/A_{17}	H_E	H_O	F_{IS}	P_A (P_A^*)	Collectors (Year)
NW Atlantic					69	3.08	3.500	0.16			2 (0)	
	Cape Elizabeth, ME (USA)	CAE	43.5623	-70.1932	22	1.83	1.73 ± 0.09	0.061	0.064	-0.055	0	Gary Saunders (2005)
	Halifax, NS (CAN)	PEC	44.4915	-63.9135	24	2.08	2.34 ± 0.11	0.160	0.163	-0.019	0	Gary Saunders (2005)
	Ille Madeleine, QC (CAN)	IDM	47.2564	-62.0070	23	2.42	2.14 ± 0.15	0.212	0.205	0.034	2	Éric Taigneaux (2016)
N Europe					129	8.83	8.473 ± 0.262	0.645			37 (20)	
	Finnmark (NOR)	FIN	70.5429	25.6739	24	2.92	2.89 ± 0.09	0.441	0.362	0.183*	1	Morten Skage (2005)
	Bodo (NOR)	BOD	67.2757	14.5703	24	4.17	4.07 ± 0.12	0.462	0.389	0.162*	6	Michael Roleda (2015)
	Bergen (NOR)	LAN	60.3800	5.2682	24	4.25	4.13 ± 0.12	0.574	0.472	0.183*	4	Morten Skage (2004)
	Stadour (ICE)	ICE	65.0863	-22.3376	19	3.25	3.34 ± 0.07	0.454	0.412	0.096*	0	Karl Gunnarsson (2005)
	Kirkwall Bay, Orkney (GBR)	ORK	58.9935	-2.9563	17	4.17	4.58	0.511	0.452	0.120*	5	Andrew Want (2016)
	Donegal (IRE)	DON	54.6000	-8.2711	21	5.42	5.17 ± 0.13	0.600	0.599	0.001	7	Christine Maggs (2005)
Brittany					176	8.17	6.854 ± 0.32	0.520			30 (9)	
	La Bigne (FRA)	BIG	49.6673	-1.8999	46	4.09	3.04 ± 0.25	0.390	0.411	-0.054	6	J. Guillaudeau & Lou Frotté (2011)
	Rannick (FRA)	RAN	48.7288	-3.9716	24	4.92	4.72 ± 0.14	0.512	0.508	0.007	3	Tània Pereira (2011)
	Santec (FRA)	SAN	48.7130	-4.0349	26	6.27	5.01 ± 0.21	0.551	0.502	0.091*	4	Yann Fontana (2011)
	Les Liniou (FRA)	LIN	48.4865	-4.7804	47	6.00	4.63 ± 0.21	0.564	0.545	0.034	4	Yannis Turpin (2011)
	Houat (FRA)	HOU	47.3887	-2.9666	33	3.82	3.31 ± 0.17	0.522	0.487	0.069	2	Yann Fontana (2011)

Latitude (Lat.) and Longitude (Long.) in decimal degrees. *n*: individuals genotyped; A_m : mean allelic richness; A_{17} : standardized number of alleles; H_E : Nei's gene diversity; H_O : observed heterozygosity; F_{IS} : multi-locus inbreeding coefficient (*if significant, 1000 permutations); P_A : number of private alleles; P_A^* : number of private alleles with $n > 5$.

cycles at 94°C for 30 s, a primer-specific annealing temperature (T_a) for 30 s, and 72°C for 45 s, and a final extension at 72°C for 10 min. Amplified fragments were separated using an ABI PRISM capillary sequencer 3130XL Genetic Analyzer (Applied Biosystems, CCMAR, Portugal). Alleles were manually scored in STRand 2.4.110 (Toonen & Hughes, 2001) using the 500 LIZ™ size standard (Applied Biosystems, California, USA).

The two datasets were not directly comparable. Data were merged by transforming the called alleles (not raw allele sizes) in the CCMAR dataset into corresponding called alleles in the Roscoff dataset. The correspondence between called alleles was performed by genotyping in both laboratories a panel of 32 individuals from 11 locations covering our sampling area. Called alleles were then regressed and linear relationships were used to extrapolate the sizes of alleles sampled in only one of the datasets (Supplementary table S2). This calibration allowed correcting for systematic differences in allele size scoring attributable to different sequencers, labelled primers, size standards and scoring software and criteria (Supplementary fig. S1).

Genetic analyses

Summary statistics of genetic diversity within populations, including allele frequencies, mean (A_m) and standardized (A_{std}) allelic richness, Nei's gene diversity or expected heterozygosity (H_E), observed heterozygosity (H_O), multi-locus inbreeding coefficients (F_{IS}) and number of private alleles were calculated with GENETIX 4.05 (Laboratoire Génome, Populations, Interactions, Université de Montpellier II; <http://kimura.univ-montp2.fr/genetix>) and the R package standArich v1.0 (available at <http://alberto-lab.blogspot.pt/p/code.html>). The same statistics were also computed for three selected regions,

corresponding broadly to the NW Atlantic ($n_{pop}=3$, three other sampled populations were found to be *Hedophyllum nigripes*, see below), northern Europe ($n_{pop}=6$) and Brittany ($n_{pop}=5$).

Pairwise differentiation (Jost's D , Weir and Cockerham Θ) of populations was calculated with the R package *diveRsity* 1.9 (Keenan *et al.*, 2013). Genetic structure was analysed at multiple spatial scales using STRUCTURE 2.3 (Pritchard Lab, Stanford University; <http://pritchardlab.stanford.edu/structure.html>) without any prior population assignments. A range of assumed populations (K , set sequentially from 1 to 13) was run 10 times using a burn-in of 5×10^5 iterations and a run length of 1×10^6 iterations. Structure Harvester web v0.6.94 (<http://taylor0.biology.ucla.edu/structureHarvester/>) was used to summarize assignment results across independent runs. Structure analyses were complemented with a discriminant analysis of principal components (DAPC) implemented in the R package *adegenet* 2.1 (Jombart *et al.*, 2008). The 'best' number of higher-level genetic clusters was assessed after checking the ΔK criterion (Evanno *et al.*, 2005), the Bayesian information criterion (BIC), exploratory principal component analysis (PCA, *adegenet*) and factorial correspondence analysis (FCA, in GENETIX v. 4.05.2). Isolation-by-distance was assessed plotting geographic (minimum coastal routes in metres, as measured in Google Earth Pro v. 7.3.2.5776) and genetic (F_{ST}) distances and significance was assessed using Mantel tests using the R package *vegan*. Signatures of recent genetic bottlenecks in the NW Atlantic were assessed under a two-phase mutation model using the software BOTTLENECK v1.2.02 (Piry *et al.*, 1999).

Results

Three populations of *Laminaria digitata* from the NW Atlantic could not be amplified for most loci,

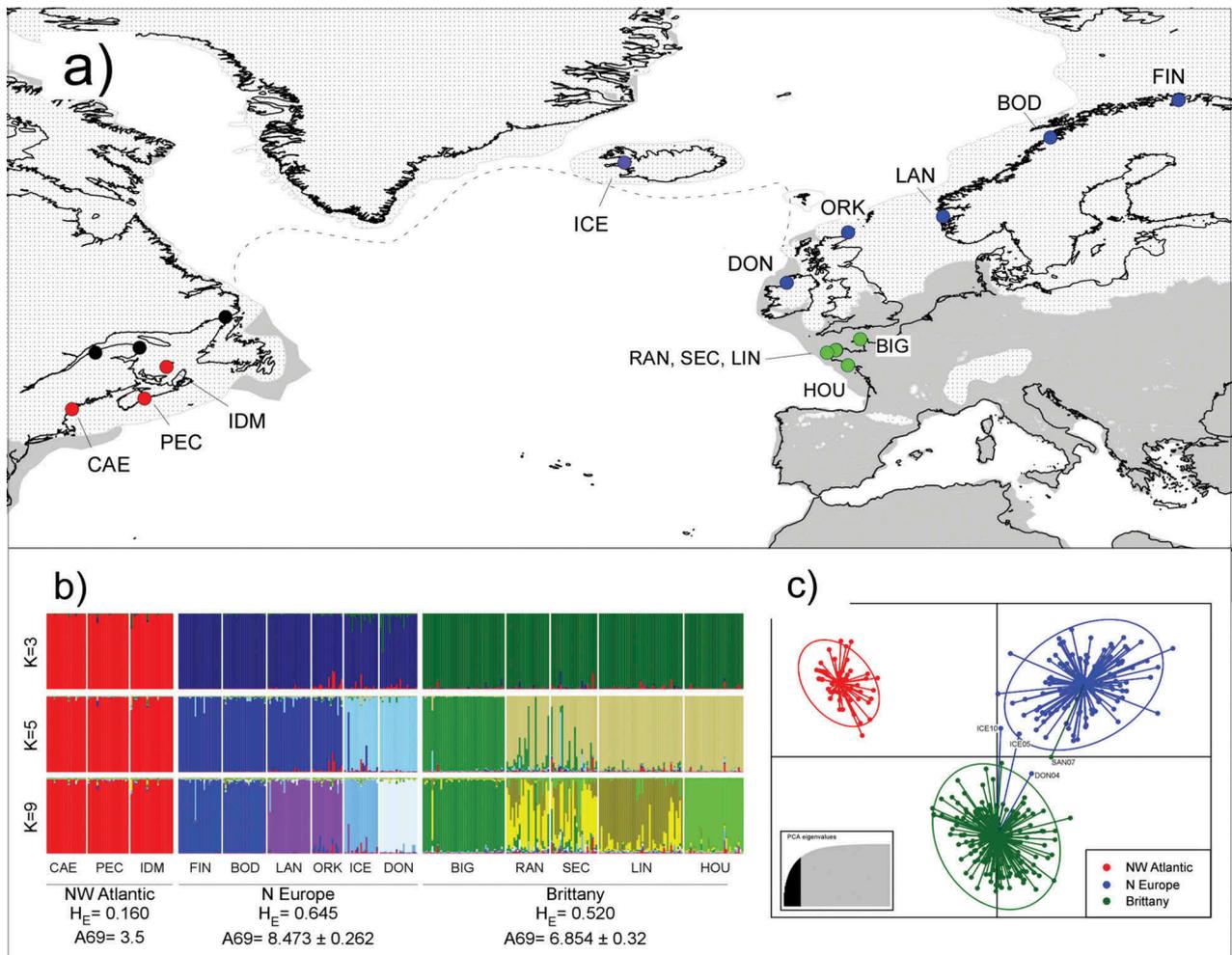


Fig. 1. Sampling of *Laminaria digitata* and genetic structure inferred from multi-locus microsatellite genotypes. (a) Sampling locations coloured according to genetic structure (see below). Black dots (NW Atlantic) indicate misidentified collections of *Hedophyllum nigripes*. Modern shorelines (black solid lines) are superimposed over emerged unglaciated (grey areas) and glaciated (ice sheets, white patterns) landmasses at the time of the LGM. The dotted line is an approximation of perennial sea-ice during the LGM. (b) Hierarchical structure plots assuming K=3 (top), K=5 (middle) and K=9 (bottom) genotypic clusters. Selected regional diversity indices are shown at the bottom. Different colours represent percentage ancestry of each genotyped individual (vertical bars). (c) Discriminant Analysis of Principal Components (DAPC) scatter plot (K=3) based on the same individual multi-locus genotypes, coloured according to the regions defined in (b). Note the congruence between analyses.

and a barcode marker (*cox1*) revealed that they were a distinct species (*Hedophyllum nigripes*; data not shown). The remaining 14 populations produced a total of 374 multi-locus genotypes with less than 25% missing data (>8 loci), that were used in the analyses. Microsatellite polymorphism within the 12 loci set varied from 2 (Lo454-27) to 24 (Ld371) alleles per locus, with a mean of 11.75 alleles per locus. Allelic richness was inflated by the high number of low-frequency alleles, dropping to 8.17 when excluding alleles with a global frequency ≤ 0.0067 (less than 5 alleles in total). Gene diversity (H_E) within populations ranged from 0.061 (Cape Elizabeth, Maine, USA) to 0.600 (Donegal, Ireland), with high-latitude European populations consistently showing significant heterozygote deficiency (Table 1).

At the biogeographic scale, *L. digitata* was subdivided into three main genetic groups corresponding

to Brittany, northern Europe and the NW Atlantic (Fig. 1a), that could be easily recovered in exploratory PCAs (Supplementary fig. S2a) and FCAs (not shown). Structure clustering analyses revealed two or three well-supported ($\Delta K > 1000$, Supplementary fig. S2b) and stable genotypic clusters, matching PCA-defined clusters (Fig. 1b). The two European clusters were further subdivided into smaller (K=5, 6, 9) genotypic clusters with weaker support (Supplementary fig. S2b), but still showed stable compositions and a clear geographic signal. The 'elbow' in DAPC BIC criteria (Supplementary fig. S2c) supported with some ambiguity K=11 clusters, corresponding roughly to 10 NE genetic clusters plus a single NW Atlantic cluster. These genetic clusters matched to a large degree individual populations, but with a high proportion of mismatched/admixed individuals (data not shown). In STRUCTURE, K=11

produced variable sample groupings between runs, and thus this K value was not considered further. When three clusters were imposed in the DAPC analysis, they recovered the same STRUCTURE groupings, with minimal mismatch/admixed individuals between regions (Fig. 1c). In this analysis, the most discriminant function separated NW from NE clusters (Supplementary fig. S3a).

The prediction of higher genetic diversity and geographic subdivision of *L. digitata* in the NE than in the NW Atlantic was fully supported (Table 1, Fig. 1b, bottom). NW Atlantic showed the lowest allelic and genotypic diversity ($A_{std}=3.5$; $H_E=0.160$) at the population and regional levels (Fig. 2), with one or two alleles dominating across all loci ($0.64 < f_a < 1$). BOTTLENECK results failed to support a recent bottleneck in the NW Atlantic (or the other regions), because no significant heterozygote excess was detected (one-tailed Wilcoxon test, $P < 0.05$) and allele frequency classes displayed a normal L-shaped distribution (Supplementary table S3). Within the NE Atlantic, genetic diversity was of the same order of magnitude as in Brittany ($A_{std}=6.854$; $H_E=0.520$) and northern Europe ($A_{std}=8.473$; $H_E=0.645$). Within the latter, there was a clear latitudinal decrease in diversity (Fig. 3). Pairwise F_{ST} ranged between 0.0045 (intra-Brittany) and 0.6799 (Cape Elizabeth versus Finnmark) (Supplementary fig. S4a). Absolute population differentiation, as measured by Jost's D , ranged from 0.002 and 0.6129, corresponding to the same comparisons as F_{ST} (Supplementary fig. S4b). Within regions, pairwise population differentiation was higher within northern Europe than within Brittany, and lowest in the NW Atlantic (Fig. 2). The significant signal of differentiation-by-distance in the whole NE Atlantic ($P = 0.001$) was lost when the populations of Brittany were removed ($P = 0.251$) (Fig. 4), but Brittany alone (the only region in this study with population pairs separated by distances below 500 km) showed a significant increase in genetic differentiation with distance ($P = 0.008$).

Discussion

This study showed that *Laminaria digitata* is composed of three major genetic clusters, two in the NE (Brittany and northern Europe) and one in the NW Atlantic. Brittany, the present-day European rear edge (known range limit at HOU; Lüning, 1990; Oppliger et al., 2014), is a biogeographic transition zone (Spalding et al., 2007) long-identified as a genetic hotspot for a diverse range of coastal species (Provan et al., 2005; Hoarau et al., 2007; Neiva et al., 2014). Its diversity probably reflects its proximity to the LGM Armorican and Celtic shorelines, where distribution models have identified vast areas of suitable unglaciated shallow-water habitat (Waltari &

Hickerson, 2013; Assis et al., 2018a; see also Assis et al., 2014, 2016b; Neiva et al., 2014; Bermejo et al., 2018).

The northern Europe cluster, sampled across more distant locations, spread from former periglacial (Ireland) to heavily glaciated (Iceland, N Norway) regions. Ireland and possibly western Scotland are the most likely sources of the extensive post-glacial colonization of northern Europe (see also Gómez et al., 2007; Hoarau et al., 2007; Neiva et al., 2016). Irish and Scottish populations showed the highest allelic diversity, and a clear decrease in allelic and genotypic diversity towards higher latitudes was observed, with minima in Iceland and Finnmark. Iceland has been identified as a possible glacial refugium for cold-tolerant kelps (Assis et al., 2016a) and invertebrates (Wares & Cunningham, 2001). Palaeo-environmental reconstructions of the Icelandic ice sheet and ice shelves (Hubbard et al., 2006), however, show that these coastal areas may have been completely glaciated (and hence inhospitable) during the LGM (Ingólfsson, 2009; Coyer et al., 2011; Neiva et al., 2018). This hypothesis is supported by the low diversities of our Iceland and Finnmark samples which could also be explained by their distance from southern periglacial regions and/or the mainland. It is not immediately apparent why northern European populations (Orkney, Norway, Iceland) exhibited consistent heterozygote deficiencies, but this pattern does not seem random. Its regional scope could indicate some shift in mating-system or habitat characteristics (e.g. lower tidal amplitudes) at higher latitudes leading to increased inbreeding or a Wahlund effect (e.g. individuals reproducing in distinct reproductive windows), but in the absence of data on reproductive ecology, the underlying cause remains speculative.

The clear genetic discontinuity and the high number of non-shared (private) regional alleles suggests that fine-scale geographic structuring across the older Brittany/Ireland range dates back to the LGM, even if more contemporary oceanographic regimes help fine-tune the actual boundaries of each cluster (Nicastro et al. 2020). This evolutionary pattern was previously found in *Palmaria palmata*, *Fucus serratus* and *Ascophyllum nodosum* (Provan et al., 2005; Hoarau et al., 2007; Olsen et al., 2010), and pinpoints how genetic structure in seaweeds can arise and be maintained at relatively small spatial scales within continuous refugial areas (see also Neiva et al., 2012). This segregation might also suggest that Brittany has contributed little to the recolonization of northern Europe, with most shared alleles probably representing unsorted polymorphisms.

Both Brittany and N Europe clusters were further subdivided into smaller genetic sectors, corresponding to single populations or pairs of contiguous populations. Distance may help explain the pattern in N

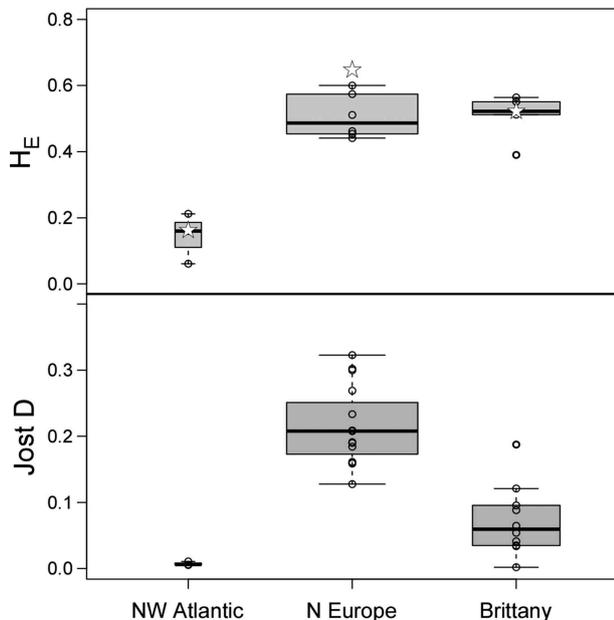


Fig. 2. Genetic diversity and differentiation of populations of *Laminaria digitata* within selected regions. Above Nei's gene diversity (H_E) at population (box plot) and regional (open stars) levels. Below Pairwise differentiation of populations (Jost's D) within regions. Box plots depict the median (horizontal line), the 25th and 75th percentiles (bottom and top of the box) and the minimum/maximum values (horizontal lines). The box plot's width is proportional to sample size (number of regions or pairwise comparisons).

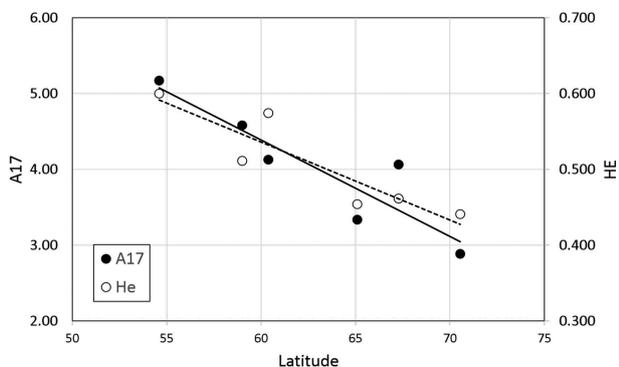


Fig. 3. Latitudinal trend in genetic diversity within the N Europe cluster. Black dots (and straight line) depict standardized allelic richness (A_{17}) and open dots (and dotted line) unbiased gene diversity (H_E).

Europe, and finer-scale studies may show additional structuration. This pattern was striking in Brittany, where minimum distances between contiguous sampled populations from different clusters (e.g. HOU/LIN, RAN/BIG) were of the order of 200 km, a pattern previously observed in this region even between populations sampled at smaller scales (Billot *et al.*, 2003; Robuchon *et al.*, 2014). Obvious differentiation was also detected between Cornish and Scottish populations in Britain (King *et al.*, 2019), but not between populations separated by less than 20 km in Northern Ireland (Brennan *et al.*,

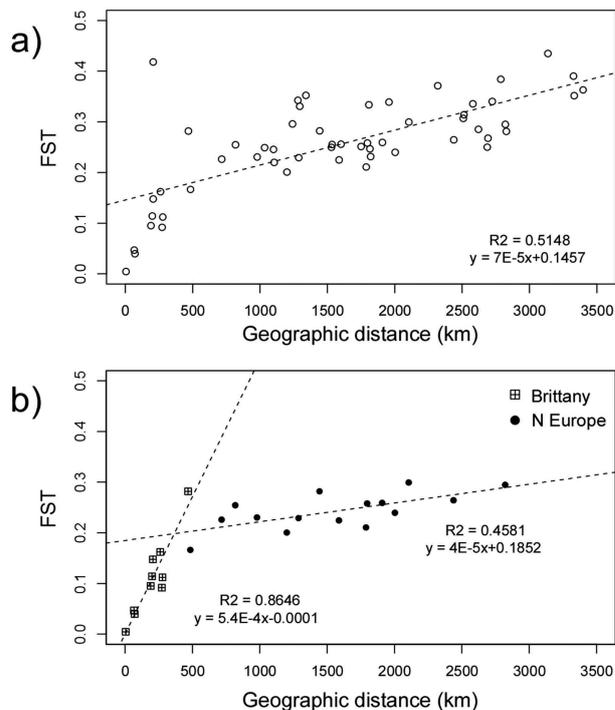


Fig. 4. Isolation-by-distance in *Laminaria digitata*. Estimates of pairwise differentiation (F_{ST}) are plotted against minimum marine distances (km) for (a) all NE Atlantic populations (Mantel $r = 0.814$, $P = 0.001$) and (b) separately for Brittany (Mantel $r = 0.930$, $P = 0.008$) and N Europe (Mantel $r = 0.677$, $P = 0.006$).

2014), where instead of clear subdivisions only a signal of isolation-by-distance was apparent.

The clear differentiation of the NW Atlantic and European clusters seems to favour the hypothesis, amply supported by niche modelling (i.e. presence of suitable habitat (Assis *et al.*, 2018a)), of local LGM survival over post-glacial trans-Atlantic colonization from northern Europe. LGM survival however would be reflected in higher regional genetic diversity and unique private alleles, which was not the case. Due to field misidentifications, the northern parts of the Gulf of Saint Laurent and Newfoundland were not sampled, thus the set of populations analysed here may not represent the entire regional diversity pool. Nonetheless, such low diversity is unexpected; the Canadian Maritimes, like Brittany and Ireland, are in the vicinity of periglacial regions just south of the Laurentide ice sheet, and of formerly emerged and unglaciated areas of the Grand Banks shelf to the north-east. Several scenarios can account for such a severe genetic bottleneck in this region.

The first, and perhaps the most plausible, scenario entails the area actually undergoing post-glacial colonization. In a stepping-stone, trans-Atlantic migration scenario, presumably involving a sequential colonization of Iceland, southern Greenland and – after reaching the American continent – Labrador

and Newfoundland, regional genetic diversity would have been extremely depleted by the time *L. digitata* reached the Canadian Maritimes and New England. Glacial eradication is interesting, since suitable habitat was seemingly available and so many other amphi-Atlantic seaweeds survived glacial advances there (Li *et al.*, 2016; Bringloe & Saunders, 2018; Neiva *et al.*, 2018). Perhaps its absence was not related to lack of suitable habitat, but to not being able to get there in the first place. *L. digitata* is not buoyant and lacks long-lived dispersive stages (Valero *et al.*, 2011). Long-distance colonization across the open sea is probably very rare and contingent upon entanglement in drifting algal rafts and/or extreme events. These seem necessary to explain the colonization of remote sites such as Iceland and Greenland, but may have never occurred (or rare early colonizers never survived the initial establishment stages) in the NW Atlantic.

It may even be possible, as for *F. serratus* and the snail *Littorina littorea*, that trans-Atlantic crossing has occurred only in the past few centuries associated with maritime traffic (Brawley *et al.*, 2009). The relatively wide recorded distribution of *L. digitata* in the western Atlantic (Sharp *et al.*, 2008; Adey & Hayek, 2011; Merzouk & Johnson, 2011; Assis *et al.*, 2018a, their fig. S1e) appears to suggest an older establishment, but modern (and probably historical) ranges also seem to have been overestimated due to confusion with *Hedophyllum nigripes* (Longtin & Saunders, 2015; Filbee-Dexter *et al.*, 2019). Genetically confirmed records of *L. digitata* on the NW Atlantic are restricted to temperate New England and the Canadian Maritimes (Bringloe & Saunders, 2018, fig. S16), whereas its presence along colder subarctic regions has only been confirmed around Churchill (Hudson Bay), but not in Labrador or the Canadian Arctic (Gary Saunders, pers. comm.) where digitate forms of *H. nigripes* also occur. Likewise, the species has never been genetically confirmed from Greenland, a presumably obligatory trans-Atlantic stepping stone. Recent literature records and consultations with local seaweed experts suggest its absence there (Dorte Krause-Jensen, Susse Wegeberg, pers. comm.; see also Krause-Jensen *et al.*, 2012; Filbee-Dexter *et al.*, 2019), although additional efforts would be required to confirm this. This apparent absence is striking because in the NE Atlantic *L. digitata* reaches the high Arctic archipelagos of Svalbard (genetically confirmed, Inka Bartsch, pers. comm.) and Novaya Zemlya (Filbee-Dexter *et al.*, 2019).

Genetic bottlenecks may alternatively have occurred despite the continued (but not static) presence of *L. digitata* in the NW Atlantic. Its former glacial range may have been extremely narrow, i.e. a true refugium. Erosion of pre-glacial variation may have been intensified by periodic displacements associated with the

shoreline's transgressions and regressions, which in this shallow basin are of the scale of hundreds of kilometres. Speculatively, sea-level effects may have been further aggravated by shifts in substratum availability and/or productivity (Graham *et al.*, 2003; Fauvelot *et al.*, 2008). Finally, the mid-Holocene warming pulse (around 6 ka BP) may have also played a role – niche models, for instance, support temporary extirpation from its modern rear edge in New England (Assis *et al.*, 2018a). The hypothesized regional genetic bottleneck was not supported by tests (BOTTLENECK), because the NW Atlantic displayed significant heterozygote deficiency and not, as expected, heterozygote excess. However, heterozygosity and allele size-class departures are quite transient, and thus much more appropriate for detecting recent demographic shifts rather than historical demography. The fixed (or nearly so) microsatellite alleles that 'defined' the NW Atlantic cluster (Supplementary fig. S3b) were not identified as private because they were also detected (generally at much lower frequencies) in European populations. These loci however show many consecutive alleles across their respective size ranges in European populations, so there is a possibility that allele sharing across the Atlantic results, at least for some of them, from size homoplasy rather than from recent shared ancestry.

Disentangling these competing scenarios of bottlenecked LGM survival versus recent trans-Atlantic colonization may require additional NW Atlantic samples, both from nearby periglacial areas (e.g. Newfoundland) and from potential migration routes along Labrador (and potentially southern Greenland). Independent molecular data may also help clarify this issue. *Laminaria digitata*, unlike so many other amphi-Atlantic seaweeds (Li *et al.*, 2016; Bringloe & Saunders, 2018; Neiva *et al.*, 2018), does not show any trans-Atlantic divergence at organelle markers, specifically at the barcoding locus mt *cox1* (McDevit & Saunders, 2010; Bringloe & Saunders, 2018, fig. S16). Unfortunately, monomorphism (or very low variability) across the entire range, and also within the NE Atlantic, shows that their resolution at the infraspecific level is not adequate for phylogeographic inference.

It is prudent to consider the potential negative effects of ongoing climatic change at both southern range edges. The distribution of *L. digitata* is predicted to contract in the 21st century at lower latitudes, particularly in high CO₂ emission scenarios. In the NE Atlantic, these contractions appear particularly problematic, because they forecast the complete extirpation of *L. digitata* from Brittany and southern England (Raybaud *et al.*, 2013; Assis *et al.*, 2018a), and therefore the loss of the unique (and generally diverse) genetic cluster present there. Fine-scale analyses of sea-surface temperature shifts in Brittany over the past two decades (0.7°C on average) reveal

that Brittany constitutes a mosaic of thermal conditions, with colder western and north-western regions being less affected by climatic change (Gallon *et al.*, 2014). Common-garden experiments also suggest the existence of locally adapted thermal ecotypes in *L. digitata*. Populations from south-western UK (Cornwall), for instance, show higher resilience to marine heat waves – as assessed in short-term heat-shock experiments – than more northern ones (King *et al.*, 2019). Environmental heterogeneity, local refugia and local adaptation might delay the decline of *L. digitata* at its trailing edge, particularly in more benign greenhouse-gas emission scenarios, but may not be sufficient to ensure survival in the long term.

In the NW Atlantic, *L. digitata* is also predicted to undergo a northward shift of uncertain magnitude. Depending on climate model and study, the species is projected to contract from Long Island to the northern Gulf of Maine/Bay of Fundy (Wilson *et al.*, 2019) or even to the Gulf of St. Lawrence/Newfoundland (Assis *et al.*, 2018a). The global redistribution (and thus vulnerability) of the unique NW Atlantic cluster is uncertain, as is, in the absence of samples beyond the Maritimes, the existence of additional genetic groups. The consequences are thus harder to forecast, but assuming a more extended distribution into the Gulf of St. Lawrence/Newfoundland, this genetic cluster, similar to the European cluster, seems safeguarded from regional extinction.

A few concluding remarks: *L. digitata* and *H. nigripes* bear great morphological resemblance and co-occur at the same intertidal/subtidal depths throughout the entire confirmed range of *L. digitata* in the NW Atlantic and in the European Arctic. Researchers should be aware of this potential problem, and double-check their material for established barcoding (*cox1*) markers. Barcoding also seems the most cost-effective approach to establish the actual range limits of *L. digitata* in the NW Atlantic, where low genetic diversity is apparently accompanied by some degree of niche unfilling, as the species seems absent (unlike in the NE Atlantic) from more Arctic environments. Accurate distributional data and niche comparisons across the Atlantic are necessary to explore this hypothesis. Other markers (or populations) may be required to settle the issue of glacial persistence versus post-glacial colonization of the NW Atlantic, because the extreme regional genetic bottleneck contradicts ENM-based predictions. How European pools segregate and/or admix throughout Cornwall and southern Ireland is another interesting, open question. Monitoring this southern range is advised given its ecological and economic value and vulnerability, and because range shifts are already being documented for related kelp species (Schoenrock *et al.*, 2019). Partial incongruence between modelling and genetic-based biogeographic inferences highlight the benefits of comparing both approaches to

understand how shifting climatic conditions affect marine species distributions and explain large-scale patterns of spatial genetic structure.

Acknowledgments

We are grateful to Marta Valente (CCMAR DNA sequencing platform) and to the Biogenouest genomics core facility (*Genomer Plateforme génomique* at the Station Biologique de Roscoff) for their technical support. We warmly thank several phycologists and the Marine Observation Department and diving team at the Station Biologique de Roscoff for sampling, and Inka Bartsch, Gary Saunders, Dorte Krause-Jensen and Susse Wegeberg for their valuable insights regarding distribution and depth range.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

Funding

Funding was provided by the French National Research Agency (Ecokelp ANR-06-BDIV-012 and IDEALG ANR-10-BTBR-04_02) and the Portuguese Fundação para a Ciência e a Tecnologia: GENEKELP PTDC/MAR-EST/6053/2014, MARFOR Biodiversa/0004/2015, UID/Multi/04326/2019, SFRH/BSAB/150485/2019 (to EAS) and SFRH/BPD/88935/2012 and Norma Transitória DL 57/2016/CP1361/CT0010 (to JN). This work was also funded by a Pew Marine Fellowship to EAS.

Supplementary information

The following supplementary material is accessible via the Supplementary Content tab on the article's online page at <https://doi.org/10.1080/09670262.2020.1750058>.

Supplementary table S1. Primer sequences and amplification details of amplified microsatellite markers.

Supplementary table S2. Calibration of the Roscoff and CCMAR genotyping data.

Supplementary Table S3. Bottleneck results.

Supplementary fig. S1. Calibration of allele sizes between the Centro de Ciências do Mar (CCMAR) and Station Biologique de Roscoff (SBR) data-sets.

Supplementary fig. S2. 'Best' number of genotypic clusters (*k*) in sampled *Laminaria digitata* according to multiple criteria.

Supplementary fig. S3. Genetic discrimination of the NW Atlantic cluster.

Supplementary fig. S4. Heatmaps of pairwise differentiation between *Laminaria digitata* populations.

Author contributions

J. Neiva: analysis of molecular data, led manuscript drafting and editing; E.A. Serrão: original concept, funding and supervision, sampling, editing manuscript; C. Paulino, L. Gouveia, M. Ballenghien, S. Mauger: laboratory work, data analysis assistance; A. Want and É. Tamigneaux: sampling,

editing manuscript; L. Fouqueau: data analysis assistance, editing manuscript; C. Engel-Gautier and C. Destombe: original concept, sampling, data analysis assistance, manuscript revision and editing; M. Valero: original concept, funding and supervision, sampling, analysis of molecular data, editing manuscript.

Availability of data and materials

Genotypic data was deposited and is available in the Figshare repository at <http://dx.doi.org/10.6084/m9.figshare.10255475>.

ORCID

João Neiva  <http://orcid.org/0000-0002-5927-4570>
 Ester A. Serrão  <http://orcid.org/0000-0003-1316-658X>
 Cristina Paulino  <http://orcid.org/0000-0001-8637-545X>
 Licinia Gouveia  <http://orcid.org/0000-0002-5531-8476>
 Andrew Want  <http://orcid.org/0000-0003-1626-3975>
 Éric Tamigneaux  <http://orcid.org/0000-0003-3756-4363>
 Stéphane Mauger  <http://orcid.org/0000-0002-8779-1516>
 Christophe Destombe  <http://orcid.org/0000-0001-5656-9659>
 Myriam Valero  <http://orcid.org/0000-0002-9000-1423>

References

- Adey, W.H. & Hayek, L.C. (2011). Elucidating marine biogeography with macrophytes: quantitative analysis of the North Atlantic supports the thermogeographic model and demonstrates a distinct subarctic region in the Northwestern Atlantic. *Northeastern Naturalist*, **18**: 1–128.
- Assis, J., Coelho, N.C., Lamy, T., Valero, M., Alberto, F. & Serrão, E.A. (2016a). Deep reefs are climatic refugia for genetic diversity of marine forests. *Journal of Biogeography*, **43**: 833–844.
- Assis, J., Lucas, A.V., Bárbara, I. & Serrão, E.A. (2016b). Future climate change is predicted to shift long-term persistence zones in the cold-temperate kelp *Laminaria hyperborea*. *Marine Environmental Research*, **113**: 174–182.
- Assis, J., Araújo, M.B. & Serrão, E.A. (2018a). Projected climate changes threaten ancient refugia of kelp forests in the North Atlantic. *Global Change Biology*, **24**: e55–e66.
- Assis, J., Serrão, E.A., Claro, B., Perrin, C. & Pearson, G.A. (2014). Climate-driven range shifts explain the distribution of extant gene pools and predict future loss of unique lineages in a marine brown alga. *Molecular Ecology*, **23**: 2797–2810.
- Assis, J., Serrão, E.A., Coelho, N.C., Tempera, F., Valero, M. & Alberto, F. (2018b). Past climate changes and strong oceanographic barriers structured low-latitude genetic relics for the golden kelp *Laminaria ochroleuca*. *Journal of Biogeography*, **45**: 2326–2336.
- Bermejo, R., Chefaoui, R.M., Engelen, A.H., Buonomo, R., Neiva, J., Ferreira-Costa, J., Pearson, G.A., Marbà, N., Duarte, C.M., Airoldi, L., Hernández, I., Guiry, M.D. & Serrão, E.A. (2018). Marine forests of the Mediterranean-Atlantic *Cystoseira tamariscifolia* complex show a southern Iberian genetic hotspot and no reproductive isolation in parapatry. *Scientific Reports*, **8**: 10427.
- Billot, C., Engel, C.R., Rousvoal, S., Kloareg, B. & Valero, M. (2003). Current patterns, habitat discontinuities and population genetic structure: the case of the kelp *Laminaria digitata* in the English Channel. *Marine Ecology Progress Series*, **253**: 111–121.
- Billot, C., Rousvoal, S., Estoup, A., Epplen, J.T., Saumitou-Laprade, P., Valero, M. & Kloareg, B. (1998). Isolation and characterization of microsatellite markers in the nuclear genome of the brown alga *Laminaria digitata* (Phaeophyceae). *Molecular Ecology*, **7**: 1778–1780.
- Brawley, S.H., Coyer, J.A., Blakeslee, A.M.H., Hoarau, G., Johnson, L.E., Byers, J.E., Stam, W.T. & Olsen, J. L. (2009). Historical invasions of the intertidal zone of Atlantic North America associated with distinctive patterns of trade and emigration. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **106**: 8239–8244.
- Brennan, G., Kregting, L., Beatty, G.E., Cole, C., Elsässer, B., Savidge, G. & Provan, J. (2014). Understanding macroalgal dispersal in a complex hydrodynamic environment: a combined population genetic and physical modelling approach. *Journal of the Royal Society, Interface*, **11**: 20140197.
- Bringloe, T.T. & Saunders, G.W. (2018). Mitochondrial DNA sequence data reveal the origins of postglacial marine macroalgal flora in the Northwest Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, **589**: 45–58.
- Brochmann, C., Gabrielsen, T.M., Nordal, I., Landvik, J.Y. & Elven, R. (2003). Glacial survival or tabula rasa? The history of North Atlantic biota revisited. *Taxon*, **52**: 417–450.
- Carlson, A.E. & Winsor, K. (2012). Northern hemisphere ice-sheet responses to past climate warming. *Nature Geoscience*, **5**: 607–613.
- Coelho, N.C., Serrão, E.A. & Alberto, F. (2014). Characterization of fifteen microsatellite markers for the kelp *Laminaria ochroleuca* and cross species amplification within the genus. *Conservation Genetics Resources*, **6**: 949–950.
- Coyer, J.A., Hoarau, G., Van Schaik, J., Luijckx, P. & Olsen, J.L. (2011). Trans-Pacific and trans-Arctic pathways of the intertidal macroalga *Fucus distichus* L. reveal multiple glacial refugia and colonizations from the North Pacific to the North Atlantic. *Journal of Biogeography*, **38**: 756–771.
- Engelen, A.H., Lévêque, L., Destombe, C. & Valero, M. (2011). Spatial and temporal patterns of recovery of low intertidal *Laminaria digitata* after experimental spring. *Cahiers de Biologie Marine*, **52**: 441–453.
- Evanno, G., Regnaut, S. & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, **14**: 2611–2620.
- Fauvelot, A.C., Bernardi, G. & Planes, S. (2008). Reductions in the mitochondrial DNA diversity of coral reef fish provide evidence of population bottlenecks resulting from holocene sea-level change. *Evolution*, **57**: 1571–1583.
- Filbee-Dexter, K., Wernberg, T., Fredriksen, S., Norderhaug, K.M. & Pederson, M.F. (2019). Arctic kelp forests: diversity, resilience and future. *Global and Planetary Change*, **172**: 1–14.
- Fraser, C.I., Thiel, M., Spencer, H.G. & Waters, J.M. (2010). Contemporary habitat discontinuity and historic glacial ice drive genetic divergence in Chilean kelp. *BMC Evolutionary Biology*, **10**: 203.

- Gallon, R.K., Robuchon, M., Leroy, B., Le Gall, L., Valero, M., & Feunteun, E. (2014). Twenty years of observed and predicted changes in subtidal red seaweed assemblages along a biogeographical transition zone: inferring potential causes from environmental data. *Journal of Biogeography*, **41**: 2293–2306.
- Gómez, A., Hughes, R.N., Wright, P.J., Carvalho, G.R. & Lunt, D.H. (2007). Mitochondrial DNA phylogeography and mating compatibility reveal marked genetic structuring and speciation in the NE Atlantic bryozoan *Celleporella hyalina*. *Molecular Ecology*, **16**: 2173–2188.
- Graham, M.H., Dayton, P.K. & Erlandson, J.M. (2003). Ice ages and ecological transitions on temperate coasts. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**: 33–40.
- Hoarau, G., Coyer, J.A., Veldsink, J.H., Stam, W.T. & Olsen, J.L. (2007). Glacial refugia and recolonization pathways in the brown seaweed *Fucus serratus*. *Molecular Ecology*, **16**: 3606–16.
- Hop, H., Wiencke, C., Barbara, V. & Kovaltchouk, N.A. (2012). Species composition, zonation, and biomass of marine benthic macroalgae in Kongsfjorden, Svalbard. *Botanica Marina*, **55**: 399–414.
- Hubbard, A., Sugden, D., Dugmore, A., Norrdahl, H. & Pétursson, H.G. (2006). A modelling insight into the Icelandic Last Glacial Maximum ice sheet. *Quaternary Science Reviews*, **25**: 2283–2296.
- Ingólfsson, A. (1992). The origin of the rocky shore fauna of Iceland and the Canadian Maritimes *Journal of Biogeography*, **19**: 705–712.
- Ingólfsson, A. (2009). A marine refugium in Iceland during the last glacial maximum: fact or fiction? *Zoologica Scripta*, **38**: 663–665.
- Jombart, T., Lyon, D. & Biome, L. De. (2008). adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, **24**: 1403–1405.
- Kain, J.M. & Jones, N.S. (1975). Algal recolonization of some cleared subtidal areas. *Journal of Ecology*, **63**: 739–765.
- Keenan, K., McGinnity, P., Cross, T.F., Crozier, W.W., & Prodöhl, P.A. (2013). Diversity: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**: 782–788.
- King, N.G., Mckeown, N.J., Smale, D.A., Wilcockson, D.C., Hoelters, L., Groves, E.A., Stamp, T. & Moore, P.J. (2019). Evidence for different thermal ecotypes in range centre and trailing edge kelp populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **514–515**: 10–17.
- Krause-Jensen, D., Marbà, N., Olesen, B., Sejr, M.K., Christensen, P.B., Rodrigues, J., Renaud, P.E., Balsby, T.J.S. & Rysgaard, S. (2012). Seasonal sea ice cover as principal driver of spatial and temporal variation in depth extension and annual production of kelp in Greenland. *Global Change Biology*, **18**: 2981–2994.
- Li, J.-J., Hu, Z.-M. & Duan, D.-L. (2015). Genetic data from the red alga *Palmaria palmata* reveal a mid-Pleistocene deep genetic split in the North Atlantic. *Journal of Biogeography*, **42**: 902–913.
- Li, J.-J., Hu, Z.-M. & Duan, D.-L. (2016). Survival in glacial refugia versus postglacial dispersal in the North Atlantic: The cases of red seaweeds. Pp. 309–330 in: *Seaweed Phylogeography - Adaptation and Evolution of Seaweeds under Environmental Change*.
- Longtin, C.M. & Saunders, G.W. (2015). On the utility of mucilage ducts as a taxonomic character in *Laminaria* and *Saccharina* (Phaeophyceae) – the conundrum of *S. groenlandica*. *Phycologia*, **54**: 440–450.
- Lourenço, C.R., Zardi, G.I., McQuaid, C.D., Serrão, E.A., Pearson, G.A. & Nicastró, K.R. (2016). Upwelling areas as climate change refugia for the distribution and genetic diversity of a marine macroalga. *Journal of Biogeography*, **43**: 1595–1607.
- Lüning, K. (1979). Growth strategies of three *Laminaria* species (Phaeophyceae) inhabiting different depth zones in the sublittoral region of Helgoland (North Sea). *Marine Ecology Progress Series*, **1**: 195–207.
- Lüning, K. (1990). *Seaweeds: Their Environment, Biogeography, and Ecophysiology*. Revised Ed. Wiley, New York. 527 pp.
- Luttikhuisen, P.C., Heuvel, F.H.M. Van Den, Rebour, C., Witte, H.J., Bleijswijk, J.D.L. Van & Timmermans, K. (2018). Strong population structure but no equilibrium yet: genetic connectivity and phylogeography in the kelp *Saccharina latissima* (Laminariales, Phaeophyta). *Ecology and Evolution*, **8**: 4265–4277.
- Maggs, C.A., Castilho, R., Foltz, D., Henzler, C., Jolly, M.T., Kelly, J., Olsen, J., Perez, K.E., Stam, W., Väinölä, R., Viard, F. & Wares, J. (2008). Evaluating signatures of glacial refugia for North Atlantic benthic marine taxa. *Ecology*, **89**: S108–S122.
- Mauger, S., Couceiro, L. & Valero, M. (2012). A simple and cost-effective method to synthesize an internal size standard amenable to use with a 5-dye system. *Prime Research on Biotechnology*, **2**: 40–46.
- McDevit, D.C. & Saunders, G.W. (2010). A DNA barcode examination of the Laminariaceae (Phaeophyceae) in Canada reveals novel biogeographical and evolutionary insights. *Phycologia*, **49**: 235–248.
- Merzouk, A. & Johnson, L.E. (2011). Kelp distribution in the northwest Atlantic Ocean under a changing climate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **400**: 90–98.
- Neiva, J., Assis, J., Fernandes, F., Pearson, G.A. & Serrão, E.A. (2014). Species distribution models and mitochondrial DNA phylogeography suggest an extensive biogeographical shift in the high-intertidal seaweed *Pelvetia canaliculata*. *Journal of Biogeography*, **41**: 1137–1148.
- Neiva, J., Paulino, C., Nielsen, M.M., Krause-Jensen, D., Saunders, G.W., Assis, J., Bárbara, I., Tamigneaux, É., Gouveia, L., Aires, T., Marbà, N., Bruhn, A., Pearson, G.A. & Serrão, E.A. (2018). Glacial vicariance drives phylogeographic diversification in the amphiboreal kelp *Saccharina latissima*. *Scientific Reports*, **8**: 1112.
- Neiva, J., Pearson, G.A., Valero, M. & Serrão, E.A. (2012). Fine-scale genetic breaks driven by historical range dynamics and ongoing density-barrier effects in the estuarine seaweed *Fucus ceranoides* L. *BMC Evolutionary Biology*, **12**: 78.
- Neiva, J., Serrão, E.A., Assis, J., Pearson, G.A., Coyer, J.A., Olsen, J.L., Hoarau, G. & Valero, M. (2016). Climate oscillations, range shifts and phylogeographic patterns of North Atlantic Fucaceae. In *Seaweed Phylogeography - Adaptation and Evolution of Seaweeds under Environmental Change* (Hu, Z.-M. & Fraser, C., editors), 279–308. Springer, Dordrecht.
- Nicastró, K.R., Assis, J., Serrão, E.A., Pearson, G.A., Neiva, J., Valero, M., Jacinto, R. & Zardi, G.I. (2020). Congruence between fine-scale genetic breaks and dispersal potential in an estuarine seaweed across multiple transition zones. *ICES Journal of Marine Science*, **77**: 371–378.
- Olsen, J.L., Zechman, F.W., Hoarau, G., Coyer, J., Stam, W., Valero, M. & Åberg, P. (2010). The phylogeographic architecture of the furoid seaweed *Ascophyllum nodosum*: an intertidal “marine tree” and survivor of more

- than one glacial-interglacial cycle. *Journal of Biogeography*, **37**: 842–856.
- Oppliger, L.V., von Dassow, P., Bouchemousse, S., Robuchon, M., Valero, M., Correa, J.A., Mauger, S. & Destombe, C. (2014). Alteration of sexual reproduction and genetic diversity in the kelp species *Laminaria digitata* at the southern limit of its range. *PLoS ONE*, **9**: e102518.
- Petit, R.J., Aguinagalde, I., Beaulieu, J.-L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., Fineschi, S., Grivet, D., Lascoux, M., Mohanty, A., Müller-Starck, G., Demesure-Musch, B., Palmé, A., Martín, J.P., Rendell, S., & Vendramin, G.G. (2003). Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, **300**: 1563–1565.
- Piry, S., Luikart, G. & Cornuet, J.-M. (1999). BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *Journal of Heredity*, **90**: 502–503.
- Provan, J. & Maggs, C. A. (2012). Unique genetic variation at a species' rear edge is under threat from global climate change. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, **279**: 39–47.
- Provan, J., Wattier, R.A. & Maggs, C.A. (2005). Phylogeographic analysis of the red seaweed *Palmaria palmata* reveals a Pleistocene marine glacial refugium in the English Channel. *Molecular Ecology*, **14**: 793–803.
- Raybaud, V., Beaugrand, G., Goberville, E., Delebecq, G., Destombe, C., Valero, M., Davoult, D., Morin, P. & Gevaert, F. (2013). Decline in kelp in West Europe and climate. *PLoS ONE*, **8**: e66044.
- Robuchon, M., Le Gall, L., Mauger, S. & Valero, M. (2014). Contrasting genetic diversity patterns in two sister kelp species co-distributed along the coast of Brittany, France. *Molecular Ecology*, **23**: 2669–2685.
- Schoenrock, K.M., Callaghan, T.O., Callaghan, R.O. & Krueger-Hadfield, S.A. (2019). First record of *Laminaria ochroleuca* Bachelot de la Pylaie in Ireland in Béal an Mhuirthead, county Mayo. *Marine Biodiversity Records*, **12**: 9.
- Sharp, G., Allard, M. & Lewis, A. (2008). The potential for seaweed resource development in subarctic Canada; Nunavik, Ungava Bay. *Journal of Applied Phycology*, **20**: 491–498.
- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M. A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C.A. & Robertson, J. (2007). Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, **57**: 573–583.
- Toonen, R.J., & Hughes, S. (2001). Increased throughput for fragment analysis on an ABI Prism® 377 automated sequencer using a membrane comb and STRand software. *BioTechniques*, **3**: 1320–1324.
- Valero, M., Destombe, C., Mauger, S., Ribout, C., Engel, C.R., Daguin-thiebaut, C. & Tellier, F. (2011). Using genetic tools for sustainable management of kelps: a literature review and the example of *Laminaria digitata*. *Cahiers de Biologie Marine*, **52**: 467–483.
- Vermeij, G.J. (1991). Anatomy of an invasion: the trans arctic interchange. *Paleobiology*, **17**: 281–307.
- Waltari, E. & Hickerson, M.J. (2013). Late Pleistocene species distribution modelling of North Atlantic intertidal invertebrates. *Journal of Biogeography*, **40**: 249–260.
- Wares, J.P. & Cunningham, C.W. (2001). Phylogeography and historical ecology of the North Atlantic intertidal. *Evolution*, **55**: 2455–2469.
- Wilson, K.L., Skinner, M.A. & Lotze, H.K. (2019). Projected 21st-century distribution of canopy-forming seaweeds in the Northwest Atlantic with climate change. *Diversity and Distributions*, **25**: 582–602.

Chapitre 2

Adaptation locale, expérience en jardin commun

Article associé : Liesner D., Fouqueau L., Valero M., Roleda M. Y., Pearson G. A., Bischof K. Valentin K., Bartsch I. (2020). Heat stress responses and population genetics of the kelp *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) across latitudes reveal differentiation among North Atlantic populations. *Ecology and Evolution*

Dans cette étude, nous avons fait l'hypothèse que les populations provenant d'environnements à basse température sont moins résistantes à une hausse de température par rapport aux populations provenant d'eaux plus chaudes. Cette hypothèse a été testée à l'aide d'une expérience en jardin commun (la température variant de 15°C à 23°C) sur des méristèmes d'individus provenant de six populations, réparties entre Spitzberg et Quiberon. Les traits liés à la valeur sélective que nous avons considérés dans l'expérience sont la croissance et la capacité photosynthétique (ou "photosynthetic quantum yield", Encadré 5).

Les résultats de l'expérience en jardin commun suggèrent que la limite supérieure en termes de températures (au-delà de laquelle la survie des individus est nulle) est quasiment identique à travers l'aire de distribution européenne de *L. digitata*. Nous avons néanmoins observé de légères différences sur la croissance et le taux de stress parmi les

trois populations considérées comme marginales. En effet, les deux populations situées au Sud de l'aire de distribution ont montré une meilleure tolérance à 19°C et 21°C suggérée par une plus grande croissance et une meilleure capacité de récupération dans le cas de la population de Quiberon ; ou une meilleure efficacité photosynthétique à 23°C pour la population de Helgoland (Allemagne). Au contraire, la population située la plus au Nord (Spitzberg) montre une plus grande sensibilité face à une hausse de la température, suggérée par une capacité photosynthétique diminuant avec une augmentation de la température.

L'approche de génétique des populations (données obtenues à partir de 12 marqueurs microsatellites) nous a permis de mettre en évidence une structure génétique hiérarchique avec deux clades distincts entre le Nord (composé des populations de Spitzberg, Tromsø et Bodø) et le Sud de l'Europe (composé des populations de Helgoland, Roscoff et Quiberon), qui pourrait expliquer en partie la légère divergence phénotypique observée parmi les populations étudiées.

En termes de diversité, la population de Spitzberg située à la limite Nord ne montre pas de diversité génétique significativement plus faible que les autres populations de notre étude. Par conséquent, nous avons suggéré que la réduction de la tolérance à des températures élevées en limite Nord de la distribution serait plutôt due à une absence de pression de sélection dans l'Arctique plutôt qu'à l'effet de la dérive génétique. Au sein du clade Sud, la faible diversité génétique de la population d'Helgoland s'explique en partie par l'isolement géographique, puisqu'elle se trouve sur un îlot rocheux entouré de fond sableux (et donc néfaste au recrutement des gamétophytes) qui s'étend sur plusieurs centaines de kilomètres. Paradoxalement, les échantillons d'Helgoland ont présenté le plus faible stress thermique (en termes de Fv/Fm , Encadré 5). Ceci peut être dû au fait que suite à un stress thermique, les centres de réactions situés dans le PSII peuvent être "éteints" afin d'éviter une détérioration du système photosynthétique (également appelé "photoprotection", Mota et al., 2018). Dans le cas où la photoprotection ne représente pas une forme d'adaptation, ou dans le cas où cette dernière hypothèse n'est pas juste, les résultats suggèrent une adaptation de la population face à une hausse de la température.

Ceci pourrait être expliqué par le fait que sélection aurait contrebalancé l'effet de la dérive génétique, ou qu'historiquement il existait une plus grande diversité dans cette population (favorisant l'adaptation) ensuite réduite par l'isolement.

Encadré 5 : Efficience photochimique maximale du Photosystème II (Fv/Fm)

La photosynthèse résulte d'une chaîne de réactions enzymatiques qui fait intervenir deux photosystèmes (PSI et PSII), qui sont branchés en série via des molécules qui servent de navettes de transport aux électrons qu'elles génèrent. Dans une première phase, le végétal piège les photons de la lumière solaire et s'en sert pour scinder les molécules d'eau en oxygène, protons et électrons au niveau du PSII. En fait, ce sont les pigments chlorophylliens qui sont excités par les photons qui émettent les électrons pour se décharger puis retourner à leur état fondamental de repos. Néanmoins il existe deux autres voies de désexcitation au niveau du PSII : l'émission de chaleur ou de fluorescence qui représentent des *pertes* pour le rendement photosynthétique (Bourrié, 2007).

Lorsqu'une plante subit un stress, la photosynthèse peut être perturbée. Or si l'émission d'électrons est perturbée, la chaîne de transport est détériorée et la dissipation d'énergie (chaleur ou fluorescence) augmente. Ainsi, la fluorimétrie est utilisée comme un indicateur précis de l'état de la première phase de la photosynthèse, à savoir le piégeage de la lumière, le transfert de l'énergie d'excitation au niveau des chlorophylles et l'émission d'électrons par le PSII.

Pour obtenir le Fv/Fm , on positionne les tissus à l'obscurité pour vider la chaîne de transfert d'électrons. Cette étape permet de mesurer *la fluorescence à l'état initial* ($F0$) qui mesure l'intensité de la fluorescence lorsque tous les centres réactionnels du PSII sont ouverts. Par la suite, l'instrument de mesure émet un flash lumineux pour saturer les accepteurs d'électrons du PSII : l'énergie lumineuse excédant les possibilités de collecte du PSII est réémise sous forme de fluorescence. Cette étape permet de mesurer *la fluorescence maximale* (Fm) qui mesure l'intensité de la fluorescence lorsque tous les centres réactionnels du PSII sont fermés, et permet d'obtenir *la fluorescence variable* ($Fv = Fm - F0$). Un stress (par ex. thermique) engendrant la fermeture des centres réactionnels du PSII aura pour conséquence de diminuer le Fv et donc le Fv/Fm (Ben Abdallah et al., 2016) : le ratio Fv/Fm traduit l'efficacité du PSII à utiliser la lumière pour la conversion photochimique. C'est une mesure couramment utilisée pour évaluer le stress d'une plante ou d'une algue.



Heat stress responses and population genetics of the kelp *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) across latitudes reveal differentiation among North Atlantic populations

Daniel Liesner¹ | Louise Fouqueau² | Myriam Valero² | Michael Y. Roleda^{3,4} | Gareth A. Pearson⁵ | Kai Bischof⁶ | Klaus Valentin¹ | Inka Bartsch¹

¹Alfred Wegener Institute, Helmholtz Centre for Polar and Marine Research, Bremerhaven, Germany

²UMI EBEA 3614, Evolutionary Biology and Ecology of Algae, CNRS, Sorbonne Université, UC, UACH, Station Biologique de Roscoff, Roscoff Cedex, France

³Norwegian Institute of Bioeconomy Research, Bodø, Norway

⁴The Marine Science Institute, College of Science, University of the Philippines, Diliman, Quezon City, Philippines

⁵Centre for Marine Sciences (CCMAR), University of Algarve, Faro, Portugal

⁶Marine Botany, University of Bremen, Bremen, Germany

Correspondence

Daniel Liesner, Alfred-Wegener-Institute, Helmholtz-Centre for Polar and Marine Research, Am Handelshafen 12, 27570 Bremerhaven, Germany.
Email: daniel.liesner@awi.de

Funding information

Deutsche Forschungsgemeinschaft, Grant/Award Number: VA 105/25-1; Open access funding enabled and organized by Projekt DEAL; Conseil Régional de Bretagne, Grant/Award Number: ARED2017: REEALG; Foundation for Science and Technology, Grant/Award Number: UIDB/04326/2020, PTDC/MAR-EST/6053/2014 and Biodiversa/0004/2015

Abstract

To understand the thermal plasticity of a coastal foundation species across its latitudinal distribution, we assess physiological responses to high temperature stress in the kelp *Laminaria digitata* in combination with population genetic characteristics and relate heat resilience to genetic features and phylogeography. We hypothesize that populations from Arctic and cold-temperate locations are less heat resilient than populations from warm distributional edges. Using meristems of natural *L. digitata* populations from six locations ranging between Kongsfjorden, Spitsbergen (79°N), and Quiberon, France (47°N), we performed a common-garden heat stress experiment applying 15°C to 23°C over eight days. We assessed growth, photosynthetic quantum yield, carbon and nitrogen storage, and xanthophyll pigment contents as response traits. Population connectivity and genetic diversity were analyzed with microsatellite markers. Results from the heat stress experiment suggest that the upper temperature limit of *L. digitata* is nearly identical across its distribution range, but subtle differences in growth and stress responses were revealed for three populations from the species' ecological range margins. Two populations at the species' warm distribution limit showed higher temperature tolerance compared to other populations in growth at 19°C and recovery from 21°C (Quiberon, France), and photosynthetic quantum yield and xanthophyll pigment responses at 23°C (Helgoland, Germany). In *L. digitata* from the northernmost population (Spitsbergen, Norway), quantum yield indicated the highest heat sensitivity. Microsatellite genotyping revealed all sampled populations to be genetically distinct, with a strong hierarchical structure between southern and northern clades. Genetic diversity was lowest in the isolated population of the North Sea island of Helgoland and highest in Roscoff in the English Channel. All together, these results support the hypothesis of moderate local differentiation across *L. digitata*'s European distribution, whereas effects are likely too weak to ameliorate the species' capacity to withstand ocean warming and marine heatwaves at the southern range edge.

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

© 2020 The Authors. *Ecology and Evolution* published by John Wiley & Sons Ltd

KEYWORDS

growth rate, local adaptation, marine forest, marine heatwave, microsatellite, physiology

1 | INTRODUCTION

Temperature is one of the main drivers determining latitudinal species distributions on the global scale (Jeffree & Jeffree, 1994; Lüning, 1990; Stuart-Smith, Edgar, & Bates, 2017). For sedentary organisms, the thermal limits of the realized niche are broadly described by mean summer and winter isotherms (van den Hoek, 1982; Jeffree & Jeffree, 1994; Stuart-Smith et al., 2017), between which a species can complete its life cycle, while single extreme temperature events can further alter local species abundances especially at the range edges (Ruthrof et al., 2018; Smale, Wernberg, & Vanderklift, 2017; Straub et al., 2019). As a result of climate change, isotherms in the northern hemisphere have been shifting predominantly poleward since 1960 (Burrows et al., 2011), with consequent phenological and distributional changes in many taxa (Chen, Hill, Ohlemüller, Roy, & Thomas, 2011; Poloczanska et al., 2013).

Predictions of species distributions during climate change are often based on niche models, which assume that all individuals within a species respond uniformly (King, McKeown, Smale, & Moore, 2018; Müller, Laepple, Bartsch, & Wiencke, 2009; Reed, Schindler, & Waples, 2011). Consequently, trait variability needs to be integrated into estimates of future range shifts (Bennett, Duarte, Marbà, & Wernberg, 2019; Cacciapaglia & van Woesik, 2018; Chardon, Pironon, Peterson, & Doak, 2020), especially as recent evidence suggests a central role of plasticity and local adaptation in species' responses to climate change (Atkins & Travis, 2010; Liesner, Shama, Diehl, Valentin, & Bartsch, 2020; Valladares et al., 2014).

Along cold-temperate to polar rocky shores, kelps (large brown algae in the order Laminariales) provide important ecosystem services as foundation species of marine forests (Steneck et al., 2002; Teagle, Hawkins, Moore, & Smale, 2017; Wernberg & Filbee-Dexter, 2019). Their coastal habitats are highly affected not only by gradual global warming, but also further by the accompanying changing onset of the warm season (Lima & Wetthey, 2012) as well as the frequency and magnitude of extreme temperature events such as marine heatwaves (MHW; Hobday et al., 2016; Oliver et al., 2018). Poleward range shifts have already been documented for various kelp and fucoid seaweeds, which were attributed to global warming (Lima, Ribeiro, Queiroz, Hawkins, & Santos, 2007; Nicastro et al., 2013; Smale, Wernberg, Yunnice, & Vance, 2015).

Further range shifts are predicted for many species, including the North Atlantic kelp *Laminaria digitata* (Hudson) J.V. Lamouroux (Assis, Araújo, & Serrão, 2018; Raybaud et al., 2013). At high latitudes, *L. digitata* occurs on Spitsbergen and Greenland, while its southern distribution limit along the European coastline is in Brittany, France (Lüning, 1990). It thereby occurs between the 0°C winter and 18°C summer sea-surface isotherm (Müller et al., 2009) indicating its wide temperature performance range as an Arctic to cold-temperate species (sensu Lüning, 1990). Comparative laboratory studies

described an upper survival temperature of western and eastern Atlantic juvenile *L. digitata* sporophytes of 23°C over seven days (Bolton & Lüning, 1982) and of 21°C over 14 days (tom Dieck, 1992), indicating high stability of thermal characteristics across regions. However, these investigations only compared single unialgal strains, which may not represent the entire species. Investigations on wild *L. digitata* sporophytes from Nova Scotia show mortality within one week at 21°C and tissue damage at 18°C (Simonson, Scheibling, & Metaxas, 2015). In South West England *L. digitata*, stress signals and reduced growth were evident after 16 days at 18°C (Hargrave, Foggo, Pessarrodona, & Smale, 2017).

L. digitata is a relatively young species, which probably originated from a Pacific ancestor crossing the Arctic toward the Atlantic ca. 5.3 million years ago (Lüning & tom Dieck, 1990; Rothman, Mattio, Anderson, & Bolton, 2017; Starko et al., 2019). Therefore, *L. digitata* was likely present in the Atlantic over multiple glacial cycles during the Quaternary (Assis et al., 2018), including the most recent Last Glacial Maximum 20,000 years ago (LGM; Clark et al., 2009). Recently, it has been proposed that *L. digitata* persisted during the LGM in only two disjoint refugia in the Northeast Atlantic, one located in the Armorican/Celtic Sea and one further north in the region of Ireland and Scotland (Neiva et al., 2020). Such a northern refugium for *L. digitata* was also suggested by King et al. (2020). Therefore, not only might the current climate since the LGM have affected thermal plasticity of *L. digitata* populations, but also the repeated retreat into glacial refugia and subsequent recolonization of the Northern Atlantic might have modulated genetic diversity and structure over several glacial cycles (Hewitt, 2004; Maggs et al., 2008). This possibly facilitated phenotypic divergence along what is presently a widespread latitudinal distribution gradient.

Local adaptation can occur along environmental gradients or in populations under unique selection pressures and affects response traits to increase the fitness of individuals in their specific environment (Kawecki & Ebert, 2004). For populations at their ecological range margins (i.e., marginal populations sensu Soulé, 1973), the unfavorable local environment can result in smaller population size and low genetic diversity (Eckert, Samis, & Loughheed, 2008; Hampe & Petit, 2005; Kawecki, 2000). Therefore, genetic drift may impair natural selection leading to maladaptation in marginal populations (Eckert et al., 2008; Pearson, Lago-Leston, & Mota, 2009). Conversely, a highly selective environment at a species' range margin might eventually facilitate local adaptation in these unique populations (reviewed by Hardie & Hutchings, 2010) and even increase their performance following climate change (Halbritter, Billeter, Edwards, & Alexander, 2015).

Meanwhile, there is much evidence for intraspecific variation among populations of seaweeds and seagrass (reviewed by King, McKeown, et al., 2018). Local adaptation might be common in kelps and seaweed populations generally, due to their low dispersal

capacity and strong spatial structuring (King, McKeown, et al., 2018; Miller et al., 2019). Studies on local adaptation in *L. digitata* suggest that differentiation between populations could have occurred due to their geographic position (range central and marginal as well as southern and northern). King et al. (2019) investigated the expression of genes coding for heat shock proteins (HSP) in response to an hour-long heat shock in *L. digitata* from Scotland (range center) and Southern England (trailing edge). Maximum HSP response was present at 4–8°C higher temperatures in the southern populations in this short-term study, despite comparably low genetic diversity (King et al., 2020). The reduced genetic diversity and altered reproductive strategy in a southern marginal population in Brittany, France, also suggests that local differentiation has taken place (Oppliger et al., 2014; Valero et al., 2011). Overall, research on integrative responses such as growth is lacking when assessing the intraspecific thermal variation of *L. digitata*. Additionally, few studies on thermal responses of kelps incorporate physiology and population genetics over large geographic scales, although they may help to better predict climate change effects (Nepper-Davidsen, Andersen, & Pedersen, 2019).

The main objective of this study was thus to assess differentiation in heat stress responses among populations of *Laminaria digitata* present along the entire Northeast Atlantic distribution zone through a mechanistic, common-garden experiment. We hypothesized that an increasing thermal selection pressure toward the southern distribution limit increased heat resilience of sporophytes from southern *L. digitata* populations. Because of high similarities of thermal characteristics across regions reported in previous comparative studies (Bolton & Lüning, 1982; tom Dieck, 1992), we expected local differentiation in response to heat to be of small extent and

to occur mainly toward the upper temperature limit (see also King et al., 2019). We further expected phenotypic differentiation to occur more prominently in populations experiencing low amounts of gene flow, while we expected low genetic diversity to be associated with reduced heat resilience as a result of genetic drift and possible maladaptation, which we investigated by the use of neutral microsatellite markers.

2 | MATERIAL AND METHODS

2.1 | Sample collection and preparation

We collected 30–35 fertile *L. digitata* sporophytes (Figure 1a) from the low intertidal zone, ensuring a distance of >1 m between samples (for the samples collected by diving in Spitsbergen, this was not guaranteed), in each of the following locations during summer (Figure 1b): Stuphallet, Kongsfjorden, Spitsbergen, Norway (SPT; 78.975 N, 11.633 E; 16 July 2019; approximate SST at time of sampling: 6.5°C); north of Tromsø, Norway (TRO; 69.790 N, 19.054 E; 14 August 2018; 8.5°C); Bodø, Norway (BOD; 67.284 N, 14.383 E; 12 June 2018; 9°C); Helgoland, Germany (HLG; 54.178 N, 7.893 E; 13 August 2018; 18°C); Roscoff, France (ROS; 48.727 N, 4.005 W; 11 September 2018; 16.5°C); and Quiberon, France (QUI; 47.470 N, 3.091 W; 10 September 2018; 16°C). Sampling in Norway and France and handling of data was conducted in accordance with the French legislation on the Access to Genetic Resources and Benefit-Sharing. Maps (Figure 1b) were generated using a European Environment Agency coastline shapefile (European Environment Agency, 2019) and QGIS 3.8.2-Zanzibar software (QGIS Development Team, 2019).

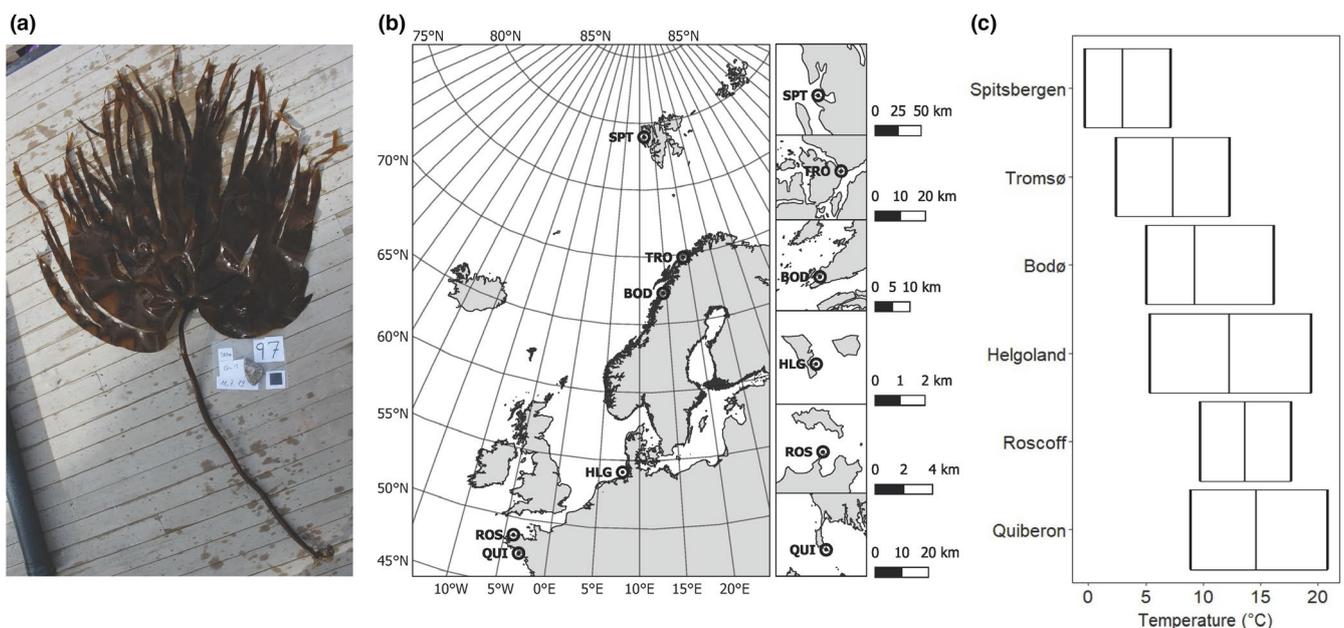


FIGURE 1 (a) Seven-year-old *Laminaria digitata* sporophyte from Spitsbergen, July 2019. The black reference square measures 5 × 5 cm. (b) Sampling locations of the *L. digitata* populations used in this study and (c) temperature amplitudes in 2018 marking minimum, mean, and maximum temperatures based on satellite-obtained mean daily sea-surface temperature datasets (E.U. Copernicus Marine Service, 2019). Abbreviations: BOD, Bodø; HLG, Helgoland; QUI, Quiberon; ROS, Roscoff; SPT, Spitsbergen; TRO, Tromsø

To represent the current temperature ranges experienced by the sampled sporophytes, satellite-obtained daily mean sea-surface temperature data (Figure 1c) with a resolution of $0.05^\circ \times 0.05^\circ$ were generated representatively for 2018 using E.U. Copernicus Marine Service Information (E.U. Copernicus Marine Service, 2019).

Entire sporophytes were stored in ambient seawater for up to two days before processing. At the sampling locations, clean material from the meristematic region was preserved in silica gel for microsatellite genotyping. For the heat stress experiment, six disks (\varnothing 20 mm) were cut from the meristematic region of each sporophyte (i.e., 180 disks per population) in a distance of 5–10 cm from the stipe-blade transition zone. Disks were stored moist in cool boxes ($<15^\circ\text{C}$) and transported to the laboratory within 30 hr. All experiments were performed at the Alfred Wegener Institute in Bremerhaven, Germany.

2.2 | Heat stress experiment

2.2.1 | Experimental design

We designed the experiment (Figure 2) as a mechanistic short-term exposure to heat stress around the upper survival temperature of *L. digitata* sporophytes (21°C for a two week exposure; tom Dieck, 1992). A temperature of 19°C was considered to be a sublethal treatment for all populations, 21°C a threshold treatment (lethal over a longer exposure time; tom Dieck, 1992; Wilson, Kay, Schmidt, & Lotze, 2015), and 23°C a critical stress treatment (Bolton & Lüning, 1982), which also surpassed mean daily maximum temperatures of all sampled populations in 2018 (Figure 1c). We exposed all samples to the same temperatures, irrespective of the ecological significance for local populations, to investigate the thermal plasticity and potential of *L. digitata* across its entire distribution range. The heat stress experiment was conducted in independent runs in common-garden conditions with material from Spitsbergen, Tromsø, Helgoland, Roscoff, and Quiberon. Due to logistic constraints, Bodø had to be excluded, and Spitsbergen material was only tested for growth and fluorescence characteristics and not for biochemistry and pigments.

For each population, five replicate pools each contained all meristem disks of six distinct sporophytes to prevent pseudoreplication. Meristem disks were transferred into sterile 5 L glass bottles filled with modified half-strength Provasoli-enriched natural seawater (PES; Provasoli, 1968; modifications: HEPES buffer instead of TRIS, double concentration of $\text{Na}_2\text{glycerophosphate}$; iodine enrichment following Tatewaki, 1966), which was exchanged every 3–4 days. Irradiance ranged between 30 and $35 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at the bottom of the beakers in a 16:8-hr light:dark (L:D) cycle (ProfiLux 3 with LED Mitras daylight 150, GHL Advanced Technology, Kaiserslautern, Germany). Beakers were aerated gently to ensure motion of disks and even light and nutrient availability.

To allow recovery from sampling stress, disks were cultivated at 10°C for two (Tromsø) or nine days (Spitsbergen due to logistic issues), or at 15°C for four (Roscoff, Quiberon) or three days (Helgoland) before the acclimation phase of the experiment. From each replicate pool, eight disks were then randomly assigned to one replicate 2 L glass beaker in each of the four temperature treatment groups (15, 19, 21, 23°C , $n = 5$). Six disks per replicate were marked by punching a small hole on the outer rim with a Pasteur pipette to be frozen for biochemical and pigment analysis during the experiment. The two unmarked disks were used for growth and fluorometric measurements over the course of the experiment.

At the beginning of the experiment, disks were acclimated at 15°C for five days to obtain a similar metabolic state (day -5 to day 0; Figure 2). Although the northern populations Spitsbergen and Tromsø do not usually experience temperatures this high (Figure 1c), 15°C is a temperature within the growth optimum of *L. digitata* (Bolton & Lüning, 1982; tom Dieck, 1992), which is considered to be stable (Wiencke, Bartsch, Bischoff, Peters, & Breeman, 1994), even for the Spitsbergen population (Franke, 2019). Starting the heat stress treatment on day 0, temperature was increased by increments of 2°C day^{-1} until the desired temperature was reached. The maximum temperature 23°C was applied for five days, while 21°C and 19°C were applied for six and seven days, respectively, according to the acclimation scheme (Figure 2). On day 8, temperature was set to 15°C for all treatment groups to initiate a recovery period of seven days. Measurements took place at the beginning of the experiment (day -5 ; Figure 2),

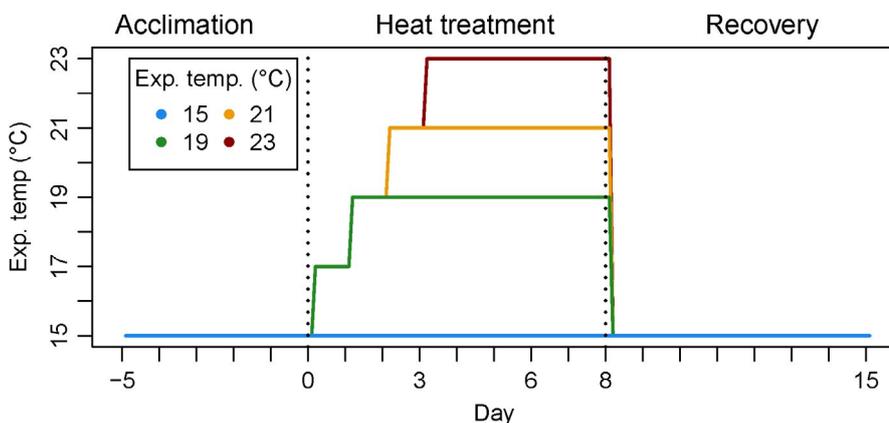


FIGURE 2 Timeline of the heat stress experiment of *Laminaria digitata*. Dotted lines separate experimental phases of acclimation at 15°C (days -5 – 0), heat treatment (days 0 – 8), and recovery at 15°C (days 8 – 15). Growth and F_v/F_m were measured on days -5 , 0 , 3 , 6 , 8 , and 15 . On days 0 and 8 , rapid light curves were performed and samples were frozen for biochemical and pigment analyses

the beginning of the heat treatment (day 0), before applying the maximum temperature 23°C (day 3), in the middle of the heat treatment (day 6), at the end of the heat treatment (day 8), and after the recovery period (day 15).

2.2.2 | Relative growth rates

Two disks per replicate were repeatedly measured for growth over the course of the experiment ($n = 5$). Disks were blotted dry and weighed for growth analyses. Relative growth rates (RGR) were calculated as

$$\text{RGR} \left(\text{g g}^{-1} \text{day}^{-1} \right) = \frac{\ln x_2 - \ln x_1}{t_2 - t_1}$$

where x_1 = weight (g) at time 1, x_2 = weight at time 2, t_1 = time 1 in days, and t_2 = time 2 in days.

2.2.3 | PAM Fluorometry

Fluorescence parameters were assessed to estimate photoacclimation reactions in response to temperature (Davison, Greene, & Podolak, 1991; Machalek, Davison, & Falkowski, 1996) and were all conducted using a PAM-2100 chlorophyll fluorometer (Walz, Effeltrich, Germany). Maximum quantum yield of photosystem II (F_v/F_m) was repeatedly measured in two disks per replicate over the course of the experiment following 5 min dark acclimation ($n = 5$). Before and after the heat treatment (day 0 and day 8), rapid light curves (RLC) were conducted after F_v/F_m measurements on one disk ($n = 3$). RLC irradiance steps ranged from 0 to 511 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Based on the photon flux density (PFD) and the effective quantum yield, relative electron transport rates (rETR) in photosystem II were calculated following Hanelt (2018) as

$$\text{rETR} = \text{PFD} \times \text{Yield}$$

rETR was plotted against PFD, and the resulting curves were fitted following the model of Jassby and Platt (1976) to calculate the maximum relative electron transport rate rETR_{max} , the saturation irradiance I_k , and the photosynthetic efficiency α of each curve.

Nonphotochemical quenching was calculated following Serôdio and Lavaud (2011) as

$$\text{NPQ} = \frac{F_m - F_m'}{F_m'}$$

where F_m = maximum fluorescence of a dark-adapted sample, and F_m' = maximum fluorescence of a light-adapted sample.

NPQ versus irradiance curves were fitted following the model of Serôdio and Lavaud (2011) to calculate maximum nonphotochemical quenching NPQ_{max} , the saturation irradiance E_{50} , and the sigmoidicity coefficient n .

2.2.4 | Biochemistry

Biochemical and pigment analyses were conducted with material from Tromsø, Helgoland, Roscoff, and Quiberon. We assessed the early photosynthetic product mannitol, which is accumulated during summer (Schiener, Black, Stanley, & Green, 2015), and elemental carbon and nitrogen to estimate carbon assimilation and nutrient storage in response to temperature. In wild sporophytes, assimilated mannitol is metabolized into the long-term storage polysaccharide laminarin and translocated into the distal thallus (Gómez & Huovinen, 2012; Yamaguchi, Ikawa, & Nisizawa, 1966). As the meristematic region only contains minimal amounts of laminarin in wild sporophytes (Black, 1954), and as maximum laminarin contents occur with a seasonal delay of 1–2 months in late autumn (Haug & Jensen, 1954; Schiener et al., 2015), we did not assess laminarin storage in our short-term experiment on isolated meristematic disks.

Before the start and at the end of the heat treatment (day 0 and day 8), three disks per replicate beaker ($n = 5$) were frozen in liquid nitrogen for biochemical and pigment analysis and stored at -80°C . For mannitol, carbon, and nitrogen analyses, samples were lyophilized and ground to a fine powder. For the analysis of carbon and nitrogen contents, 2–3 mg ground tissue per sample was packed into tin cartridges, compressed, and combusted at $1,000^\circ\text{C}$ in an elemental analyzer (EURO EA, HEKAtech GmbH) with acetanilide as standard. Mannitol was extracted in 70% ethanol from three technical replicates of each experimental sample (Karsten, Thomas, Weykam, Daniel, & Kirst, 1991). Analysis was performed in an HPLC Agilent Technologies system (1200 Series) with an Aminex Fast Carbohydrate Analysis Column HPAP (100 \times 7.8 mm, 9 μm , Bio-Rad, Munich, Germany) protected by a guard cartridge (Phenomenex, Carbo-Pb-2 + 4 \times 3.00 mm I.D., Aschaffenburg, Germany).

2.2.5 | Pigments

We assessed chlorophyll and xanthophyll pigments in response to heat stress as a further indicator of photoprotection (Bischof & Rautenberger, 2012; Uhrmacher, Hanelt, & Nultsch, 1995). Pigment samples were lyophilized separately from biochemical samples ($n = 5$). They were ground under dim light conditions, weighed to 50–80 mg, and extracted in 90% aqueous acetone in darkness for 24 hr at 7°C . HPLC analysis followed the protocol and equipment described by Scheschonk et al. (2019), using a LaChromElite system (L-2200 autosampler with Cooling Unit; DAD detector L-2450; VWR-Hitachi International) with a Spherisorb ODS-2 column (25 cm \times 4.6 mm, 5 μm particle size, Waters, Milford, USA) protected by a guard cartridge (LiChrospher 100-RP-18; Merck). The elution gradient was applied according to Wright et al. (1991). We used standards of chlorophyll *a* and *c*, fucoxanthin, β -carotene, violaxanthin, antheraxanthin, and zeaxanthin (DHI lab products, Hørsholm, Denmark). To assess parameters of photoprotection as a stress response, we calculated the mass ratio of xanthophyll pigments violaxanthin (V),

antheraxanthin (A), and zeaxanthin (Z) per chlorophyll *a* (Chl *a*) following Bollen, Pilditch, Battershill, and Bischof (2016) as.

$$\text{VAZ:Chl } a \text{ ratio (mg mg}^{-1}\text{Chl } a) = \frac{V+A+Z}{\text{Chl } a}$$

and de-epoxidation ratio of xanthophyll cycle pigments following Colombo-Pallotta, García-Mendoza, and Ladah (2006) as.

$$\text{De-epoxidation ratio} = \frac{Z+0.5A}{V+A+Z}$$

2.2.6 | Statistical analyses of physiological parameters

As we measured two disks per replicate, we calculated growth rates and F_v/F_m from mean values per replicate. One disk was removed from the Spitsbergen 23°C treatment due to bleaching during the heating ramp. Despite identification efforts in the field, almost none of the microsatellite markers amplified in two samples from Spitsbergen (see also 2.3.2). This led to the assumption that the two samples were of *Hedophyllum nigripes* (J. Agardh) Starko, S.C.Lindstrom & Martone, which is morphologically very similar to *L. digitata* (Dankworth, Heinrich, Fredriksen, & Bartsch, 2020; Longtin & Saunders, 2015). One replicate pool probably containing meristem disks from both species was therefore removed from the experiment. Due to the mannitol extraction performed in triplicates, means of the three subsamples of each mannitol replicate were analyzed. In carbon and nitrogen analyses, four data points were deleted due to a measuring error on day 0. In the xanthophyll pool and de-epoxidation analyses, one outlier was deleted due to implausibly high zeaxanthin contents about four times higher than the next highest value.

All analyses of the heat stress experiment were performed in the R statistical environment version 3.6.0 (R Core Team, 2019). We fitted generalized least squares models for all parameters and tested for significance using analyses of variance (ANOVA). All models were fitted using the “glS” function from the R package “nlme” (Pinheiro, Bates, DebRoy, & Sarkar, 2019) with weights arguments to counteract heterogeneity of variance of normalized model residuals (Zuur, Ieno, Walker, Saveliev, & Smith, 2009). Normalized model residuals were assessed with Shapiro–Wilk normality tests and Levene's tests for homogeneity of variance. For repeated measures analyses of variance (RM ANOVA) of growth rates and F_v/F_m , temperature, population, and time were modeled as interactive fixed effects and a compound symmetry correlation structure was incorporated using a time covariate and replicate as grouping factor (Pekár & Brabec, 2016; Zuur et al., 2009). Analyses of variance were then performed on the models with the “anova” function to assess the effects of the fixed effects temperature, population and exposure time, and their interactions. For all biochemical, pigment, and fluorometric analyses, initial contents at day 0 were incorporated in the models as covariates to account for baseline differences, and temperature and population were modeled as fixed effects. Analyses of variance were performed to assess the effects of the initial value covariate and the fixed effects temperature and population, and their interaction. Pairwise comparisons were performed using the R

package “emmeans” (Lenth, 2019) and using the “Satterthwaite” mode for calculation of degrees of freedom and Tukey adjustment of *p*-values for multiple comparisons between independent groups. For pairwise comparisons in the repeated measures analyses (growth and F_v/F_m), the “df.error” mode for calculation of degrees of freedom was applied. Because of the repeated measures design and because the “df.error” mode overestimates the degrees of freedom (Lenth, 2019), *p*-values were adjusted by means of the conservative Bonferroni correction for multiple testing to reduce the probability of type I errors. Correlation analyses (Kendall's rank correlation) were conducted between all parameters measured after the heat treatment (relative growth rates calculated between day 0 and day 8) using the “cor.test” function from the default R package “stats” (R Core Team, 2019).

2.3 | Microsatellite genotyping

2.3.1 | DNA extraction

DNA was extracted from 8–12 mg of dried tissue using the NucleoSpin 96 Plant II kit (Macherey-Nagel GmbH & Co. KG) following the manufacturer's instructions. The lysis, microsatellite amplification and scoring was performed for 12 polymorphic loci following Robuchon, Le Gall, Mauger, and Valero (2014). Multiplex PCRs were modified using 5X GoTaq Flexi colorless reaction buffer (Promega Corp., Madison, USA) instead of 1X and performed using a T100™ Thermal Cycler (Bio-Rad Laboratories Inc.).

2.3.2 | Microsatellite amplification, scoring, and correction

Among the markers used, six were previously developed for *Laminaria digitata* (Ld148, Ld158, Ld167, Ld371, Ld531, and Ld704; Billot et al., 1998) and six for *Laminaria ochroleuca* (Lo4-24, Lo454-17, Lo454-23, Lo454-24, Lo454-27, and Lo454-28; Coelho, Serrão, & Alberto, 2014). Alleles were sized using the SM594 size standard (Mauger, Couceiro, & Valero, 2012) and scored manually using GeneMapper 4.0 (Applied Biosystems). Individuals, for which more than one locus did not amplify, were removed from the dataset. Amplification was faulty for the population of Helgoland sampled in 2018, which could be linked to poor preservation or insufficient dehydration. Therefore, the dataset of the same population sampled at the same site in 2016 was used in the genetic analysis instead. In total, 190 individuals were initially genotyped for twelve microsatellite markers and 179 were retained.

2.3.3 | Genetic diversity

Prior to genetic analysis, the presence of null alleles was tested using the ENA method in FreeNa (Chapuis & Estoup, 2007). Single and multilocus estimates of genetic diversity were calculated for

each population as the mean number of alleles per locus (N_a), unbiased expected heterozygosity (H_e , sensu Nei, 1978), observed heterozygosity (H_o), and number of private alleles (P_a) using GenAIEx 6.5 (Peakall & Smouse, 2006). In addition, allelic richness (AR) was computed using FSTAT 2.9.3 (Goudet, 2001) for each locus using the rarefaction method. Linkage disequilibrium between pairs of loci and single estimates of deviation from random mating (F_{IS}) was calculated according to Weir and Cockerham (1984), and statistical significance was computed using FSTAT based on 7920 permutations for linkage disequilibrium and 10^4 for F_{IS} . To test the null hypothesis that populations did not differ in genetic diversity, a one-way ANOVA was performed for AR, P_a , and H_e in R (R Core Team, 2019). Pairwise differences between means were tested by Fisher Individual Tests for Differences of Means (Minitab® Statistical Software, version 19.2). The homoscedasticity of the dataset and the normality of residuals was visually checked prior to the analyses.

2.3.4 | Population structure

Population structure was investigated first by the analysis of the pairwise estimates of F_{ST} (Weir & Cockerham, 1984), and their significance were computed using FSTAT (Goudet, 2001). Second, a Bayesian clustering method as implemented in Structure 2.3.4 (Pritchard, Stephens, & Donnelly, 2000) was used to determine the existence of differentiated genetic groups within *L. digitata* populations categorizing them into K subpopulations. A range of clusters (K) from one to six was tested with 100 iterations, a burn-in period of 100,000, and a Markov chain Monte Carlo of 500,000 (Gilbert et al., 2012). The most likely value of K was determined using Evanno ΔK (Evanno, Regnaut, & Goudet, 2005) obtained using Structure Harvester (Earl & vonHoldt, 2012). Replicates of Structure runs were combined using CLUMPP software (Jakobsson & Rosenberg, 2007). Bar plots were created with Distruct (Rosenberg, 2004).

3 | RESULTS

3.1 | Heat stress experiment

The significant main effects of independent factors are only reported in the absence of significant interactive effects. Therefore, in the presence of significant interactive effects, the simultaneous effects of two or more independent variables on a given dependent variable are given more emphasis than significant main effects.

3.1.1 | Growth

The significant population \times temperature \times time interaction for relative growth rates (Figure 3; Table 1) indicates that growth in the temperature treatments differed significantly between populations over

exposure time. However, there were differences in general growth activity between populations already during acclimation at 15°C (Figure 3a), which persisted during the heat and recovery phases (Figure 3b,c), indicating a different physiological status among populations. This is represented by the significant main effect of population on growth rates (Figure 3; Table 1). Mean growth over all temperatures and time points was significantly lower in material from the northern populations Spitsbergen and Tromsø (by 34%–70%) than in material from the southern populations Helgoland, Roscoff, and Quiberon ((ROS = QUI) > HLG > SPT > TRO, Bonferroni-corrected pairwise comparisons, $p < .001$).

During the heat stress treatment (Figure 3b), interactive effects of temperatures and populations became evident. While temperature effect sizes were small in the northern populations, possibly because of the generally low growth activity, growth rates of Helgoland, Roscoff, and Quiberon material at 21°C and 23°C were 50%–60% lower than at 15°C. In both Helgoland and Roscoff samples, 19°C–23°C significantly reduced growth compared to the 15°C control (Bonferroni test, $p < .01$), whereas samples from Quiberon grew significantly slower only at 21°C and 23°C compared to 15°C (Bonferroni tests, $p < .001$). Quiberon was the only population where growth did not decrease significantly at 19°C neither over time nor compared to the 15°C control.

Over the recovery period at 15°C (Figure 3c), specimens from all populations showed significantly decreased growth after exposure to 23°C compared to lower temperature treatments (Bonferroni tests, $p < .05$). Spitsbergen and Tromsø essentially ceased growth (RGR < 0.001 and 0.002 g g⁻¹ day⁻¹, respectively), while Helgoland, Roscoff, and Quiberon maintained slow growth (0.006, 0.004, and 0.01 g g⁻¹ day⁻¹, respectively). However, during recovery after exposure to 23°C, there were no significant differences between growth rates of the different populations (Bonferroni tests, $p > .05$). Quiberon material recovered best, in that there were no significant differences between the 15 and 21°C treatments while disks in these treatments simultaneously grew significantly faster than those from the former 23°C treatment (Bonferroni tests, $p < .01$).

In the more detailed time course of growth rates (Figure A1), it became evident that all populations showed a trend of recovery from 21°C as growth rates increased between day 8 and day 15 (Figure A1), which was significant only for Quiberon (RM ANOVA; Table A1; Bonferroni test, $p < .001$) and Spitsbergen (RM ANOVA; Table A1; Bonferroni test, $p < .01$). Additionally, only Helgoland and Quiberon material slightly, but not significantly, recovered growth rates from the 23°C treatment (RM ANOVAs; Table A1; Bonferroni tests, $p > .05$). At the end of the experiment, one Spitsbergen disk had bleached in the 23°C treatment, while all other disks survived.

3.1.2 | Photoacclimative responses

Maximum quantum yield of photosystem II (F_v/F_m) in the temperature treatments differed between populations over time, which is represented by the significant population \times temperature \times time

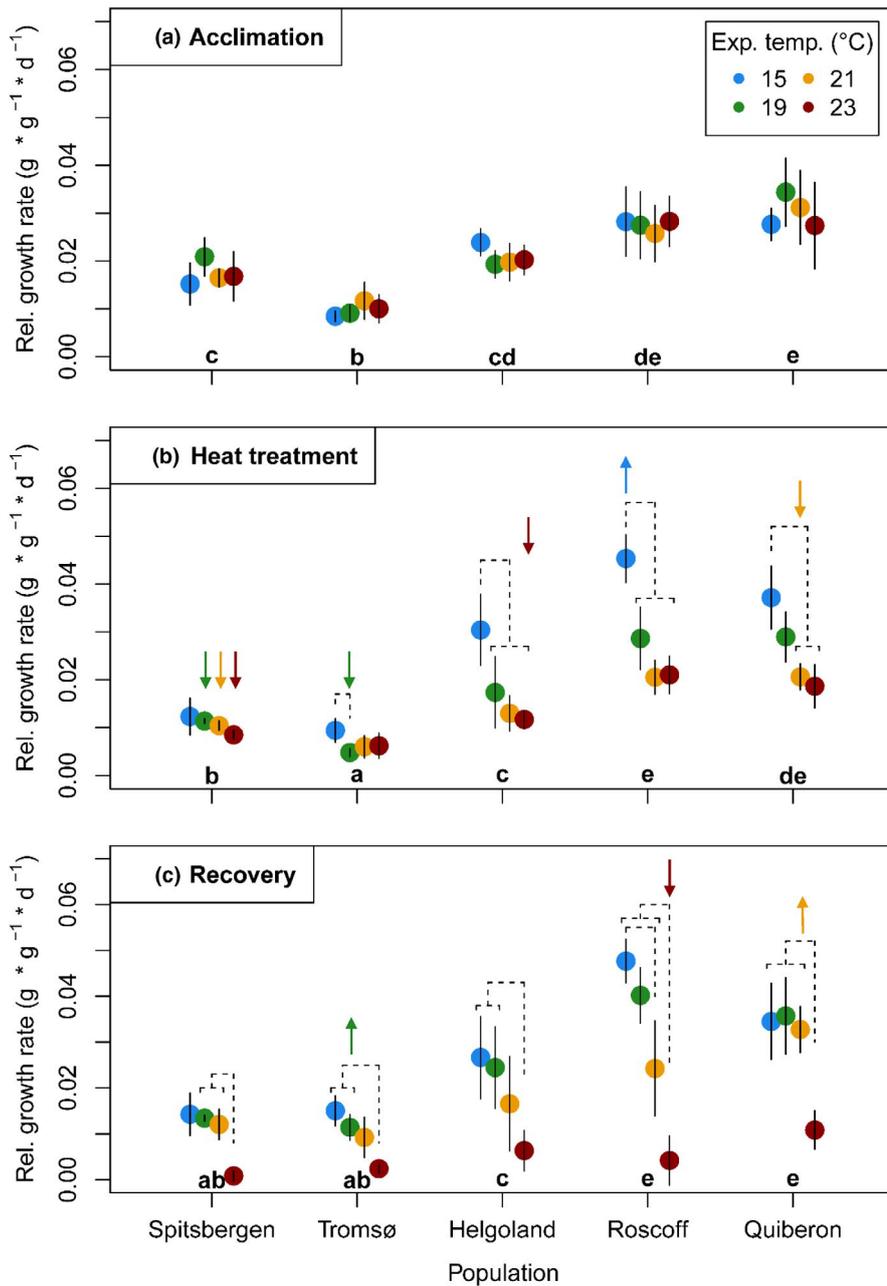


FIGURE 3 Relative growth rates of *Laminaria digitata* disks over the experimental phases of (a) acclimation at 15°C, (b) heat treatment, and (c) recovery at 15°C. Mean values \pm SD ($n = 5$, for Spitsbergen $n = 4$). Lowercase letters indicate significant differences between all mean population responses over time (Bonferroni tests, $p < .05$). Dashed lines indicate significant differences between temperature treatments within populations (Bonferroni tests, $p < .05$). Arrows indicate significant differences between temperature treatments over time (Bonferroni tests, $p < .05$). Significance levels are given in the text

interaction (Figure 4, Table 1). After acclimation, all samples showed no signs of stress with F_v/F_m ranging between 0.7 and 0.8 (Figure 4a).

At the end of the heat treatment (Figure 4b), temperature effects on quantum yield contrasted between the two populations of Spitsbergen and Helgoland. Spitsbergen material was most susceptible to the heat treatments: At 21°C and 23°C, quantum yield was significantly lower (by 12% and 25%, respectively) than at 15°C and 19°C (Bonferroni tests, $p < .001$). Tromsø, Roscoff, and Quiberon samples responded with a significant decrease in quantum yield by 11%–13% only at 23°C (Bonferroni tests, $p < .05$). In contrast, Helgoland samples were most stress resistant and showed a general stability of quantum yield in all conditions over time. Only at 23°C, at the end of the heat treatment, there was a slight decrease in quantum yield (significantly different only to the 19°C treatment; Bonferroni

test, $p < .001$), but F_v/F_m was still significantly higher (9%–28%) than in all other populations at 23°C (Bonferroni tests, $p < .01$).

At higher temporal resolution (Figure A2), a general difference between southern and northern populations became more pronounced. While the significant decrease in quantum yield at 23°C took place between day 6 and day 8 for Helgoland, Roscoff, and Quiberon (RM ANOVA; Table A1; Bonferroni tests, $p < .05$), this decrease already started between day 3 and 6 in Spitsbergen and Tromsø material (Bonferroni tests, $p < .001$). Only specimens from Spitsbergen, as the most susceptible population, significantly decreased quantum yield also at 21°C, between day 6 and day 8 (Bonferroni test, $p < .01$).

The stronger heat susceptibility of Spitsbergen material became evident also following the recovery period (Figure 4c). While all other populations recovered from 23°C, in that there were no

TABLE 1 Results of generalized least squares models to examine variability of relative growth rates (RGR) and maximum quantum yield (F_v/F_m) of *Laminaria digitata* disks in the heat stress experiment

Parameter	numDF	denDF	RGR		F_v/F_m	
			F-value	p-value	F-value	p-value
Population	4	228	283.25	<.0001	36.77	<.0001
Temperature	3	228	60.38	<.0001	29.06	<.0001
Time	2	228	54.56	<.0001	104.37	<.0001
Population × temperature	12	228	12.13	<.0001	5.56	<.0001
Population × time	8	228	7.70	<.0001	8.09	<.0001
Temperature × time	6	228	31.83	<.0001	32.91	<.0001
Population × temperature × time	24	228	3.20	<.0001	5.58	<.0001

Note: Fresh weight relative growth rates and maximum quantum yield F_v/F_m over acclimation, heat treatment, and recovery periods were tested against interactive effects of population, heat stress temperature treatment, and time. Tested values are means of 2 per replicate ($n = 5$, $n = 4$ for Spitsbergen). numDF, numerator degrees of freedom; denDF, denominator degrees of freedom. Statistically significant values are indicated in bold text.

significant differences to the 15°C control, Spitsbergen only recovered successfully from 21°C (Bonferroni tests, $p > .05$). However, F_v/F_m did not recover in Spitsbergen material following the 23°C treatment (compared to 15–19°C; Bonferroni tests, $p < .01$), indicating chronic photoinhibition and likely damage to photosystem II.

Contrary to quantum yield, the photoacclimation parameters obtained from rapid light curves at the end of the heat treatment, maximum relative electron transport rate $rETR_{max}$ (Figure A3a), saturation irradiance I_k (Figure A3b), and photosynthetic efficiency α (Figure A3c) did not show significant effects or interactions of temperature and population (Table A2). In contrast, nonphotochemical quenching (NPQ) parameters showed no significant interaction effects, but significant effects of population on maximum nonphotochemical quenching NPQ_{max} and saturation irradiance E_{50} , and of temperature on the sigmoidicity coefficient n (Figure A4; Table A3). Mean NPQ_{max} (Figure A4a) was 47%–56% lower in Helgoland material than in Tromsø, Roscoff, and Quiberon over all temperatures ((QUI = ROS = TRO = SPT) > (SPT = HLG); Tukey tests, $p < .05$), indicating intrinsically low nonphotochemical quenching in the Helgoland population. Mean E_{50} (Figure A4b) of Spitsbergen material was significantly lower than in Tromsø, Helgoland, and Quiberon by 29%–38% over all temperatures ((QUI = ROS = HLG = TRO) > (ROS = SPT); Tukey tests, $p < .05$), indicating an onset of NPQ already at low irradiances for Spitsbergen. The significant effect of temperature on n (Figure A4c) was visible as a mean downward trend of n by 29% between 15 and 23°C over all populations ((15°C = 19°C) > (19°C = 21°C) > (21°C = 23°C); Tukey tests, $p < .001$), indicating a greater response of NPQ under lower irradiances at high temperatures.

3.1.3 | Biochemistry

Tissue mannitol and carbon contents were not significantly affected by interactive effects of population and temperature (Figure 5; Table 2), indicating that all populations responded uniformly to the temperature treatments in carbon storage. The significant effect of population on mannitol contents (Table 2) was due to the

lowest contents in Roscoff and 80% higher contents in Tromsø material (TRO > (HLG = QUI) > ROS; Tukey tests, $p < .05$). The significant effect of temperature on mannitol (Table 2) shows that 21°C and 23°C induced significantly higher mannitol contents compared to the 15°C and 19°C treatments over all populations ((23°C = 21°C) > (19°C = 15°C); Tukey tests, $p < .05$). Carbon contents were not affected by temperature, but differed significantly only between populations (Figure 5b; Table 2). As with mannitol, Tromsø material maintained a higher carbon content, in that the means were significantly (7%–9%) higher in Tromsø and Helgoland material than in Roscoff and Quiberon material ((TRO = HLG) > (ROS = QUI); Tukey tests, $p < .001$).

Nitrogen contents were significantly affected by interactive effects of population and temperature (Figure 5c; Table 2). Only Roscoff and Quiberon samples showed a significant decrease in nitrogen contents at high temperatures (at 23°C for Roscoff, Tukey tests, $p < .05$; at 21°C and 23°C for Quiberon, Tukey tests, $p < .001$). Compared to the 15°C control, 23°C led to a reduction in nitrogen content by 20% in Roscoff and 15% in Quiberon samples. In a pattern reverse to that of nitrogen, molar C:N ratios were significantly affected by interactive effects of population and temperature (Figure 5d; Table 2). C:N ratios in the 21°C and 23°C treatments were therefore significantly higher than in the 15°C control for Roscoff and Quiberon samples (Tukey tests, $p < .05$).

The model covariate for initial values had a significant effect on all biochemical parameters taken at the end of the experiment (Table 2), in which higher initial values were correlated with higher values at the end of the heat treatment. Significant negative correlations of growth rates with mannitol (Kendall's tau = -0.5570 ; $p < .0001$; Table A4), carbon (Kendall's tau = -0.4218 ; $p < .0001$), and nitrogen contents (Kendall's tau = -0.2547 , $p = .0011$) indicated growth at the expense of storage.

3.1.4 | Pigments

Chlorophyll *a* content was not significantly affected by interactive effects of population and temperature, but differed

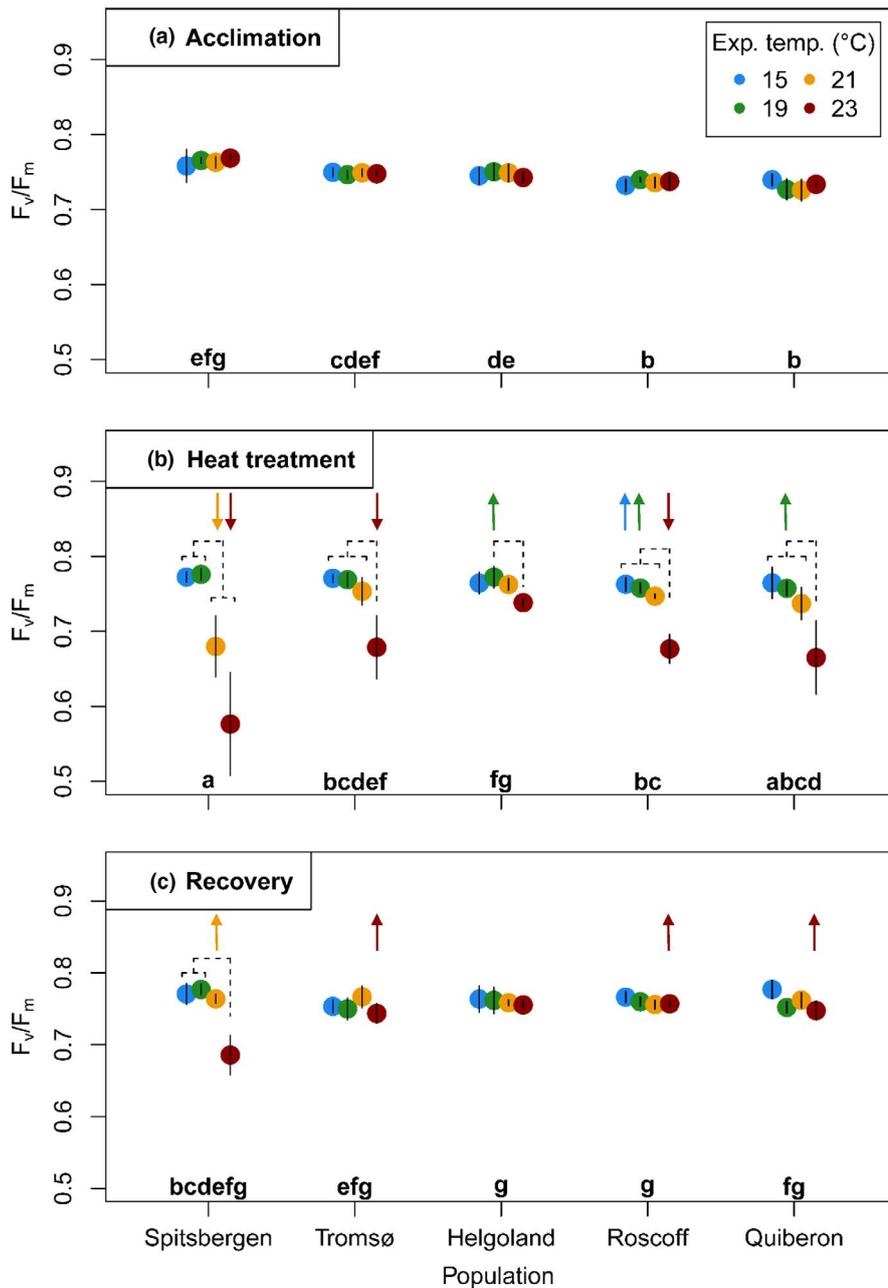


FIGURE 4 Maximum quantum yield (F_v/F_m) of *Laminaria digitata* disks after the experimental phases of (a) acclimation at 15°C, (b) heat treatment, and (c) recovery at 15°C. Mean values \pm SD ($n = 5$, for Spitsbergen $n = 4$). Lowercase letters indicate significant differences between all mean population responses over time (Bonferroni tests, $p < .05$). Dashed lines indicate significant differences between temperature treatments within populations (Bonferroni tests, $p < .05$). Arrows indicate significant differences between temperature treatments over time (Bonferroni tests, $p < .05$). Significance levels are given in the text

significantly between populations (Figure 6a; Table 3). Mean chlorophyll *a* contents were significantly (24%–36%) lower in Tromsø samples than in Roscoff and Quiberon material ((QUI = ROS = HLG) > (HLG = TRO); Tukey tests, $p < .05$), while chlorophyll *a* content in Helgoland material did not differ significantly from the other populations.

The mass ratio of xanthophyll pigments per chlorophyll *a* (VAZ : Chl *a* ratio) was affected significantly by initial values, and interactive effects of population and temperature (Figure 6b; Table 3). Temperature had a significant, overall increasing effect on VAZ : Chl *a* ratios (23°C > 21°C > (19°C = 15°C), Tukey tests, $p < .05$), indicating accumulation of xanthophyll pigments as a photoprotective stress response toward temperature. Tromsø material significantly increased VAZ : Chl *a* ratios in the 21°C and 23°C treatments

compared to the 15°C control (Tukey tests, $p < .05$) by 20% and 34%, respectively. A significant increase in VAZ : Chl *a* ratios became evident in the 23°C treatment compared to all other temperatures within the Roscoff (Tukey tests, $p < .05$) and Quiberon (Tukey tests, $p < .01$) populations. Compared to the 15°C control, 23°C led to an increase in VAZ : Chl *a* by more than 50% for both populations from Brittany, thereby presenting the strongest response in xanthophyll accumulation. In contrast, no significant differences between temperature treatments arose within the Helgoland population, further demonstrating a lack of heat stress response.

De-epoxidation ratios of xanthophyll cycle pigments were affected significantly by initial values, and interactive effects of population and temperature (Figure 6c, Table 3). The significant differences between populations in mean de-epoxidation ratios over

FIGURE 5 Biochemical characteristics of *Laminaria digitata* disks after acclimation at 15°C (day 0, empty circles) and after the heat treatment (day 8, colored points). (a) Mannitol contents, (b) carbon contents, (c) nitrogen contents, (d) molar C:N ratio. Mean values \pm SD ($n = 5$, $n = 4$ for Quiberon in carbon, nitrogen, and C:N ratio), except for (a) means of mean values due to extraction in triplicates. Significant differences between mean population responses are indicated by lowercase letters (Tukey tests, $p < .05$). Significant differences between temperature treatments within populations are indicated by dashed lines (Tukey tests, $p < .05$). Significance levels are given in the text

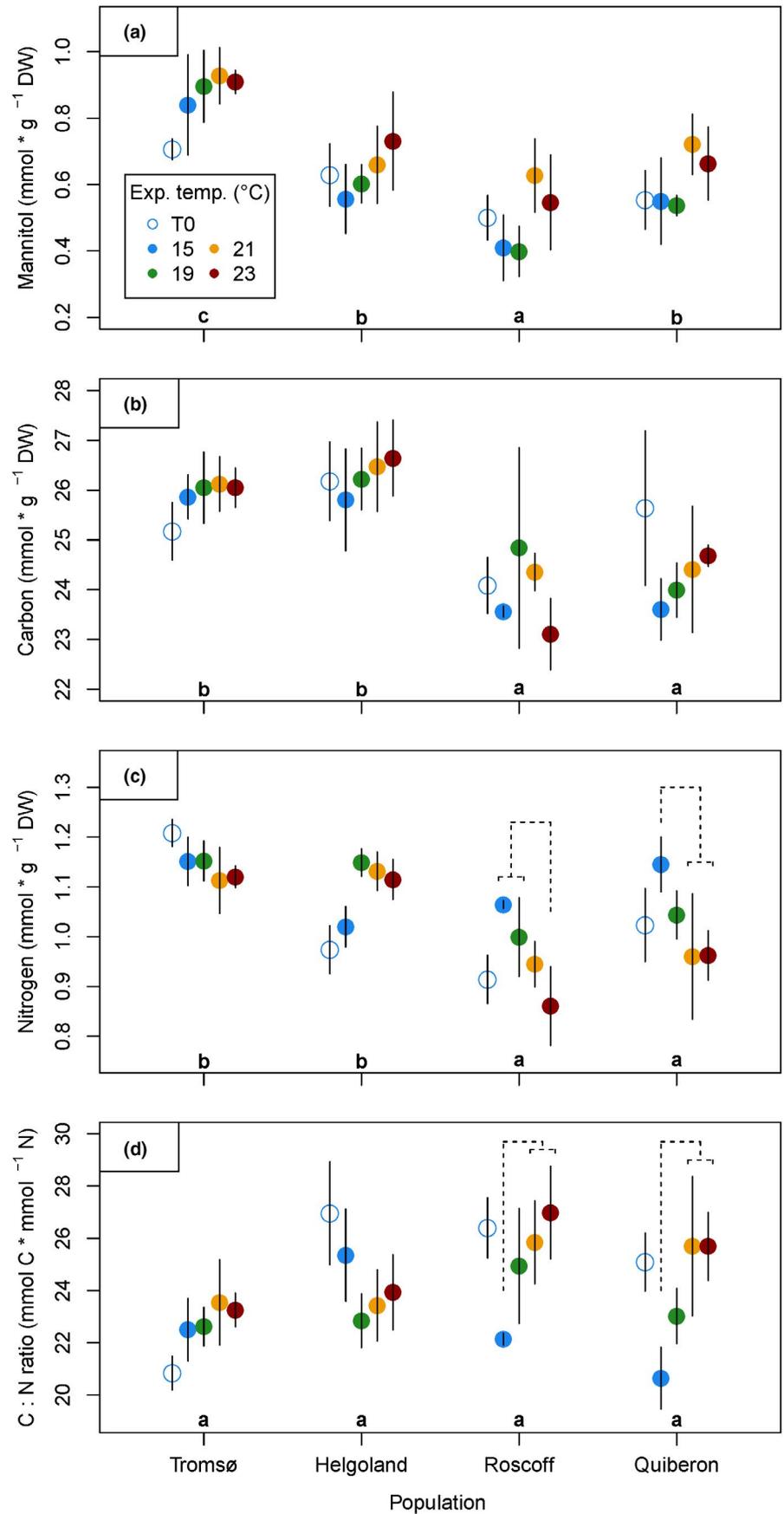


TABLE 2 Results of generalized least squares models to examine variability of biochemical characteristics of *Laminaria digitata* disks in the heat stress experiment

Parameter	numDF	denDF	Mannitol		Carbon		Nitrogen		C:N ratio	
			F-value	p-value	F-value	p-value	F-value	p-value	F-value	p-value
Initial values	1	63 (59)	96.04	<.0001	65.82	<.0001	49.08	<.0001	8.56	.0049
Population	3	63 (59)	19.54	<.0001	42.76	<.0001	17.48	<.0001	2.93	.0410
Temperature	3	63 (59)	9.67	<.0001	2.46	.0718	7.78	.0002	8.63	.0001
Population × temperature	9	63 (59)	0.92	.5133	1.90	.0688	6.18	<.0001	4.82	.0001

Note: Molar mannitol content, carbon content, nitrogen content, and C:N ratio were tested against initial values as covariate and interactive effects of population and heat stress temperature treatment. $n = 5$, $n = 4$ for Quiberon in carbon, nitrogen, and C:N ratio. numDF, numerator degrees of freedom; denDF, denominator degrees of freedom. denDF = 59 for carbon, nitrogen, and C:N ratio. Statistically significant values are indicated in bold text.

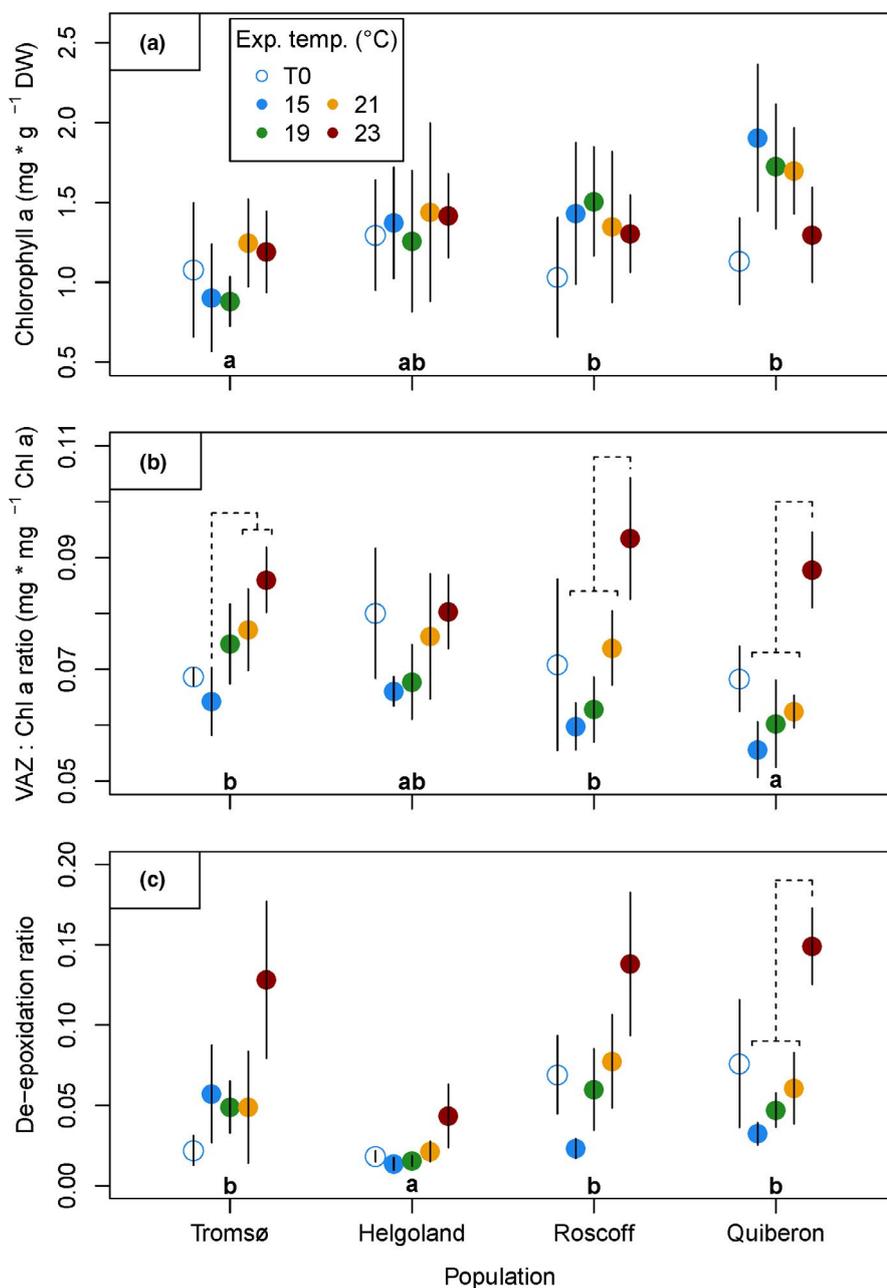


FIGURE 6 Pigment characteristics of *Laminaria digitata* disks after acclimation (day 0, empty circles) and after the heat treatment (day 8, colored points). (a) Chlorophyll *a* contents, (b) mass ratio of xanthophyll pigments per Chlorophyll *a* (VAZ : Chl *a* ratio), (c) de-epoxidation ratio of xanthophyll pigments. Mean values \pm SD ($n = 5$, $n = 4$ for Tromsø 23°C in VAZ : Chl *a* ratio and de-epoxidation ratio). Significant differences between mean population responses are indicated by lowercase letters (Tukey tests, $p < .05$). Significant differences between temperature treatments within populations are indicated by dashed lines (Tukey tests, $p < .05$). Significance levels are given in the text

TABLE 3 Results of generalized least squares models to examine variability of pigment characteristics of *Laminaria digitata* disks in the heat stress experiment

Parameter	numDF	denDF	Chl <i>a</i>		VAZ : Chl <i>a</i> ratio		De-epoxidation ratio	
			F-value	p-value	F-value	p-value	F-value	p-value
Initial values	1	63 (62)	1.22	.2731	22.95	<.0001	95.39	<.0001
Population	3	63 (62)	9.08	<.0001	3.53	.0198	22.96	<.0001
Temperature	3	63 (62)	0.53	.6653	51.39	<.0001	42.51	<.0001
Population × temperature	9	63 (62)	1.30	.2534	2.25	.0298	6.96	<.0001

Note: Chlorophyll *a* content, xanthophyll pigment (VAZ) : Chl *a* ratio, and de-epoxidation ratio were tested against initial values as covariate and interactive effects of population and heat stress temperature treatment. $n = 5$, $n = 4$ for Tromsø 23°C in VAZ : Chl *a* ratio and de-epoxidation ratio. numDF, numerator degrees of freedom; denDF, denominator degrees of freedom. denDF = 62 for VAZ : Chl *a* ratio and de-epoxidation ratio. Statistically significant values are indicated in bold text.

TABLE 4 Genetic characteristics of the *Laminaria digitata* populations used in the heat stress experiment

Population	Year	<i>n</i>	N_a	AR	P_a	H_e	H_o	F_{IS}
Spitsbergen	2019	26	3.667 ± 0.620	3.494 ± 0.427	0.250 ± 0.131	0.436 ± 0.069	0.362 ± 0.058	0.127 ± 0.054
Tromsø	2018	30	3.583 ± 0.596	3.447 ± 0.422	0.250 ± 0.131	0.363 ± 0.074	0.350 ± 0.073	0.051 ± 0.055
Bodø	2018	32	4.833 ± 1.065	4.464 ± 0.699	0.500 ± 0.195	0.444 ± 0.088	0.376 ± 0.077	0.117 ± 0.033 *
Helgoland	2016	35	2.833 ± 0.638	2.594 ± 0.422	0.083 ± 0.083	0.306 ± 0.076	0.296 ± 0.078	0.039 ± 0.032
Roscoff	2018	28	5.167 ± 1.120	4.875 ± 0.786	0.583 ± 0.229	0.480 ± 0.082	0.429 ± 0.083	0.171 ± 0.044 *
Quiberon	2018	28	4.583 ± 0.773	4.186 ± 0.511	0.333 ± 0.142	0.432 ± 0.061	0.408 ± 0.067	0.106 ± 0.035

Note: Year: year of the samples used for genetic analysis (except for Helgoland, the genotyped individuals are the same than those analyzed for the heat stress experiment); *n*, number of individuals for which at least 11 markers amplified; N_a , mean number of observed alleles; AR, allelic richness standardized for equal sample size (21 individuals); P_a , mean number of private alleles per locus; H_e , expected heterozygosity; H_o , observed heterozygosity; F_{IS} , fixation index (inbreeding coefficient) of individuals with respect to local subpopulation. All parameters are expressed as means over all markers ± standard error. *, significant departure from random mating after correction for multiple testing ($p < .0069$, FSTAT).

all temperatures (Table 3) show that de-epoxidation ratios were significantly lower in Helgoland samples than in all other populations ((QUI = ROS = TRO) > HLG; Tukey tests, $p < .01$). This result supports low values for nonphotochemical quenching in Helgoland material (NPQ_{max} ; Figure A4a). Overall, higher temperatures significantly increased de-epoxidation ratios (23°C > (21°C = 19°C) > (19°C = 15°C), Tukey tests, $p < .05$). The highest temperature of 23°C led to a mean increase in the de-epoxidation ratio by a factor of 2 in Tromsø, a factor of 3 in Helgoland, a factor of 6 in Roscoff, and a factor of 4.5 in Quiberon material compared to the respective 15°C controls. However, the only significant within-population temperature response to 23°C emerged in the Quiberon samples (Tukey tests, $p < .05$), showing the most pronounced heat response in the southernmost population.

Chlorophyll *a* content was positively correlated with growth (Kendall's tau = 0.2013; $p = .0082$; Table A4), while growth rates and VAZ : Chl *a* ratios were strongly negatively correlated (Kendall's tau = -0.2911; $p = .0001$), indicating negative effects of the heat treatments and resulting stress responses on growth. F_v/F_m after the heat treatment was strongly negatively correlated with VAZ : Chl *a* ratios (Kendall's tau = -0.2828; $p = .0002$) and to de-epoxidation ratios (Kendall's tau = -0.3954; $p < .0001$), supporting the interpretation of xanthophyll-derived parameters as photoprotective stress proxies. Additionally, de-epoxidation ratios positively correlated

with maximum nonphotochemical quenching NPQ_{max} (Kendall's tau = 0.2155, $p = .0328$), further emphasizing the relation of xanthophyll pigments and photoprotection.

3.2 | Population genetics

3.2.1 | Microsatellite amplification

Null alleles were present in every population for at least two markers (Table A5). However, differences between F_{ST} values in the pairwise comparison were never greater than 10^{-3} (data not shown). Therefore, we concluded that the frequency of null alleles was negligible and our dataset was analyzed without taking into account correction for null alleles. No significant linkage disequilibrium was observed in any of the populations (Table A6). We thus considered all of the markers as independent. The number of alleles per locus ranged from 2 to 22 (Lo454-27 and Ld371, respectively).

3.2.2 | Genetic diversity

Values of genetic diversity averaged over the 12 loci are provided in Table 4 for each population (for details of genetic diversity estimates

locus by locus see Table A7). Most quantities varied by a factor of 1.5 among populations; the lowest genetic diversity was always observed in Helgoland and the highest in Roscoff. Variation was the highest for the mean number of private alleles (P_a) which ranged from 0.083 to 0.583. The differences between populations were not significant when each parameter was tested independently (one-way ANOVA, data not shown). However, a Fisher test of pairwise differences between means revealed that AR and P_a were significantly lower in Helgoland compared to Roscoff (data not shown). In addition, three of the twelve loci were monomorphic in Helgoland, compared to the other populations, in which a maximum of one monomorphic locus was observed (Table A7).

3.2.3 | Genetic structure

Genetic differentiation was significant for each pairwise population comparison ($p = .003$ for all pairs; FSTAT) with an average F_{ST} value of 0.3795 (Table A8), while the strongest differentiation occurred between Helgoland and Tromsø and the weakest between Helgoland and Roscoff. Structure analyses results show that the optimal number of genetic clusters was $K = 2$ according to the method of Evanno et al. (2005) (Figure A5). We detected a clear hierarchical distinction in genetic structure between two groups (Figure 7a) of northern populations (Spitsbergen, Tromsø, Bodø) and southern populations (Helgoland, Roscoff, Quiberon). A subsequent analysis run separately for northern and southern populations revealed distinct structuring between the three populations present in each subset (Figure 7b,c; $K = 3$). While gene flow between populations is generally very weak, the relatively highest connectivity occurred between the adjacent Roscoff and Quiberon populations. Additionally, a difference between northern and southern populations is visible

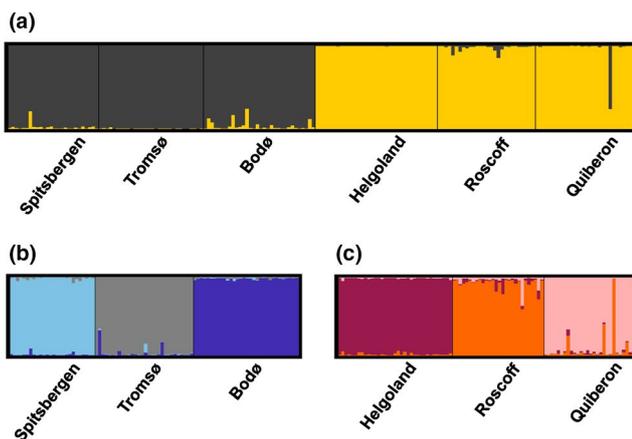


FIGURE 7 Structure bar plot of *Laminaria digitata* populations along the entire distribution range. (a) First hierarchical level of structure obtained for $K = 2$ genetic clusters. (b) Second hierarchical level of structure for northern populations and (c) second hierarchical level of structure for southern populations of *L. digitata* obtained for $K = 3$ genetic clusters. Individuals (vertical bars) were assigned probabilities of belonging to clusters (colors) based on differences in genetic variance

at Lo454-27 (Table A7), where one allele is fixed for all southern populations.

3.2.4 | Reproductive system

L. digitata from Tromsø and Helgoland did not show any significant departure from random mating (F_{IS}). We identified $F_{IS} > 0.1$ for Spitsbergen, Bodø, Roscoff, and Quiberon, (Table 4 for multilocus estimates of F_{IS} ; Table A7 for single locus estimates of F_{IS}). However, when p -values were corrected for multiple testing ($p < .0069$, FSTAT), heterozygote deficiency was significant only for Bodø and Roscoff.

4 | DISCUSSION

We identified a uniform growth limit across European *Laminaria digitata* populations following a short-term application of 23°C, which conforms with previous studies (Bolton & Lüning, 1982; tom Dieck, 1992). Despite this, we observed slight deviations in magnitude and onset of stress responses among *L. digitata* populations at the cold and warm range margins. Arctic Spitsbergen material presented the strongest heat stress reaction. On the other hand, the two populations naturally experiencing summer temperatures near their upper long-term survival limit, Helgoland and Quiberon, showed moderate advantages in stress responses and growth during the heat treatments. We therefore provide further evidence for the existence of thermal ecotypes of *L. digitata* (King et al., 2019) across the species' entire Northeast Atlantic distribution. The strong genetic structuring of *L. digitata* within northern and southern clades might have facilitated phenotypic divergence, while neutral genetic diversity was not connected to clear patterns of genetic drift or maladaptation along *L. digitata*'s latitudinal distribution.

4.1 | Similarities in growth and biochemical responses along the latitudinal gradient

Growth responses among our tested populations suggest that the upper temperature tolerance limit of *Laminaria digitata* is uniform along its European latitudinal distribution. Growth is an integrative parameter of all metabolic processes and can thus be interpreted as a proxy for organismal stress response. We observed that growth almost completely ceased in the 23°C treatment for all populations (Figure 3), while all populations showed signs of recovery from 21°C when transferred to 15°C (Figure A1). The populations of Tromsø and Spitzbergen showed significantly lower overall growth rates than the southern populations. The lower growth rates of the Arctic populations might be related to prevailing local environmental conditions during sampling (e.g., long day lengths, cold temperature) which may influence growth rates and circannual rhythmicity in kelps (Olischläger & Wiencke, 2013; Schaffelke & Lüning, 1994). Still, results of our study using

meristematic disks of wild adult *L. digitata* material support previous studies using laboratory-cultivated whole juvenile *L. digitata* sporophytes, which also showed uniform upper temperature limits on both sides of the Atlantic and Spitsbergen (Bolton & Lüning, 1982; Franke, 2019; tom Dieck, 1992).

The definition of thermal limits across populations strongly depends on the experimental design (e.g., cultivation conditions and sample age, among other independent variables) and on the response variables measured. Previous studies using photosynthesis (Helgoland: Lüning, 1984) and tissue damage (Nova Scotia: Simonson et al., 2015) as proxies defined the upper thermal tolerance of wild *L. digitata* sporophytes at 18°C to 20°C in experiments that lasted one week. Higher temperatures of 21°C (Simonson et al., 2015) and 23°C (Lüning, 1984) were lethal. However, common-garden experiments demonstrated the capacity for cultivated and wild juvenile *L. digitata* sporophytes from these locations to survive temperatures >20°C for at least one week using growth and occurrence of tissue bleaching as proxies (Helgoland and Nova Scotia: Bolton & Lüning, 1982; tom Dieck, 1992; Nova Scotia: Wilson et al., 2015). Physiological responses may also differ depending on the treatment duration. Whereas maximum quantum yield (F_v/F_m) of Southern English *L. digitata* decreased over a period of 16 days at 18°C (Hargrave et al., 2017), F_v/F_m was stable at 19°C over a shorter period of seven days in our experiment. Still, the reduced growth at 18°C in Hargrave et al. (2017) matches the decrease in growth at 19°C in our study. Thus, uniformity or differences in thermal limits among populations can only be reliably assessed under common-garden conditions, for example, as performed here.

In addition to the strong similarities in the upper thermal limits of growth in our study, carbon contents (Figure 5b) and chlorophyll *a* contents (Figure 6a) did not differ between temperature treatments at all. In contrast, the overall trend of increasing mannitol contents at high temperatures (Figure 5a) has been described for *Saccharina latisima* (Davison & Davison, 1987) and might be linked to the seasonal increase in kelp mannitol storage in summer during the period of slow growth (Haug & Jensen, 1954; Schiener et al., 2015), which, in wild sporophytes, is followed by a peak of the long-term storage compound laminarin in autumn (Haug & Jensen, 1954; Schiener et al., 2015).

The consistent responses of growth and biochemical contents across populations reported here indicate a strong acclimation potential of *L. digitata*'s metabolism to high temperature. Acclimation to wide temperature ranges would reduce selective pressure of temperature in the wild and might explain the small magnitude of local differentiation observed in this study.

4.2 | Differences in growth and photosynthetic parameters among marginal populations

Despite the stability of the upper thermal growth limit, we observed subtle physiological differences in the common-garden heat stress experiment, mainly in the marginal populations of Spitsbergen, Helgoland, and Quiberon. Maximum quantum yield of photosystem II

was most sensitive to thermal stress at 21°C and 23°C in Spitsbergen material (Figure 4; Figure A2). This is concordant with the subarctic to Arctic regional climate and provides first evidence for a loss of function in a leading-edge *L. digitata* population, but whether this represents an adaptive trait is yet unknown. Generally, very few cold-temperate algae occurring in the Arctic show true adaptations to the Arctic climate compared to their Atlantic populations (Bischoff & Wiencke, 1993; Wiencke et al., 1994), possibly because the Arctic did not provide a sufficiently stable environment for adaptive evolutionary processes to occur (Wiencke et al., 1994).

At the southern range edge, a slight advantage of Quiberon material to grow at elevated temperatures became evident in the growth response at 19°C during the heat treatment, and in the full recovery from the 21°C treatment (Figure 3; Figure A1). In contrast, photoacclimative responses suggest that the marginal population on the island of Helgoland was most resistant to heat stress. Photosystem II of Helgoland material was minimally impaired by 23°C (Figure 4). Additionally, reactions of xanthophyll pigments (Figure 6b,c) were significantly weaker in Helgoland material than other populations. Increased xanthophyll contents may indicate a photoprotective acclimation reaction (Latowski, Kuczyńska, & Strzałka, 2011; Pfündel & Bilger, 1994; Uhrmacher et al., 1995), while the de-epoxidation ratio of xanthophyll cycle pigments represents the current capacity to quench excessive energy from the photosystem (Pfündel & Bilger, 1994). Helgoland material did not show a significant increase in xanthophyll pigments and presented significantly lower de-epoxidation ratios and therefore lower nonphotochemical quenching (NPQ_{max} , Figure A4) than all other populations. Therefore, the two populations growing in the warmest of the tested locations, which may experience >4 week long periods of mean in situ temperatures of 18°C to 19°C in summer (Helgoland: Bartsch, Vogt, Pehlke, & Hanelt, 2013; Wiltshire et al., 2008; Quiberon: Oppliger et al., 2014; Valero, unpubl.), showed slight physiological advantages to short-term heat exposure in growth and stress responses.

The southernmost populations of Quiberon and Roscoff were curiously the only populations with significantly reduced tissue nitrogen contents in the heat treatments (Figure 5c). A variety of factors including temperature affects nutrient uptake and consequently tissue nitrogen contents, which could be species-specific (Roleda & Hurd, 2019). Therefore, published studies on the impacts of heat stress on nitrogen uptake and storage in kelps differ in their reports of decreased (Gerard, 1997), unaffected (Nepper-Davidsen et al., 2019), or increased nitrogen contents (Wilson et al., 2015). Whether the underlying cause of reduced nitrogen during heat in our study is adaptive, maladaptive, or neutral toward heat resilience in the southern populations remains unclear until further investigation.

4.3 | Population genetics in relation to physiological thermal responses

Population genetics suggest that the slight phenotypic divergence of *L. digitata* might have been facilitated through phylogeographic

separation into two clades and low genetic connectivity between populations. The hierarchical division into a northern and a southern clade in the Northeast Atlantic (Figure 7a) is likely due to postglacial recolonization by two distinct genetic groups located in refugia proposed for the Armorican/Celtic Sea (Brittany and South West UK) and a potential northern refugium at the west coast of Ireland and/or Scotland (Neiva et al., 2020; see also King et al., 2020). Currently, the highest genetic diversity ($H_e \geq 0.6$) published for *L. digitata* populations was observed in Scotland (King et al., 2019, 2020), Northwest Ireland (Neiva et al., 2020), and Northeast Ireland (Brennan et al., 2014), which all exceeded the genetic diversity of the populations investigated in this study. Due to a lack of data, it remains unclear whether a potential glacial refugium of *L. digitata* also corresponds to the well-described Southwest Ireland refugium proposed for many marine species (Kettle, Morales-Muñiz, Roselló-Izquierdo, Heinrich, & Vøllestad, 2011; Provan & Bennett, 2008).

Populations at the "leading edge" (high latitude) are said to be associated with low genetic diversity due to recolonization processes following the Last Glacial Maximum (Hampe & Petit, 2005; for marine seaweeds of the North Atlantic see Assis, Serrão, Claro, Perrin, & Pearson, 2014; Neiva et al., 2016; Provan & Maggs, 2012). Therefore, effects of genetic drift (e.g., depleted genetic diversity, increased inbreeding) may be expected to reduce physiological function in these populations. Here, genetic diversity characteristics of *L. digitata* at its northern range limit (i.e., Spitsbergen) were not significantly lower compared to the other populations in this study and were similar to other Northern Norwegian populations (Neiva et al., 2020). A similar pattern was observed for another Arctic to cold-temperate kelp species, *Saccharina latissima* (Guzinski, Mauger, Cock, & Valero, 2016). Therefore, rather than effects of genetic drift, a lack of selection pressure in the Arctic might have led to a potential reduction of heat tolerance at the northern distribution limit (i.e., relaxed selection; Lahti et al., 2009; Zhen & Ungerer, 2008).

Probably due to the continuous rocky substrata along the Brittany coast, connectivity may be maintained between Quiberon and neighboring populations, which may explain a certain level of gene flow between Roscoff and Quiberon via stepping stone habitats (Figure 7c). Low gene flow can reduce inbreeding depression and associated deleterious effects and may facilitate local adaptation at this southern range edge (Fitzpatrick & Reid, 2019; Sanford & Kelly, 2011). Genetic diversity characteristics for Brittany *L. digitata* populations in this study comply with previous reports (Oppliger et al., 2014; Robuchon et al., 2014). Compared to Roscoff, genetic diversity of *L. digitata* from the island of Helgoland was significantly lower. The population's reduced genetic diversity can be partly explained by genetic isolation due to habitat discontinuity as Helgoland is a rocky substrate surrounded by continuous sandy seafloor (Reichert, Buchholz, & Giménez, 2008). This may rather suggest maladaptation due to less effective selection (such as in *Fucus serratus*; Pearson et al., 2009). However, samples from Helgoland presented the weakest heat stress response in this study. Therefore, we can hypothesize either that historically greater diversity/connectivity was reduced via isolation and drift

after resilience to local conditions was established, or that strong selective forces toward the upper thermal limit of *L. digitata* have counterbalanced the effect of genetic drift.

Significant departures from random mating were only observed for the populations of Bodø and Roscoff (F_{IS} ; Table 4) and match the magnitude of recent descriptions for *L. digitata* populations (King et al., 2020; Neiva et al., 2020). The higher F_{IS} values in Roscoff *L. digitata* in our study compared to the nearby population of Santec (Robuchon et al., 2014) might be explained by the distance of >1 km between sites, which may already cause substantial variation in F_{IS} (Billot, Engel, Rousvoal, Kloareg, & Valero, 2003). In contrast, the higher F_{IS} values of Quiberon *L. digitata* in our study compared to Oppliger et al. (2014) who sampled at the same location (Pointe de Conguel North) may be an artifact of differing microsatellite markers or might indicate a change in the reproductive system over time (Oppliger et al., 2014; Valero et al., 2011). In all cases, in the absence of data on reproductive ecology, the underlying causes remain speculative.

4.4 | Outlook

The mechanistic temperature treatments applied in this study do not represent realistic temperature scenarios for all tested populations, especially not for the northern clade. However, during our sampling period in August 2018, acute heat spikes surpassed 20°C on twelve days on Helgoland, and on nine days in Quiberon in the shallow sublittoral (in situ data; Bartsch, unpubl.; Valero, unpubl.). Also in South England, *L. digitata* already encounters marine heatwaves reaching 20°C (Burdett, Wright, & Smale, 2019; Joint & Smale, 2017). According to predictions of ocean warming (Müller et al., 2009) and marine heatwaves (Oliver et al., 2018), *L. digitata* will possibly encounter prolonged summer periods of 21°C–23°C at its warm distribution limit until the end of the century.

As a low intertidal to shallow sublittoral species, *L. digitata* is not only threatened by increasing summer SST and marine heatwaves (Bartsch et al., 2013; Hargrave et al., 2017), but also by other stressors during emersion such as desiccation and warm air temperature (Hereward, King, & Smale, 2020; King, Wilcockson, et al., 2018), high irradiance, and UV radiation (Gruber, Roleda, Bartsch, Hanelt, & Wiencke, 2011; Roleda, Hanelt, & Wiencke, 2006). These multiple stressors are most likely responsible for the die-off event of Helgoland *L. digitata* sporophytes after exposure to SST > 19°C over a prolonged period of 11 days (Bartsch et al., 2013). Additionally, rising temperatures may negatively affect sporophyte and gametophyte reproduction (sporogenesis: Bartsch et al., 2013; gametogenesis: Lüning, 1980; Martins, Tanttu, Pearson, Serrão, & Bartsch, 2017) which might contribute to range contractions of *L. digitata*. Therefore, despite the slight physiological advantages we identified in the southern populations, *L. digitata* is threatened by a substantial loss of genetic diversity at its current southern distribution limit (King et al., 2020; Neiva et al., 2020; Oppliger et al., 2014; Robuchon et al., 2014).

Models have predicted a northward shift of the entire distribution range of *L. digitata* until 2100 in the RCP 8.5 emission scenario, implying possible extinction of southern populations, including Roscoff and Quiberon (Assis et al., 2018; Raybaud et al., 2013). A potential loss of more heat-tolerant populations at the trailing edge and a simultaneous expansion of northern, slightly less heat-tolerant *L. digitata* phenotypes implies that global warming might drive a decrease in the overall adaptive capacity to warming in the kelp *Laminaria digitata*. Neutral genetic diversity was recently described as an indicator for heat resilience of kelp populations by indicating physiological versatility among individuals (Wernberg et al., 2018). Conversely, marine heatwaves can deplete the genetic diversity of kelp populations in strong selective bottleneck events (Gurgel, Camacho, Minne, Wernberg, & Coleman, 2020). Therefore, response variability among individuals shapes the adaptive capacity of populations to withstand bottleneck events and to allow directional selection (Chevin, Lande, & Mace, 2010; Kelly, 2019; King, McKeown, et al., 2018). This implies that genetically depleted populations (e.g., marginal populations) are at even higher risk of extinction. A recent study showed high phenotypic variation among five genotypes of Helgoland *L. digitata* (Liesner et al., 2020), but studies correlating inter-individual response variation to genetic diversity across populations are necessary to investigate the implications of genetic diversity for population resilience during climate change.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was funded through the 2015-2016 BiodivERsA COFUND call for research proposals (program MARFOR), with the national funder German Research Foundation (DFG; grant no. VA 105/25-1). This project was carried out in partial fulfillment of Louise Fouqueau's PhD degree, supported by a PhD fellowship from the Brittany Regional Council (ARED2017: REEALG). The CCMAR team received support from FCT - Foundation for Science and Technology (Portugal; <https://www.fct.pt/index.phtml.pt>) through UIDB/04326/2020, and projects GENEKELP (PTDC/MAR-EST/6053/2014), MARFOR (Biodiversa/0004/2015). We are grateful to S. Mauger and the Biogenouest genomics core facility (Genomer Plateforme génomique at the Station Biologique de Roscoff) for their technical support on genotyping. We thank A. Wagner, C. Daniel, and K. Zacher (AWI) for technical support in sampling, cultivation, and sample processing; S. Matsson (Akvaplan-niva) for sampling support in Tromsø; B. Meyer-Schlosser (University of Bremen) for support in pigment analysis; U. Karsten, J. Müller (University of Rostock) and N. Diehl (University of Bremen) for support in mannitol analysis; S. Murawski (AWI) for support in CN analysis; AWIPEV station and the AWI diving crew for making work in Spitsbergen possible; and three anonymous reviewers who provided valuable comments on an earlier version of the manuscript. Open access funding enabled and organized by Projekt DEAL.

CONFLICT OF INTEREST

All authors declare that they are free of competing interests.

AUTHOR CONTRIBUTION

Daniel Liesner: Conceptualization (supporting); Data curation (equal); Formal analysis (lead); Investigation (lead); Methodology (supporting); Project administration (supporting); Visualization (lead); Writing-original draft (lead). **Louise Fouqueau:** Data curation (equal); Formal analysis (supporting); Investigation (supporting); Visualization (supporting); Writing-original draft (supporting); Writing-review & editing (equal). **Myriam Valero:** Data curation (equal); Formal analysis (supporting); Funding acquisition (equal); Resources (supporting); Writing-review & editing (equal). **Michael Y. Roleda:** Conceptualization (supporting); Formal analysis (supporting); Writing-review & editing (equal). **Gareth A. Pearson:** Conceptualization (supporting); Formal analysis (supporting); Writing-review & editing (equal). **Kai Bischof:** Resources (supporting); Supervision (supporting); Writing-review & editing (equal). **Klaus Valentin:** Funding acquisition (equal); Resources (supporting); Supervision (supporting); Writing-review & editing (equal). **Inka Bartsch:** Conceptualization (lead); Formal analysis (supporting); Funding acquisition (equal); Investigation (supporting); Project administration (lead); Resources (lead); Supervision (lead); Writing-review & editing (equal).

DATA AVAILABILITY STATEMENT

Genotype and physiological data generated during this study are available at platform DRYAD. Genotype data are accessible at <https://doi.org/10.5061/dryad.jsxksn06c>. Physiological data are accessible at <https://doi.org/10.5061/dryad.73n5tb2ts>.

ORCID

Daniel Liesner  <https://orcid.org/0000-0002-2125-9498>
 Louise Fouqueau  <https://orcid.org/0000-0003-0371-9339>
 Myriam Valero  <https://orcid.org/0000-0002-9000-1423>
 Michael Y. Roleda  <https://orcid.org/0000-0003-0568-9081>
 Gareth A. Pearson  <https://orcid.org/0000-0002-0768-464X>
 Kai Bischof  <https://orcid.org/0000-0002-4497-1920>
 Klaus Valentin  <https://orcid.org/0000-0001-7401-9423>
 Inka Bartsch  <https://orcid.org/0000-0001-7609-2149>

REFERENCES

- Assis, J., Araújo, M. B., & Serrão, E. A. (2018). Projected climate changes threaten ancient refugia of kelp forests in the North Atlantic. *Global Change Biology*, 24, e55–e66. <https://doi.org/10.1111/gcb.13818>
- Assis, J., Serrão, E. A., Claro, B., Perrin, C., & Pearson, G. A. (2014). Climate-driven range shifts explain the distribution of extant gene pools and predict future loss of unique lineages in a marine brown alga. *Molecular Ecology*, 23(11), 2797–2810. <https://doi.org/10.1111/mec.12772>
- Atkins, K. E., & Travis, J. M. J. (2010). Local adaptation and the evolution of species' ranges under climate change. *Journal of Theoretical Biology*, 266(3), 449–457. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.07.014>
- Bartsch, I., Vogt, J., Pehlke, C., & Hanelt, D. (2013). Prevailing sea surface temperatures inhibit summer reproduction of the kelp *Laminaria digitata* at Helgoland (North Sea). *Journal of Phycology*, 49(6), 1061–1073. <https://doi.org/10.1111/jpy.12125>
- Bennett, S., Duarte, C. M., Marbà, N., & Wernberg, T. (2019). Integrating within-species variation in thermal physiology into climate change

- ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 374, 20180550. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0550>
- Billot, C., Engel, C. R., Rousvoal, S., Kloareg, B., & Valero, M. (2003). Current patterns, habitat discontinuities and population genetic structure: The case of the kelp *Laminaria digitata* in the English Channel. *Marine Ecology Progress Series*, 253, 111–121. <https://doi.org/10.3354/meps253111>
- Billot, C., Rousvoal, S., Estoup, A., Epplen, J. T., Saumitou-Laprade, P., Valero, M., & Kloareg, B. (1998). Isolation and characterization of microsatellite markers in the nuclear genome of the brown alga *Laminaria digitata* (Phaeophyceae). *Molecular Ecology*, 7(12), 1778–1780. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00516.x>
- Bischof, K., & Rautenberger, R. (2012). Seaweed responses to environmental stress: Reactive oxygen and antioxidative strategies. In C. Wiencke, & K. Bischof (Eds.), *Seaweed biology* (pp. 109–132). Berlin Heidelberg, Germany: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-28451-9>
- Bischoff, B., & Wiencke, C. (1993). Temperature requirements for growth and survival of macroalgae from Disko Island (Greenland). *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 47(2), 167–191. <https://doi.org/10.1007/BF02430357>
- Black, W. A. P. (1954). Concentration gradients and their significance in *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 33, 49–60. <https://doi.org/10.1017/S0025315400003465>
- Bollen, M., Pilditch, C. A., Battershill, C. N., & Bischof, K. (2016). Salinity and temperature tolerance of the invasive alga *Undaria pinnatifida* and native New Zealand kelps: Implications for competition. *Marine Biology*, 163(9), 194. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2954-3>
- Bolton, J. J., & Lüning, K. (1982). Optimal growth and maximal survival temperatures of Atlantic *Laminaria* species (Phaeophyta) in culture. *Marine Biology*, 66, 89–94. <https://doi.org/10.1007/BF00397259>
- Brennan, G., Kregting, L., Beatty, G. E., Cole, C., Elsäßer, B., Savidge, G., & Provan, J. (2014). Understanding macroalgal dispersal in a complex hydrodynamic environment: A combined population genetic and physical modelling approach. *Journal of the Royal Society Interface*, 11, 20140197. <https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0197>
- Burdett, H. L., Wright, H., & Smale, D. A. (2019). Photophysiological responses of canopy-forming kelp species to short-term acute warming. *Frontiers in Marine Science*, 6, 516. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00516>
- Burrows, M. T., Schoeman, D. S., Buckley, L. B., Moore, P., Poloczanska, E. S., Brander, K. M., ... Richardson, A. J. (2011). The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. *Science*, 334(6056), 652–655. <https://doi.org/10.1126/science.1210288>
- Cacciapaglia, C., & van Woesik, R. (2018). Marine species distribution modelling and the effects of genetic isolation under climate change. *Journal of Biogeography*, 45, 154–163. <https://doi.org/10.1111/jbi.13115>
- Chapuis, M., & Estoup, A. (2007). Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Biology and Evolution*, 24(3), 621–631. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl191>
- Chardon, N. I., Pironon, S., Peterson, M. L., & Doak, D. F. (2020). Incorporating intraspecific variation into species distribution models improves distribution predictions, but cannot predict species traits for a wide-spread plant species. *Ecography*, 43, 60–74. <https://doi.org/10.1111/ecog.04630>
- Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333(6045), 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Chevin, L.-M., Lande, R., & Mace, G. M. (2010). Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: Towards a predictive theory. *PLoS Biology*, 8(4), e1000357. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000357>
- Clark, P. U., Dyke, A. S., Shakun, J. D., Carlson, A. E., Clark, J., Wohlfarth, B., ... McCabe, A. M. (2009). The last glacial maximum. *Science*, 325, 710–714. <https://doi.org/10.1126/science.1172873>
- Coelho, N. C., Serrão, E. A., & Alberto, F. (2014). Characterization of fifteen microsatellite markers for the kelp *Laminaria ochroleuca* and cross species amplification within the genus. *Conservation Genetics Resources*, 6(4), 949–950. <https://doi.org/10.1007/s12668-014-0249-x>
- Colombo-Pallotta, M. F., García-Mendoza, E., & Ladah, L. B. (2006). Photosynthetic performance, light absorption, and pigment composition of *Macrocystis pyrifera* (Laminariales, Phaeophyceae) blades from different depths. *Journal of Phycology*, 42(6), 1225–1234. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00287.x>
- Dankworth, M., Heinrich, S., Fredriksen, S., & Bartsch, I. (2020). DNA barcoding and mucilage ducts in the stipe reveal the presence of *Hedophyllum nigripes* (Laminariales, Phaeophyceae) in Kongsfjorden (Spitsbergen). *Journal of Phycology*, <https://doi.org/10.1111/jpy.13012>
- Davison, I. R., & Davison, J. O. (1987). The effect of growth temperature on enzyme activities in the brown alga *Laminaria saccharina*. *British Phycological Journal*, 22, 77–87. <https://doi.org/10.1080/00071618700650101>
- Davison, I. R., Greene, R. M., & Podolak, E. J. (1991). Temperature acclimation of respiration and photosynthesis in the brown alga *Laminaria saccharina*. *Marine Biology*, 110(3), 449–454. <https://doi.org/10.1007/BF01344363>
- E.U. Copernicus Marine Service. (2019). Global ocean OSTIA sea surface temperature and sea ice analysis. Retrieved from http://marine.copernicus.eu/services-portfolio/access-to-products/?option=com_csw&view=details&product_id=SST_GLO_SST_L4_NRT_OBSERVATIONS_010_001
- Earl, D. A., & vonHoldt, B. M. (2012). STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2), 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- Eckert, C. G., Samis, K. E., & Loughheed, S. C. (2008). Genetic variation across species' geographical ranges: The central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*, 17(5), 1170–1188. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03659.x>
- European Environment Agency (2019). *EEA coastline - Polygon*. Retrieved from https://www.eea.europa.eu/ds_resolveuid/75a9eb668c5b433e81904edd2f8d8112
- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Molecular Ecology*, 14, 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Fitzpatrick, S. W., & Reid, B. N. (2019). Does gene flow aggravate or alleviate maladaptation to environmental stress in small populations? *Evolutionary Applications*, 12, 1402–1416. <https://doi.org/10.1111/eva.12768>
- Franke, K. (2019). *Performance of different life cycle stages of the Arctic kelps Laminaria digitata and Saccharina nigripes along temperature gradients*. Master thesis. Bremen, Germany: University of Bremen.
- Gerard, V. A. (1997). The role of nitrogen nutrition in high-temperature tolerance of the kelp, *Laminaria saccharina* (Chromophyta). *Journal of Phycology*, 33(5), 800–810. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1997.00800.x>
- Gilbert, K. J., Andrew, R. L., Bock, D. G., Franklin, M. T., Kane, N. C., Moore, J.-S., ... Vines, T. H. (2012). Recommendations for utilizing and reporting population genetic analyses: The reproducibility of genetic clustering using the program STRUCTURE. *Molecular Ecology*, 21(20), 4925–4930. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05754.x>

- Gómez, I., & Huovinen, P. (2012). Morpho-functionality of carbon metabolism in seaweeds. In C. Wiencke, & K. Bischof (Eds.), *Seaweed biology* (pp. 25–46). Berlin Heidelberg, Germany: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-28451-9>
- Goudet, J. (2001). *FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3)*. Lausanne, Switzerland: Université de Lausanne. <https://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>
- Gruber, A., Roleda, M. Y., Bartsch, I., Hanelt, D., & Wiencke, C. (2011). Sporogenesis under ultraviolet radiation in *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) reveals protection of photosensitive meiospores within soral tissue: Physiological and anatomical evidence. *Journal of Phycology*, 47(3), 603–614. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.00998.x>
- Gurgel, C. F. D., Camacho, O., Minne, A. J. P., Wernberg, T., & Coleman, M. A. (2020). Marine heatwave drives cryptic loss of genetic diversity in underwater forests. *Current Biology*, 30(7), 1199–1206.e2. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.01.051>
- Guzinski, J., Mauger, S., Cock, J. M., & Valero, M. (2016). Characterization of newly developed expressed sequence tag-derived microsatellite markers revealed low genetic diversity within and low connectivity between European *Saccharina latissima* populations. *Journal of Applied Phycology*, 28(5), 3057–3070. <https://doi.org/10.1007/s10811-016-0806-7>
- Halbritter, A. H., Billeter, R., Edwards, P. J., & Alexander, J. M. (2015). Local adaptation at range edges: Comparing elevation and latitudinal gradients. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(10), 1849–1860. <https://doi.org/10.1111/jeb.12701>
- Hampe, A., & Petit, R. J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: The rear edge matters. *Ecology Letters*, 8(5), 461–467. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00739.x>
- Hanelt, D. (2018). Photosynthesis assessed by chlorophyll fluorescence. In D.-P. Häder, & G. S. Erzinger (Eds.), *Bioassays* (pp. 169–198). Amsterdam, the Netherlands: Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811861-0.00009-7>
- Hardie, D. C., & Hutchings, J. A. (2010). Evolutionary ecology at the extremes of species' ranges. *Environmental Reviews*, 18, 1–20. <https://doi.org/10.1139/A09-014>
- Hargrave, M. S., Foggo, A., Pessarrodona, A., & Smale, D. A. (2017). The effects of warming on the ecophysiology of two co-existing kelp species with contrasting distributions. *Oecologia*, 183, 531–543. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3776-1>
- Haug, A., & Jensen, A. (1954). *Seasonal variations in the chemical composition of Alaria esculenta, Laminaria saccharina, Laminaria hyperborea and Laminaria digitata from northern Norway*. Norsk Institutt for Tang- og Tareforskning, Report No. 4.
- Hereward, H. F. R., King, N. G., & Smale, D. A. (2020). Intra-annual variability in responses of a canopy forming kelp to cumulative low tide heat stress: Implications for populations at the trailing range edge. *Journal of Phycology*, 56, 146–158. <https://doi.org/10.1111/jpy.12927>
- Hewitt, G. M. (2004). Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1442), 183–195. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1388>
- Hobday, A. J., Alexander, L. V., Perkins, S. E., Smale, D. A., Straub, S. C., Oliver, E. C. J., ... Wernberg, T. (2016). A hierarchical approach to defining marine heatwaves. *Progress in Oceanography*, 141, 227–238. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.12.014>
- Jakobsson, M., & Rosenberg, N. A. (2007). CLUMPP: A cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics*, 23(14), 1801–1806. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm233>
- Jassby, A. D., & Platt, T. (1976). Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 21(4), 540–547. <https://doi.org/10.4319/lo.1976.21.4.0540>
- Jeffree, E. P., & Jeffree, C. E. (1994). Temperature and the biogeographical distributions of species. *Functional Ecology*, 8(5), 640–650. <https://doi.org/10.2307/2389927>
- Joint, I., & Smale, D. A. (2017). Marine heatwaves and optimal temperatures for microbial assemblage activity. *FEMS Microbiology Ecology*, 93(2), fiw243. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw243>
- Karsten, U., Thomas, D. N., Weykam, G., Daniel, C., & Kirst, G. O. (1991). A simple and rapid method for extraction and separation of low molecular weight carbohydrates from macroalgae using high-performance liquid chromatography. *Plant Physiology and Biochemistry*, 29(4), 373–378.
- Kawecki, T. J. (2000). Adaptation to marginal habitats: Contrasting influence of the dispersal rate on the fate of alleles with small and large effects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267, 1315–1320. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1144>
- Kawecki, T. J., & Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7(12), 1225–1241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x>
- Kelly, M. (2019). Adaptation to climate change through genetic accommodation and assimilation of plastic phenotypes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 374(1768), 20180176. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0176>
- Kettle, A. J., Morales-Muñiz, A., Roselló-Izquierdo, E., Heinrich, D., & Vøllestad, L. A. (2011). Refugia of marine fish in the northeast Atlantic during the last glacial maximum: Concordant assessment from archaeozoology and palaeotemperature reconstructions. *Climate of the Past*, 7, 181–201. <https://doi.org/10.5194/cp-7-181-2011>
- King, N. G., McKeown, N. J., Smale, D. A., Bradbury, S., Stamp, T., Jüterbock, A., ... Moore, P. J. (2020). Hierarchical genetic structuring in the cool boreal kelp, *Laminaria digitata*: Implications for conservation and management. *ICES Journal of Marine Science*, fsaa055. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa055>
- King, N. G., McKeown, N. J., Smale, D. A., & Moore, P. J. (2018). The importance of phenotypic plasticity and local adaptation in driving intraspecific variability in thermal niches of marine macrophytes. *Ecography*, 41(9), 1469–1484. <https://doi.org/10.1111/ecog.03186>
- King, N. G., McKeown, N. J., Smale, D. A., Wilcockson, D. C., Hoelters, L., Groves, E. A., ... Moore, P. J. (2019). Evidence for different thermal ecotypes in range centre and trailing edge kelp populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 514–515, 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.03.004>
- King, N. G., Wilcockson, D. C., Webster, R., Smale, D. A., Hoelters, L. S., & Moore, P. J. (2018). Cumulative stress restricts niche filling potential of habitat-forming kelps in a future climate. *Functional Ecology*, 32(2), 288–299. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12977>
- Lahti, D. C., Johnson, N. A., Ajie, B. C., Otto, S. P., Hendry, A. P., Blumstein, D. T., ... Foster, S. A. (2009). Relaxed selection in the wild. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(9), 487–496. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.010>
- Latowski, D., Kuczyńska, P., & Strzałka, K. (2011). Xanthophyll cycle – a mechanism protecting plants against oxidative stress. *Redox Report*, 16(2), 78–90. <https://doi.org/10.1179/174329211x13020951739938>
- Lenth, R. (2019). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=emmeans>
- Liesner, D., Shama, L. N. S., Diehl, N., Valentin, K., & Bartsch, I. (2020). Thermal plasticity of the kelp *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) across life cycle stages reveals the importance of cold seasons for marine forests. *Frontiers in Marine Science*, 7, 456. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00456>
- Lima, F. P., Ribeiro, P. A., Queiroz, N., Hawkins, S. J., & Santos, A. M. (2007). Do distributional shifts of northern and southern species

- of algae match the warming pattern? *Global Change Biology*, 13(12), 2592–2604. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01451.x>
- Lima, F. P., & Wetthey, D. S. (2012). Three decades of high-resolution coastal sea surface temperatures reveal more than warming. *Nature Communications*, 3, 704. <https://doi.org/10.1038/ncomms1713>
- Longtin, C. M., & Saunders, G. W. (2015). On the utility of mucilage ducts as a taxonomic character in *Laminaria* and *Saccharina* (Phaeophyceae) - The conundrum of *S. groenlandica*. *Phycologia*, 54(5), 440–450. <https://doi.org/10.2216/15-19.1>
- Lüning, K. (1980). Critical levels of light and temperature regulating the gametogenesis of three *Laminaria* species (Phaeophyceae). *Journal of Phycology*, 16, 1–15. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1980.tb02992.x>
- Lüning, K. (1984). Temperature tolerance and biogeography of seaweeds: The marine algal flora of Helgoland (North Sea) as an example. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 38(2), 305–317. <https://doi.org/10.1007/BF01997486>
- Lüning, K. (1990). *Seaweeds: Their environment, biogeography, and eco-physiology*. New York, NY: John Wiley & Sons.
- Lüning, K., & tom Dieck, I. (1990). The distribution and evolution of the Laminariales: North Pacific – Atlantic relationships. In D. J. Garbary, & G. R. South (Eds.), *Evolutionary Biogeography of the Marine Algae of the North Atlantic* (pp. 187–204). Berlin Heidelberg, Germany: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-75115-8>
- Machalek, K. M., Davison, I. R., & Falkowski, P. G. (1996). Thermal acclimation and photoacclimation of photosynthesis in the brown alga *Laminaria saccharina*. *Plant, Cell and Environment*, 19(9), 1005–1016. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1996.tb00207.x>
- Maggs, C. A., Castilho, R., Foltz, D., Henzler, C., Jolly, M. T., Kelly, J., ... Wares, J. (2008). Evaluating signatures of glacial refugia for North Atlantic benthic marine taxa. *Ecology*, 89(11), Supplement, S108–S122. <https://doi.org/10.1890/08-0257.1>
- Martins, N., Tanttu, H., Pearson, G. A., Serrão, E. A., & Bartsch, I. (2017). Interactions of daylength, temperature and nutrients affect thresholds for life stage transitions in the kelp *Laminaria digitata* (Phaeophyceae). *Botanica Marina*, 60(2), 109–121. <https://doi.org/10.1515/bot-2016-0094>
- Mauger, S., Couceiro, L., & Valero, M. (2012). A simple and cost-effective method to synthesize an internal size standard amenable to use with a 5-dye system. *Prime Research on Biotechnology*, 2(3), 40–46.
- Miller, A. D., Coleman, M. A., Clark, J., Cook, R., Naga, Z., Doblin, M. A., ... Bellgrove, A. (2019). Local thermal adaptation and limited gene flow constrain future climate responses of a marine ecosystem engineer. *Evolutionary Applications*, eva.12909, <https://doi.org/10.1111/eva.12909>
- Müller, R., Laepple, T., Bartsch, I., & Wiencke, C. (2009). Impact of oceanic warming on the distribution of seaweeds in polar and cold-temperate waters. *Botanica Marina*, 52(6), 617–638. <https://doi.org/10.1515/BOT.2009.080>
- Nei, M. (1978). Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89, 583–590.
- Neiva, J., Serrão, E. A., Assis, J., Pearson, G. A., Coyer, J. A., Olsen, J. L., ... Valero, M. (2016). Climate oscillations, range shifts and phylogeographic patterns of North Atlantic Fucaceae. In Z.-M. Hu, & C. Fraser (Eds.), *Seaweed Phylogeography* (pp. 279–308). Dordrecht, the Netherlands: Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7534-2_11
- Neiva, J., Serrão, E. A., Paulino, C., Gouveia, L., Want, A., Tamigneaux, É., ... Valero, M. (2020). Genetic structure of ampho-Atlantic *Laminaria digitata* (Laminariales, Phaeophyceae) reveals a unique range-edge gene pool and suggests post-glacial colonization of the NW Atlantic. *European Journal of Phycology*. <https://doi.org/10.1080/09670262.2020.1750058>
- Nepper-Davidsen, J., Andersen, D., & Pedersen, M. (2019). Exposure to simulated heatwave scenarios causes long-term reductions in performance in *Saccharina latissima*. *Marine Ecology Progress Series*, 630, 25–39. <https://doi.org/10.3354/meps13133>
- Nicastro, K. R., Zardi, G. I., Teixeira, S., Neiva, J., Serrão, E. A., & Pearson, G. A. (2013). Shift happens: Trailing edge contraction associated with recent warming trends threatens a distinct genetic lineage in the marine macroalga *Fucus vesiculosus*. *BMC Biology*, 11, 6. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-11-6>
- Olischläger, M., & Wiencke, C. (2013). Seasonal fertility and combined effects of temperature and UV-radiation on *Alaria esculenta* and *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) from Spitsbergen. *Polar Biology*, 36(7), 1019–1029. <https://doi.org/10.1007/s00300-013-1325-5>
- Oliver, E. C. J., Donat, M. G., Burrows, M. T., Moore, P. J., Smale, D. A., Alexander, L. V., ... Wernberg, T. (2018). Longer and more frequent marine heatwaves over the past century. *Nature Communications*, 9, 1324. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03732-9>
- Oppliger, L. V., von Dassow, P., Bouchemousse, S., Robuchon, M., Valero, M., Correa, J. A., ... Destombe, C. (2014). Alteration of sexual reproduction and genetic diversity in the kelp species *Laminaria digitata* at the southern limit of its range. *PLoS One*, 9(7), e102518. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102518>
- Peakall, R., & Smouse, P. E. (2006). GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6, 288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
- Pearson, G. A., Lago-Leston, A., & Mota, C. (2009). Frayed at the edges: Selective pressure and adaptive response to abiotic stressors are mismatched in low diversity edge populations. *Journal of Ecology*, 97(3), 450–462. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01481.x>
- Pekár, S., & Brabec, M. (2016). Marginal models via GLS: A convenient yet neglected tool for the analysis of correlated data in the behavioural sciences. *Ethology*, 122(8), 621–631. <https://doi.org/10.1111/eth.12514>
- Pfündel, E., & Bilger, W. (1994). Regulation and possible function of the violaxanthin cycle. *Photosynthesis Research*, 42(2), 89–109. <https://doi.org/10.1007/BF02187121>
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & R Core Team. (2019). {nlme}: Linear and nonlinear mixed effects models. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=nlme>
- Poloczanska, E. S., Brown, C. J., Sydeman, W. J., Kiessling, W., Schoeman, D. S., Moore, P. J., ... Richardson, A. J. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, 3(10), 919–925. <https://doi.org/10.1038/nclimate1958>
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155, 945–959.
- Provan, J., & Bennett, K. D. (2008). Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(10), 564–571. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.010>
- Provan, J., & Maggs, C. A. (2012). Unique genetic variation at a species' rear edge is under threat from global climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1726), 39–47. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0536>
- Provasoli, L. (1968). Media and prospects for the cultivation of marine algae. In *Cultures and Collections of Algae*. Proceedings of the US-Japan Conference, Hakone, September 1966 (pp. 63–75). Japan Society of Plant Physiology.
- QGIS Development Team (2019). QGIS Geographic Information System. Retrieved from <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team. (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Raybaud, V., Beaugrand, G., Goberville, E., Delebecq, G., Destombe, C., Valero, M., ... Gevaert, F. (2013). Decline in kelp in West Europe

- and climate. *PLoS One*, 8(6), e66044. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066044>
- Reed, T. E., Schindler, D. E., & Waples, R. S. (2011). Interacting effects of phenotypic plasticity and evolution on population persistence in a changing climate. *Conservation Biology*, 25(1), 56–63. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01552.x>
- Reichert, K., Buchholz, F., & Giménez, L. (2008). Community composition of the rocky intertidal at Helgoland (German Bight, North Sea). *Helgoland Marine Research*, 62(4), 357–366. <https://doi.org/10.1007/s10152-008-0123-x>
- Robuchon, M., Le Gall, L., Mauger, S., & Valero, M. (2014). Contrasting genetic diversity patterns in two sister kelp species co-distributed along the coast of Brittany, France. *Molecular Ecology*, 23(11), 2669–2685. <https://doi.org/10.1111/mec.12774>
- Roleda, M. Y., Hanelt, D., & Wiencke, C. (2006). Growth and DNA damage in young *Laminaria* sporophytes exposed to ultraviolet radiation: Implication for depth zonation of kelps on Helgoland (North Sea). *Marine Biology*, 148(6), 1201–1211. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0169-0>
- Roleda, M. Y., & Hurd, C. L. (2019). Seaweed nutrient physiology: Application of concepts to aquaculture and bioremediation. *Phycologia*, 58(5), 552–562. <https://doi.org/10.1080/0031884.2019.1622920>
- Rosenberg, N. A. (2004). DISTRUCT: A program for the graphical display of population structure. *Molecular Ecology Notes*, 4, 137–138. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2003.00566.x>
- Rothman, M. D., Mattio, L., Anderson, R. J., & Bolton, J. J. (2017). A phylogeographic investigation of the kelp genus *Laminaria* (Laminariales, Phaeophyceae), with emphasis on the South Atlantic Ocean. *Journal of Phycology*, 53(4), 778–789. <https://doi.org/10.1111/jpy.12544>
- Ruthrof, K. X., Breshers, D. D., Fontaine, J. B., Froend, R. H., Matusick, G., Kala, J., ... Hardy, G. E. S. J. (2018). Subcontinental heat wave triggers terrestrial and marine, multi-taxa responses. *Scientific Reports*, 8, 13094. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-31236-5>
- Sanford, E., & Kelly, M. W. (2011). Local adaptation in marine invertebrates. *Annual Review of Marine Science*, 3, 509–535. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120709-142756>
- Schaffelke, B., & Lüning, K. (1994). A circannual rhythm controls seasonal growth in the kelps *Laminaria hyperborea* and *L. digitata* from Helgoland (North Sea). *European Journal of Phycology*, 29(1), 49–56. <https://doi.org/10.1080/09670269400650471>
- Scheschonk, L., Becker, S., Hehemann, J. H., Diehl, N., Karsten, U., & Bischof, K. (2019). Arctic kelp eco-physiology during the polar night in the face of global warming: A crucial role for laminarin. *Marine Ecology Progress Series*, 611, 59–74. <https://doi.org/10.3354/meps12860>
- Schiener, P., Black, K. D., Stanley, M. S., & Green, D. H. (2015). The seasonal variation in the chemical composition of the kelp species *Laminaria digitata*, *Laminaria hyperborea*, *Saccharina latissima* and *Alaria esculenta*. *Journal of Applied Phycology*, 27, 363–373. <https://doi.org/10.1007/s10811-014-0327-1>
- Seródio, J., & Lavaud, J. (2011). A model for describing the light response of the nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence. *Photosynthesis Research*, 108, 61–76. <https://doi.org/10.1007/s11120-011-9654-0>
- Simonson, E. J., Scheibling, R. E., & Metaxas, A. (2015). Kelp in hot water: I. Warming seawater temperature induces weakening and loss of kelp tissue. *Marine Ecology Progress Series*, 537, 89–104. <https://doi.org/10.3354/meps11438>
- Smale, D. A., Wernberg, T., & Vanderklift, M. A. (2017). Regional-scale variability in the response of benthic macroinvertebrate assemblages to a marine heatwave. *Marine Ecology Progress Series*, 568, 17–30. <https://doi.org/10.3354/meps12080>
- Smale, D. A., Wernberg, T., Yunnice, A. L. E., & Vance, T. (2015). The rise of *Laminaria ochroleuca* in the Western English Channel (UK) and comparisons with its competitor and assemblage dominant *Laminaria hyperborea*. *Marine Ecology*, 36, 1033–1044. <https://doi.org/10.1111/maec.12199>
- Soulé, M. (1973). The epistasis cycle: A theory of marginal populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 165–187. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.001121>
- Starko, S., Soto Gomez, M., Darby, H., Demes, K. W., Kawai, H., Yotsukura, N., ... Martone, P. T. (2019). A comprehensive kelp phylogeny sheds light on the evolution of an ecosystem. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 136, 138–150. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.04.012>
- Steneck, R. S., Graham, M. H., Bourque, B. J., Corbett, D., Erlandson, J. M., Estes, J. A., & Tegner, M. J. (2002). Kelp forest ecosystems: Biodiversity, stability, resilience and future. *Environmental Conservation*, 29(4), 436–459. <https://doi.org/10.1017/S0376892902000322>
- Straub, S. C., Wernberg, T., Thomsen, M. S., Moore, P. J., Burrows, M. T., Harvey, B. P., & Smale, D. A. (2019). Resistance, extinction, and everything in between – The diverse responses of seaweeds to marine heatwaves. *Frontiers in Marine Science*, 6, 763. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00763>
- Stuart-Smith, R. D., Edgar, G. J., & Bates, A. E. (2017). Thermal limits to the geographic distributions of shallow-water marine species. *Nature Ecology and Evolution*, 1(12), 1846–1852. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0353-x>
- Tatewaki, M. (1966). Formation of a crustaceous sporophyte with unicellular sporangia in *Scytosiphon lomentaria*. *Phycologia*, 6(1), 62–66. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-6-1-62.1>
- Teagle, H., Hawkins, S. J., Moore, P. J., & Smale, D. A. (2017). The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 492, 81–98. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.01.017>
- tom Dieck, I. (1992). North Pacific and North Atlantic digitate *Laminaria* species (Phaeophyta): Hybridization experiments and temperature responses. *Phycologia*, 31(1992), 147–163. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-31-2-147.1>
- Uhrmacher, S., Hanelt, D., & Nultsch, W. (1995). Zeaxanthin content and the degree of photoinhibition are linearly correlated in the brown alga *Dictyota dichotoma*. *Marine Biology*, 123, 159–165. <https://doi.org/10.1007/BF00350335>
- Valero, M., Destombe, C., Mauger, S., Ribout, C., Engel, C. R., Daguin-Thiebaut, C., & Tellier, F. (2011). Using genetic tools for sustainable management of kelps: A literature review and the example of *Laminaria digitata*. *Cahiers De Biologie Marine*, 52(4), 467–483.
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M. B., Balaguer, L., Benito-Garazón, M., ... Zavala, M. A. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*, 17(11), 1351–1364. <https://doi.org/10.1111/ele.12348>
- van den Hoek, C. (1982). The distribution of benthic marine algae in relation to the temperature regulation of their life histories. *Biological Journal of the Linnean Society*, 18(2), 81–144. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1982.tb02035.x>
- Weir, B. S., & Cockerham, C. C. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38(6), 1358–1370. <https://doi.org/10.2307/2408641>
- Wernberg, T., Coleman, M. A., Bennett, S., Thomsen, M. S., Tuya, F., & Kelaher, B. P. (2018). Genetic diversity and kelp forest vulnerability to climatic stress. *Scientific Reports*, 8, 1851. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20009-9>
- Wernberg, T., & Filbee-Dexter, K. (2019). Missing the marine forest for the trees. *Marine Ecology Progress Series*, 612, 209–215. <https://doi.org/10.3354/meps12867>

- Wiencke, C., Bartsch, I., Bischoff, B., Peters, A. F., & Breeman, A. M. (1994). Temperature requirements and biogeography of Antarctic, Arctic and amphiequatorial Seaweeds. *Botanica Marina*, 37(3), 247–259. <https://doi.org/10.1515/botm.1994.37.3.247>
- Wilson, K. L., Kay, L. M., Schmidt, A. L., & Lotze, H. K. (2015). Effects of increasing water temperatures on survival and growth of ecologically and economically important seaweeds in Atlantic Canada: Implications for climate change. *Marine Biology*, 162(12), 2431–2444. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2769-7>
- Wiltshire, K. H., Malzahn, A. M., Wirtz, K., Greve, W., Janisch, S., Mangelsdorf, P., ... Boersma, M. (2008). Resilience of North Sea phytoplankton spring bloom dynamics: An analysis of long-term data at Helgoland Roads. *Limnology and Oceanography*, 53(4), 1294–1302. <https://doi.org/10.2307/40058252>
- Wright, S. W., Jeffrey, S. W., Mantoura, R. F. C., Llewellyn, C. A., Bjørnland, T., Repeta, D., & Welschmeyer, N. (1991). Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 77, 183–196. <https://doi.org/10.3354/meps077183>
- Yamaguchi, T., Ikawa, T., & Nisizawa, K. (1966). Incorporation of radioactive carbon from $H^{14}CO_3^-$ into sugar constituents by a brown alga, *Eisenia bicyclis*, during photosynthesis and its fate in the dark. *Plant and Cell Physiology*, 7(2), 217–229. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a079175>
- Zhen, Y., & Ungerer, M. C. (2008). Relaxed selection on the *CBF/DREB1* regulatory genes and reduced freezing tolerance in the southern range of *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Biology and Evolution*, 25(12), 2547–2555. <https://doi.org/10.1093/molbev/msn196>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R. M. Gail, K. Krickeberg, J. M. Samet, A. Tsiatis, and W. Wong (Eds.) New York, NY: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>

How to cite this article: Liesner D, Fouqueau L, Valero M, et al. Heat stress responses and population genetics of the kelp *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) across latitudes reveal differentiation among North Atlantic populations. *Ecol Evol.* 2020;00:1–34. <https://doi.org/10.1002/ece3.6569>

Troisième partie

Variation spatio-temporelle des populations de *L. digitata*

L'étude de la connectivité des populations de *L. digitata* le long de la côte bretonne représente un enjeu intéressant dans le cadre de ma thèse. En effet, il existe une mosaïque de température (maximum, minimum et amplitude) à l'échelle de cette péninsule (Gallon et al., 2014) qui peut être mise en parallèle avec l'étude d'adaptation locale effectuée à plus grande échelle (*cf.* Chapitre 2). De plus, pour les organismes marins la Bretagne est considérée comme une zone de transition biogéographique entre les provinces tempérées chaudes et froides (*cf.* Chapitre 1) et représente la limite d'aire de répartition Sud de *L. digitata*. Outre les aspects évolutifs, les forêts de laminaires sont particulièrement convoitées dans cette région. Une connaissance plus approfondie de la connectivité pourrait être utile pour des aspects de conservation futurs. Les différentes approches empruntées dans cette partie nous permettront de mieux comprendre la connectivité entre les populations bretonnes (Chapitre 3), d'identifier des populations isolées et de voir comment évoluent les paramètres génétiques de ces populations dans le temps (Chapitre 4). Ces études ont été faites à partir de données génétiques obtenues à partir de 7 à 11 marqueurs microsatellites. Bien que ces données soient suffisantes pour estimer la connectivité et la diversité génétique, elles peuvent être insuffisantes dans le cas où nous voulons assigner les individus à des échelles spatiales plus fines. Afin de surmonter cette difficulté, nous avons développé 20 nouveaux marqueurs microsatellites (Chapitre 5), doublant ainsi le nombre de marqueurs microsatellites disponibles pour cette espèce. Ces nouveaux marqueurs ont notamment été utilisés pour analyser les données de suivis démographiques effectués dans deux populations bretonnes de *L. digitata* : une population située en limite Sud de l'aire de distribution (Quiberon) et une population située au centre de l'aire de distribution (Roscoff, Annexe S6).

Chapitre 3

Étude sur la contribution de la distance géographique, de la connectivité et de la discontinuité de l'habitat chez *L. digitata*

L'objectif de ce chapitre est de quantifier (au moyen d'une db-RDA) la contribution relative de la distance géographique, des courants marins et de la discontinuité de l'habitat sur la structure génétique neutre de *L. digitata*. La structure génétique a été mesurée à l'aide de données obtenues avec 11 marqueurs microsatellites chez 38 populations réparties depuis le Sud de la Bretagne jusqu'au Nord-Pas-de-Calais.

Fouqueau L., Reynes L., Assis J., Bajjouk T., Blanfuné A., Chevalier C., Laurans M., Sourisseau M., Tempera F., Valero M.

INTRODUCTION

The persistence of populations living in heterogeneous environments crucially depends on the interaction between changes of the environment in space and time, and the way individuals or propagules move between locations. The intensity of gene flow occurring between populations is generally inferred indirectly from the spatial genetic structure, that is, study how much populations are differentiated, which in turn is commonly inferred on the basis of allele frequencies (F-statistics, Wright 1951). Population structure, or the similarity between allele frequencies in different populations, therefore depends on the rate of gene flow, but also on the strength of local genetic drift linked to demographic and other populations' characteristics. If dispersal is restricted in space, one expects that genetic similarity will be larger between closer populations, which is the assumption of the well-known isolation-by-distance (IBD) model (Slatkin 1993). Nonetheless, dispersal of natural populations may be much more complex due, for instance, to variation in dispersal rate (in space and time), occasional long distance dispersal or the presence of barriers to gene flow (mountains, wind, currents *etc.*). The interaction between environmental heterogeneity and dispersal is also of interest when considering the emergence of local adaptation (Kawecki and Ebert 2004). Classically, gene flow has been considered as an opposing force to local adaptation (Wright 1986; Slatkin 1987), which may be especially true for sink populations that would go extinct without recurrent immigration (Holt and Gomulkiewicz 1997). Nonetheless, while gene flow tends to oppose the effects of directional selection in some cases, it does also replenish the local genetic variation (Lenormand 2002). Indeed, by bringing new genotypes, gene flow can prevent populations from inbreeding and bring more material upon which selection can act (Henry et al. 2015). This effect can be of particular importance at the edges of species' range distribution where populations can be more fragmented and are less dense (Haag and Ebert 2004; Henry et al. 2015), or more generally for populations isolated from gene flow (Molofsky and Ferdy 2005). Therefore, clarifying populations' connectivity represents a first step for the understanding of populations' adaptation and persistence.

Marine organisms have been historically viewed as open populations due to the apparent lack of barriers to gene flow (Sanford and Kelly 2011). Nowadays, this view is abandoned due to the growing amount of evidence showing the presence of genetic structure in different marine species, despite their high dispersal potential and dispersal strategies (Kelly and Palumbi 2010; Selkoe et al. 2016; Benestan et al. 2016; Xuereb et al. 2018; Coscia et al. 2020). In fact, theoretical and empirical works have shown that ocean currents play a major role in the establishment of range limits (Gaylord and Gaines 2000), connectivity pattern (Ayata et al. 2010) and populations' genetic structure (White et al. 2010). This could be especially true for species occurring along the coast, as nearshore circulation patterns are considered as particularly complex (Gaylord et al. 2002; Coleman et al. 2011). In this context, the field of seascape genetics has emerged in order to understand how seascape impacts the realized dispersal, genetic variation and spatial structure using a large variety of models and methods (Selkoe et al. 2016). In fact, the early investigations of seascape genetics focused on the role of ocean currents in generating spatial genetic patterns (Liggins et al. 2013). For that purpose, tools and techniques from oceanography were used to describe the dynamic nature of the marine environment in order to properly incorporate its effect on statistical models. The promising performance of such statistical frameworks has allowed to clarify the relative contribution of ocean currents on the genetic structure of populations across a wide range of case studies (e.g. White et al. 2010; Alberto et al. 2011; Benestan et al. 2016, 2021; Xuereb et al. 2018; Coscia et al. 2020). Nevertheless, these approaches are still underrepresented among putatively low dispersal marine species such as kelp and Fucales (but see Alberto et al. 2011; Brennan et al. 2014; Assis et al. 2018; Durrant et al. 2018; Reynes et al. 2021).

Kelp forests are the dominant feature of many temperate coastlines and are considered as foundation species of valuable conservation status as they provide habitat and food for a large number of species (Jayathilake and Costello 2020; Coleman and Veenhof 2021). Nonetheless, they are nowadays threatened worldwide due to intense exploitation or other human activities such as habitat loss, reduction of water quality and global warming (Smale 2020, but see Krumhansl et al. 2016). In particular, kelp species are considered as cold-water species and sea surface temperature (SST) is considered as the main abiotic factor shaping their distribution and survival (Lüning 1990; Bartsch et al. 2008). Many recent studies have shown the harmful consequences of the gradual increase in SST as well as the increase in frequency of marine heatwaves on kelp forests (Wernberg

et al. 2016; Filbee-Dexter et al. 2016; Starko et al. 2019; Cavanaugh et al. 2019; Rogers-Bennett and Catton 2019; Coleman et al. 2020), especially in populations at the warm edges (Fernández 2011; Starko et al. 2019; Arafeh-Dalmau et al. 2019; Filbee-Dexter et al. 2020). This could be due to the fact that peripheral populations are generally facing the greatest consequences of global warming, but also because their adaptive capacity is reduced due to their lower genetic diversity. In this context, dispersal that allows colonization of new and eventually more favourable habitat can be seen as a bet-hedging strategy (Ronce 2007), nonetheless whether this can be applied for marine species is unclear. Within kelp species, dispersal is considered to be mainly mediated by meiospores and as drifting plants or fertile plant fragments that are both known to be dependent on currents (Gaylord et al. 2002). Although female and male gametes are released in the water column by microscopic gametophytes, dispersal of gametes is generally considered to be negligible (Fraser et al. 2009).

Laminaria digitata is a species of kelp occurring in the Northern Hemisphere on both Eastern and Western Atlantic coasts, with its geographic distribution ranging from the South of Brittany until Spitzberg in the North-East Atlantic (Kain 1979; Lüning 1990). This species of kelp is usually distributed in a narrow, linear band along the coast spanning the lower intertidal and upper subtidal zones (Robuchon et al. 2014) and thus represents an interesting model organism to test the effect of oceanographic currents on genetic structure. In addition, mean SST has been shown to vary with the latitude along the North-East distribution of *L. digitata*, and several studies were therefore able to show signs of local adaptation (King et al. 2019; Liesner et al. 2020), with different thermal adaptation between populations from Northern and Southern Brittany (Liesner et al. 2020). This latter result is in agreement with the fine scale changes in SST occurring along Brittany, with the Western and North-Western regions being cooler and less affected by climate change than Southern and North-Eastern regions (Gallon et al. 2014). In fact, Liesner et al. (2020) showed that the Southernmost population was the most tolerant to heat stress, on the basis of growth rate and photosynthetic performance. Nonetheless, this population is associated with poor genetic diversity (Oppliger et al. 2014), which could hamper further adaptation to an increase in SST. This concern is also applied to populations that are isolated from gene flow due to habitat discontinuity and ocean currents as suggested by Billot et al. (2003). Therefore, a quantitative evaluation of the importance of environmental factors on the connectivity at the scale of Brittany will be a valuable work in order to estimate the influence of connectivity in adaptation to SST, as well as the persistence of populations *per se*.

By using a dataset constituted of genetic samples from 38 populations ranging from the Southern range limit of *L. digitata* until the Northernmost population of the French coast situated in the Eastern part of the English Channel; we investigated how much dispersal is mediated by geographic distances, ocean currents, habitat discontinuities, sea water temperature and sampling year. A multivariate analytical method (db-RDA) was used to capture the contribution of each environmental factor as well as the sampling year in the neutral genetic differentiation. In addition, we investigated the directionality of gene flow using the connectivity matrix obtained from a Lagrangian simulation, as well as the results from the detection of first generation migrants. Finally, we tested the importance of populations' positions (mainland or island) on their connectivity and genetic diversity.

MATERIAL AND METHODS

Samples

Populations of *L. digitata* were sampled between 2003 to 2015 in 38 sites ranging from the Southern limit of its NE Atlantic distribution (Southern Brittany, 47° latitude), until the Strait of Dover, at the entrance of the North Sea (50° latitude, Table 1, Figure 1). Among these populations, 13 are located on islands while 25 along the coastline (Table 1, Figure 1). Some of these populations were sampled and genotyped in previously published studies as indicated in Table 1. At each site, blade tissue was collected from 30 to 50 randomly chosen sporophytes. Tissue samples were then wiped, cleaned from epiphytes and stored in silica-gel crystals until DNA extraction.

Microsatellite genotyping

DNA extraction

DNA was extracted from 8–12 mg of dried tissue using the NucleoSpin 96 Plant II kit (Macherey-Nagel GmbH & Co. KG) following the manufacturer's instructions. The lysis, microsatellite amplification and scoring was performed for 12 polymorphic loci following Robuchon et al. (2014). Multiplex PCRs were modified using 5X GoTaq Flexi colorless reaction buffer (Promega Corp., Madison, USA) instead of 1X and performed using a T100™ Thermal Cycler (Bio-Rad Laboratories Inc.).

Microsatellite amplification, scoring, and correction

Among the markers used, six were previously developed for *L. digitata* (Ld148, Ld158, Ld167, Ld371, Ld531, and Ld704; Billot et al. 1998) and five for *L. ochroleuca* (Lo4-24, Lo454-17, Lo454-23, Lo454-24, and Lo454-28; Coelho et al., 2014). Alleles were sized using the SM594 size standard (Mauger et al. 2012) and scored manually using GeneMapper 4.0 (Applied Biosystems). Individuals for which more than one locus did not amplify were removed from the dataset, giving a total of 1078 individuals used in our study (Table 1).

Genetic diversity

Prior to genetic analysis, null allele frequencies were estimated on the raw microsatellites datasets using MICROCHECKER (Van Oosterhout et al. 2006). As we expect the frequency of null alleles to increase with the mutation rate (*i.e.* polymorphism), we also tested the occurrence of null alleles for each marker by looking at the correlation between the mean number of observed alleles (N_a) and the number of individuals for which there was no amplification. In order to test the independence of each marker, genotypic linkage disequilibrium was calculated for all pairs of markers among each of the populations using FSTAT 2.9.3 (Goudet 2001) and the significance was tested with 1000 permutations using the same software. Single and multilocus estimates of genetic diversity were calculated for each population as the expected heterozygosity (H_e , sensu Nei 1978), observed heterozygosity (H_o), and number of private alleles (P_a) using GenAlEx 6.5 (Peakall and Smouse 2006). For the private alleles, we took into account the mean private alleles, as well as the sum of private alleles observed across markers. In addition, standardized allelic richness (A_r) was computed using the rarefaction method of FSTAT. The standard error is obtained by taking the standard deviation of one of the estimators of genetic diversity divided by the square root of the number of markers (*i.e.* $\sigma/\sqrt{11}$). The estimate of deviation from random mating (F_{IS}) was calculated according to Weir and Cockerham (1984), and statistical significance was computed using GENETIX 4.02 (Belkhir et al. 2004) based on 1000 permutations.

Population structure

Population structure was first investigated by the analysis of the pairwise estimates of F_{ST} (Weir and Cockerham 1984) and their significance was computed with 1000 permutations on FSTAT. Population structure was additionally assessed with two multivariate methods: a Principal Component Analysis (PCA), using the R (R Core Team 2017) package “adeget” (Jombart 2008) and a sparse non-negative matrix factorization (sNMF), using the R package “LEA” (Frichot and François 2015). While the PCA describes the global diversity, the approach used in the program sNMF aims to characterize population structure by estimating individual ancestry coefficients that represent the proportion of an individual genome that originates from different ancestral gene pools (Frichot et al. 2014). This method has been shown to produce results that are comparable to programs such as ADMIXTURE (Alexander et al. 2009) and STRUCTURE (Pritchard et al. 2000), but have the advantage of avoiding Hardy–Weinberg equilibrium assumptions (Frichot et al. 2014). We calculated ancestry coefficients for 1–38 ancestral populations (K) using 200 replicates for each K with 100,000 numbers of iteration. Different values for the regularization parameter α were used (1, 10 and 100); the preferred number of K was chosen using the cross-entropy criterion.

Population and parentage assignment.

In order to identify contemporary immigration events among the studied populations, all the individuals have been affected to one of the populations using a partial Bayesian classification method (Rannala and Mountain 1997) in GENECLASS 2 together with a Monte Carlo resampling method (Paetkau et al. 2004). This approach can be powerful to explore the role of marine currents in the genetic differentiation among populations and the direction of migration by determining the likelihood of drawing a particular multilocus genotype from a resident and from a potential source site. Therefore, these assignment methods provide important demographic information (source/sink population). This method is based on the assumption that loci are independent (*i.e.* no linkage disequilibrium) and computes for each individual the probability of belonging to the population where it was sampled (10,000 genotypes have been simulated for the Monte Carlo algorithm with a type 1 error fixed at 0.01, Cornuet et al. 1999; Paetkau et al. 2004). Moreover, since we did not sample all potential source sites, we used $L = L_{home}$ as the statistical criterion for the likelihood computation (Piry et al. 2004).

Model of connectivity

Hydrodynamic Modelling

Flow fields were provided by a 3D regional configuration (MANGA2500) of a hydrodynamic model (MARS3D, Lazure and Dumas 2008). The hydrodynamic configuration covers an area ranging from 41°N until 55°N, and from 18°W until 9°30'E, with a regular grid of 2.5km for the horizontal resolution and 40 sigma levels for the vertical resolution. This grid encompasses all populations of the current study, from south Brittany until the English Channel. This regional configuration also integrates six zooms (AGRIF 2 ways, Debreu et al. 2008) with a higher horizontal resolution along the coast (500m). The model was forced by meteorological data obtained from the Météo-France ARPEGE model and AROME for the nested zooms. At the boundaries of the global 3D domain, the forcing by tides was provided by a larger 2D model, which covers the northwest Atlantic Ocean, forced with 14 tidal constituents (Lyard et al. 2006).

Lagrangian Modelling

The Lagrangian trajectory of particles (meiospores or fertile parts of the thallus) was modelled using ICHTHYOP v.3.3.6 (Lett et al. 2008), which employed the hourly 3D flow fields as input data. Lagrangian simulations were performed from June to October, which is considered the highest peak of the fertility period of *L. digitata* (Bartsch et al. 2008). To simulate the dispersal stage of meiospore in natural populations, particles were released within a radius of 2 km at the depth (± 1 m) of the studied populations. Among the 38 populations used in the study, 6 populations were sampled at a distance lower than the spatial resolution of the hydrodynamic model. Therefore, the Lagrangian simulations were performed using 32 out of the 38 localities, by excluding sites S13, S14, S16, S17, S22 and S23 (Table 1, Figure 1). The particles were allowed to drift close to the surface for a maximum time limit of 15 days. This duration was taken in order to account the possibility of dispersal by fertile thallus and meiospores, while reducing the computational time of simulations. Indeed, the average time of dispersal between pairs of populations would indicate whether dispersal occurs via meiospores, or by fertile thallus when exceeding the lifespan of meiospores. The computational time step (dt) of the Lagrangian model was set to 300s and particle position was recorded every 20min. For each simulation, 5000 particles were released every two hours from each location. Thanks to the support of the high-performance computing (HPC) cluster of the OSU Pythéas Institute (Marseille), this configuration was subsequently applied for each of the 32 locations and repeated for 8 days per month using the hydrodynamic outputs corresponding to the years 2014 and 2015. At the end of this step, 960 dispersal events per locality were simulated over two years; pairwise oceanographic connectivity (P_{ij}) was estimated using the MATLAB scripts from Reynes et al. (2021), and is defined as the following equation: $P_{ij} = N_{i,j}/N_i$, with N_i corresponding to the total number of released particles from site i and $N_{i,j}$ the total number of released particles from site i arriving in site j within the 15 days of dispersal time. Finally, P_{ij} was averaged over the full period of the simulation, in order to obtain the mean connectivity matrix. This connectivity matrix therefore reflects the influence of a wide range of oceanographic processes, such as differences in wind speeds and tides intensity, on the dispersal processes.

Geographic distance and Habitat Continuity

Using the GIS database, we generated a matrix of geographic distance between all pairs of sites. When both populations were at the coast, the distance was calculated following the coastline. To calculate the geographical distances between an island population (X) and a coastal population (Y), we first calculated the shortest distance from the island site (X) to the nearest point at the coast (Z), then we calculated the distance from point Z to the site Y following the coastline. We used the same logic to calculate the distances between two island sites (A and B): shortest distances of A and B to the coast (respectively C and D), then the distance between C and D following the coastline. Using IFREMER database on rocky substratum, we generated a matrix of habitat discontinuity between all pairs of sites. Habitat discontinuity was estimated as the proportion of non-rocky habitat between pairs of sites (*i.e.*: habitat discontinuity between sites U and T = $1 - ((\text{geographical distance between U and T}) - (\text{distance of rocky habitat between U and T})) / \text{geographical distance between U and T}$). We then took the average in terms of habitat discontinuity associated with each population in order to have a measure of their isolation.

Temperature data

To represent the current temperature ranges experienced by each population, satellite-obtained daily mean sea-surface temperature data with a resolution of $0.05^\circ \times 0.05^\circ$ were generated representatively for 2016 and 2017 using E.U. Copernicus Marine Service Information (E.U. Copernicus Marine Service, 2019). From this data, the minimum, maximum and average of the annual temperature was kept for each population.

Linking environmental predictors to genetic structure

We conducted a Distance Based Redundancy Analysis (db-RDA, Legendre and Andersson 1999) to investigate the relative contribution of geographic distance, dispersal mediated by ocean currents, sampling year, temperature and habitat discontinuity on the response variable. The response variable is the population's coordinates on a principal coordinate analysis (PCoA) obtained from the F_{ST} matrix. These analyses were done at two spatial scales: within a local regional area, including 25 semi-continuous populations from the south Brittany (S1) to the north-western Brittany (S31) and a second scale which included all the populations considered in the Lagrangian simulations (*cf.* subsection Hydrodynamic Modelling). This distinction was done in order to consider the effect of the strong discontinuity between the north-western Brittany populations and the ones within the Bay of Saint-Malo and further north up to the north of France (S38). The environmental predictors accounting for geographic distance and ocean currents were transformed as distance-based Moran's eigenvector maps or dbMEM (Dray et al. 2006) and Asymmetric Eigenvector Maps or AEM (Blanchet et al. 2008), respectively. Considering AEM predictors, the mean oceanographic connectivity matrix was transformed into a nodes-to-edges matrix. From this matrix, 154 connectivity links (*i.e.* edge) were identified among the 32 populations considered (*i.e.* node). The edges were finally weighted by the probability of dispersal before calculating AEM predictors with the "adespatial" v.0.3.8 R package. Considering dbMEM predictors, the resulting geographic distance matrix was used as input data for computing dbMEM eigenvectors with the "adespatial" package. We kept the default settings for truncations. To facilitate the identification of irrelevant predictors and the ones that are highly correlated an elastic net regularized regression was performed using the "glmnet" package in R (Friedman et al. 2010). This type of method is considered to be successful when the number of predictors exceed the sample size (Ogutu et al. 2012) which was our case at both local and global scale. The remaining variables were selected in the db-RDA models through a stepwise forward procedure using the ordiR2step function in the "vegan" R package. The ordiR2step function selects variables to build the 'optimal' model, defined as the model with the highest adjusted coefficient of determination (R^2_{adj}). Analysis of variance (ANOVAs; 1000 permutations) was performed to assess the significance of the model and axis.

Statistical analysis

Genetic diversity estimators, F_{IS} and F_{ST}

To test the null hypothesis that isolated populations and the ones from continuous stands did not differ in genetic diversity, a one-way ANOVA was performed for each of the estimators of genetic diversity, as well as for F_{IS} in R. The homoscedasticity and the normality of residuals was checked using, respectively, a Bartlett and a Shapiro test prior to the analyses. If at least one of the tests was significant, thus rejecting the hypothesis that allows the use of the ANOVA, a Wilcoxon test (wilcox.test function available in the "stats" package) was used to infer the effect of geographical status on genetic diversity. We used the same type of analysis to test whether populations sampled in islands differ in genetic diversity compared to coastline populations.

Mantel tests

Mantel tests were used to test the correlation between pairwise genetic distance (F_{ST}) and geographic distances. Correlations were tested using the mantel.test function available in the "nfc" R package with 10,000 permutations.

RESULTS

Genetic diversity & Null alleles

The results obtained from MICROCHECKER as well as the correlation between the number of alleles and the number of genotypes with missing data (p -value = 0.272) suggest that the presence of null alleles was negligible. In addition, no significant genotypic linkage disequilibrium was obtained, therefore the whole dataset was conserved for genetic diversity analyses. A PCA was run on the whole dataset in order to identify potential outliers (data not shown). This method allowed us to identify 12 individuals of *L. hyperborea*, a sister species with overlapping range distribution with *L. digitata*. Their identities were additionally confirmed based on the size of the alleles at markers Ld148, Ld158, Ld704, Lo4-24 and Lo454-23 (Mauger et al. *accepted*). These individuals were sampled in S6 (2 ind.), S9 (1 ind.), S27 (3 ind.), S28 (3 individuals), S31 (1 ind.), S34 (1 ind.) and S36 (1 ind.) and were removed from our dataset, giving a total of 1066 individuals.

Values of genetic diversity averaged over the 11 markers are provided in Table 2. Most quantities varied by a factor two to three among study populations: the lowest value was always associated to S38 (Dover Strait), whereas the highest was associated with populations from the Western/Northern coastline of Brittany (S11-S13, S19 and S29, Table 2). Variation in terms of genetic diversity was the highest for allelic richness, with a minimum value of 2.515 and a maximum of 6.053. Departure from HW equilibrium (F_{IS}) showed a significant deficit of heterozygotes for several populations (Table 2). One of the individuals from S32 appeared to be homozygous for all markers, although this population does not show any significant departure from HW equilibrium. Repeated Multilocus genotypes (MLG hereafter) were detected in S4 (1 MLG shared in 2 individuals), S22 (2 MLG were detected, and each MLG is shared between 2 individuals) and S34 (1 MLG shared in 2 individuals).

Population Structure

Pairwise mean F_{ST} values among loci and their significance based on permutation tests are given in Table S1. Some populations showed a higher mean F_{ST} compared to other populations (Table 3). In particular, populations from the Southern range limit (S1-S4); Locquirec (S27); populations from the Bay of Saint-Malo (S32-S35) and the population from Dover Strait (S38) are associated with the highest average of F_{ST} values (Table 3). This last population (S38) is characterized by specific changes in allele frequencies compared to the rest of the sites: at the locus Ld148, two alleles (189 and 198) present in all populations are absent in S38 (only the alleles 186 and 195 are present in this population, Figure S1). At the locus Ld371 two alleles are especially abundant in S38 (126 and 132, Figure S1); and finally, all individuals are homozygous at locus Lo454-17 (allele 180 is fixed), while this locus is polymorphic in the rest of the populations (results not shown). The results from the admixture analysis using sNMF program were run with different values for the regularization parameter α which controls the regularity of ancestry estimates over geographic space. In other words, large values of α imply that ancestry coefficients have similar values for nearby individuals, whereas small values of α ignore spatial autocorrelation in allele frequencies. The cross-entropy criterion was used in order to choose the best number of genetic clusters across the three different values of α (1, 10, 100). This criterion suggests that the number of clusters associated with one of the lowest cross-entropy, while giving the clearest result, was $K = 5$, obtained for $\alpha = 100$ (cross-entropy value = 0.228, Figure S2). These five clusters correspond to the five populations from the Southern range limit; the other Southern populations and all populations from Western Brittany; populations from the North-Western Brittany; populations from North-Eastern Brittany and the last cluster includes populations from the Bay of Saint-Malo and Northward (Figure 2A).

Table 1. N°: Number as figured in Figure 1; Geographical locations (Longitude, Latitude); Code: Populations' name used in previous studies; year of sampling; Position: Island versus Coastal characteristic of the sites used in this study; Nb Ind: number of individuals used in our analysis. The last column indicates the source of the data, when not produced for this study.

N°	Lat.	Long.	Code	Locality	Year	Position	Nb. Ind.	Source
S1	47.339	-2.892	HOE	Hoedic	2011	Island	30	Robuchon et al. (2014)
S2	47.394	-2.958	HO2	Houat	2011	Island	30	Robuchon et al. (2014)
S3	47.328	-3.124	SB0X	Belle-île	2006	Island	30	This study
S4	47.470	-3.091	SB0B	Quiberon	2008	Coastline	28	This study
S5	47.762	-3.549	SB1	Lorient	2006	Coastline	24	Valero et al. (2011)
S6	47.791	-3.761	SB2	Pont Aven	2006	Coastline	28	Valero et al. (2011)
S7	47.700	-3.983	GLE	Glénan	2008	Island	30	This study
S8	47.786	-4.152	LOC	Loctudy	2006	Coastline	29	This study
S9	47.799	-4.383	SB3	Penmarc'h	2008	Coastline	20	Valero et al. (2011)
S10	48.032	-4.835	SEIN	Ile de Sein	2009	Island	24	This study
S11	48.284	-4.601	OB2Y	Crozon	2011	Coastline	30	This study
S12	48.326	-4.764	ROS	Le Conquet	2011	Coastline	30	Robuchon et al. (2014)
S13	48.330	-4.774	OB1X	Le Conquet	2006	Coastline	30	This study
S14	48.397	-4.934	OB1	Molène	2006	Island	29	This study
S15	48.381	-4.919	KLO	Le Conquet	2011	Island	30	Robuchon et al. (2014)
S16	48.386	-4.932	MEN	Le Conquet	2011	Island	30	Robuchon et al. (2014)
S17	48.493	-4.804	LIN	Porspoder	2003	Island	25	This study
S18	48.519	-4.779	NB1	Porspoder	2011	Coastline	30	Robuchon et al. (2014)
S19	48.673	-4.216	NB2	Plouescat	2005	Coastline	30	Valero et al. (2011)
S20	48.700	-4.152	AMI	Téven-Meur	2011	Coastline	30	Robuchon et al. (2014)
S21	48.711	-4.060	NB3	Ile de Sieck	2005	Coastline	30	Valero et al. (2011)
S22	48.726	-4.023	SA2	Santec	2011	Coastline	30	Robuchon et al. (2014)
S23	48.712	-3.958	NB3X	Roscoff	2006	Coastline	21	This study
S24	48.725	-3.919	DUE	Roscoff	2011	Coastline	30	Robuchon et al. (2014)
S25	48.721	-3.803	PRI	Plougasnou	2011	Coastline	30	Robuchon et al. (2014)
S26	48.775	-3.777	MEL	Plateau de la Méloine	2015	Island	26	This study
S27	48.687	-3.613	NB4B	Locquirec	2006	Coastline	27	Valero et al. (2011)
S28	48.871	-3.643	TRIA	Triagoz	2012	Island	27	This study
S29	48.878	-3.513	NB5B	Trégastel	2006	Island	27	This study
S30	48.881	-3.099	NB5	Tréguier	2006	Coastline	20	This study
S31	49.118	-2.821	RD	Roche Douvres	2012	Island	26	This study
S32	48.688	-2.325	AMABIS	Plévenon	2011	Coastline	30	Robuchon et al. (2014)
S33	48.651	-2.118	MOU	Saint-Lunaire	2011	Coastline	30	Robuchon et al. (2014)
S34	48.694	-1.984	BIG	Saint-Malo	2011	Coastline	29	Robuchon et al. (2014)
S35	48.697	-1.919	SM1	Saint-Malo	2006	Coastline	27	This study
S36	49.729	-1.919	NO1	Omonville	2006	Coastline	29	This study
S37	49.653	-1.234	NO2	Barfleur	2006	Coastline	30	This study
S38	50.912	1.677	NP1	Wissant	2006	Coastline	30	This study

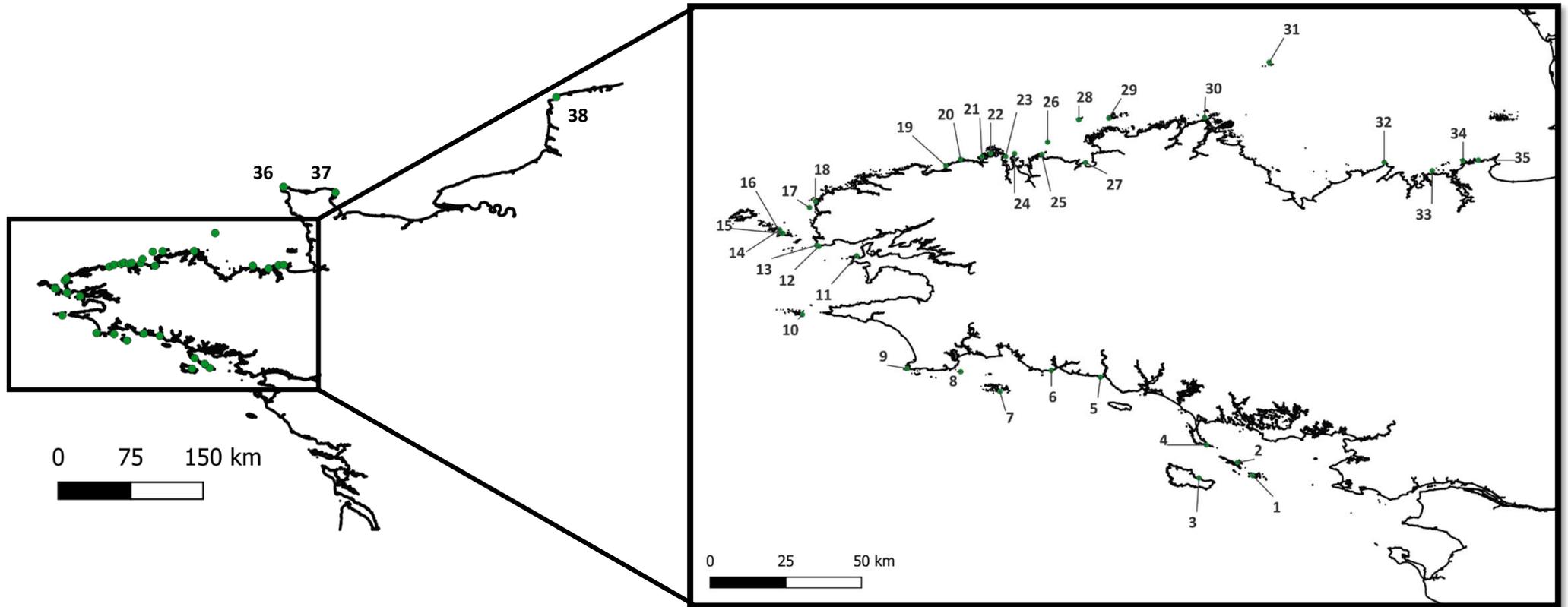


Figure 1. Location of the sites used in our study. The number next to each dot corresponds to the number indicated in Table 1.

Table 2. Genetic diversity of the study sites (*Ho*: observed heterozygosity, *He*: expected heterozygosity, *Ar*: Allelic Richness calculated with a minimum of 18 diploid individuals, *Pa*: Mean Private alleles; $\sum Pa$: sum of private alleles observed across markers), *F_{IS}*: deviation from HW equilibrium, * when inferior to p-value: 0.001 (1000 permutations, GENETIX).

N°	Position	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>Ar</i>	<i>Pa</i>	$\sum Pa$	<i>F_{IS}</i>
S1	Island	0.552 ± 0.065	0.541 ± 0.055	3.689 ± 0.399	0 ± 0	0	-0.002
S2	Island	0.49 ± 0.051	0.51 ± 0.051	3.509 ± 0.304	0 ± 0	0	0.057
S3	Island	0.43 ± 0.068	0.425 ± 0.067	3.595 ± 0.339	0 ± 0	0	0.003
S4	Coastline	0.432 ± 0.072	0.426 ± 0.063	3.693 ± 0.444	0.091 ± 0.091	1	0.003
S5	Coastline	0.547 ± 0.066	0.555 ± 0.053	4.978 ± 0.67	0 ± 0	0	0.035
S6	Coastline	0.551 ± 0.066	0.539 ± 0.05	4.599 ± 0.568	0.091 ± 0.091	0	-0.004
S7	Island	0.539 ± 0.062	0.565 ± 0.051	5.132 ± 0.665	0.091 ± 0.091	1	0.083 *
S8	Coastline	0.586 ± 0.052	0.579 ± 0.05	5.469 ± 0.982	0.091 ± 0.091	1	0.013
S9	Coastline	0.513 ± 0.055	0.549 ± 0.05	5.355 ± 0.75	0.091 ± 0.091	2	0.063
S10	Island	0.561 ± 0.054	0.596 ± 0.05	5.826 ± 0.836	0 ± 0	0	0.08 *
S11	Coastline	0.555 ± 0.067	0.62 ± 0.065	5.476 ± 0.973	0.091 ± 0.091	1	0.122 *
S12	Coastline	0.561 ± 0.051	0.609 ± 0.055	6.053 ± 0.853	0.091 ± 0.091	3	0.097 *
S13	Coastline	0.604 ± 0.065	0.601 ± 0.057	5.588 ± 0.954	0.182 ± 0.122	3	0.011
S14	Island	0.582 ± 0.061	0.588 ± 0.061	5.742 ± 0.757	0 ± 0	0	0.029
S15	Island	0.552 ± 0.06	0.576 ± 0.062	5.537 ± 0.849	0 ± 0	0	0.06 *
S16	Island	0.585 ± 0.047	0.606 ± 0.054	5.79 ± 0.809	0.091 ± 0.091	1	0.052 *
S17	Island	0.547 ± 0.065	0.56 ± 0.061	4.905 ± 0.579	0 ± 0	0	0.014
S18	Coastline	0.585 ± 0.063	0.582 ± 0.054	5.898 ± 0.792	0.182 ± 0.122	2	0.04
S19	Coastline	0.617 ± 0.063	0.584 ± 0.059	5.274 ± 0.966	0 ± 0	0	-0.038
S20	Coastline	0.526 ± 0.06	0.555 ± 0.062	5.321 ± 0.879	0 ± 0	0	0.07 *
S21	Coastline	0.561 ± 0.073	0.543 ± 0.07	5.387 ± 0.966	0.091 ± 0.091	1	-0.015
S22	Coastline	0.55 ± 0.072	0.532 ± 0.072	5.34 ± 1.053	0 ± 0	1	-0.017
S23	Coastline	0.536 ± 0.074	0.556 ± 0.063	5.089 ± 0.852	0 ± 0	0	0.062
S24	Coastline	0.495 ± 0.073	0.508 ± 0.078	4.75 ± 0.796	0.091 ± 0.091	1	0.043
S25	Coastline	0.445 ± 0.081	0.488 ± 0.074	4.4 ± 0.69	0.091 ± 0.091	1	0.103 *
S26	Island	0.418 ± 0.077	0.426 ± 0.076	3.898 ± 0.722	0 ± 0	0	0.04
S27	Coastline	0.387 ± 0.072	0.376 ± 0.066	3.124 ± 0.449	0.182 ± 0.182	0	-0.01
S28	Island	0.461 ± 0.087	0.471 ± 0.09	4.436 ± 1.064	0.818 ± 0.296	0	0.04
S29	Island	0.465 ± 0.095	0.452 ± 0.09	4.42 ± 0.91	0.273 ± 0.141	3	-0.01
S30	Coastline	0.496 ± 0.086	0.486 ± 0.078	4.465 ± 0.818	0.091 ± 0.091	1	0.006
S31	Island	0.457 ± 0.08	0.485 ± 0.078	3.723 ± 0.616	0.182 ± 0.182	0	0.078 *
S32	Coastline	0.33 ± 0.083	0.347 ± 0.082	3.318 ± 0.666	0.091 ± 0.091	1	0.064
S33	Coastline	0.45 ± 0.08	0.403 ± 0.07	2.926 ± 0.524	0 ± 0	0	-0.1
S34	Coastline	0.426 ± 0.078	0.382 ± 0.062	3.185 ± 0.425	0.455 ± 0.247	1	0.017
S35	Coastline	0.424 ± 0.078	0.423 ± 0.068	3.238 ± 0.571	0.091 ± 0.091	1	-0.098
S36	Coastline	0.455 ± 0.087	0.475 ± 0.07	4.306 ± 0.828	0.091 ± 0.091	0	-0.003
S37	Coastline	0.487 ± 0.091	0.477 ± 0.078	4.355 ± 0.796	0 ± 0	0	0.03
S38	Coastline	0.448 ± 0.086	0.454 ± 0.076	2.512 ± 0.398	0 ± 0	0	-0.046

Table 3. Average F_{ST} values over all pairwise comparisons are given for the group of populations that appeared to be particularly isolated from other populations. S1-S4 corresponds to the Southernmost populations; S27 to Locquirec; S32-S35 to populations from the Bay of Saint-Malo and S38 to the population from Dover Strait. Minimum and maximum F_{ST} values between pairs of sites are also indicated.

Populations	Mean F_{ST}	F_{ST} min	F_{ST} max
S1-S4	0.178	0.093	0.395
S27	0.162	0.107	0.317
S32-S35	0.141	0.019	0.395
S38	0.221	0.159	0.356
Others	0.074	0.009	0.225

Habitat discontinuity

Habitat discontinuity, estimated by the proportion of the geographic distance occupied by rocky substrata between a pair of populations, is given in Table S2. Contrasted patterns of habitat discontinuity are observed. On one hand, a remarkable continuity of rocky habitat over more than hundreds of kilometres is revealed between sites in North-West Brittany (from S10 to S26). On the other hand, the continuity in rocky substrata is restricted to a few patches of geographically close populations (separated by less than 50 km) in South Brittany (S1-S2; S5-S6; S7-S9); in the Bay of Saint-Malo (S33-S35) and in Normandy (S36-S37). In North Brittany, the population S27 (Locquirec) is the limit at which habitat discontinuity becomes more important, while the population from Dover Strait (S38) is showing the highest values of habitat discontinuity.

Oceanographic connectivity

The matrix of connectivity probabilities given by the Lagrangian simulation model is given in Table S3. Connectivity probabilities appear to be restricted to the closest neighbouring populations for the Southernmost populations (S1 to S4); for the populations from the Bay of Saint-Malo (S32 to S35) and the ones from Normandy (S36 and S37, Table S3). The probability of connectivity of the population from Dover Strait (S38) with any other population appear to be null (Table S3), highlighting its strong isolation. On the contrary, island populations seem to be generally well connected: spores released from islands (as indicated in Table 1) reach an average of 8.5 populations when all directions are included, compared to 6.6 for coastal populations. In addition, spores that recruit in islands originate from an average of 9.2 populations, compared to 6.5 for coastal populations (Table S3). This is in line with the results of the Mantel tests: the coefficient of correlation between geographic distance and F_{ST} is higher when considering pairs of islands ($r = 0.828$, $p < 0.001$) than when considering pairs of coastline populations ($r = 0.554$, $p < 0.001$) or when all populations are included ($r = 0.631$, Figure 3). The duration of dispersal/connectivity between population pairs is given in Table S4.

Self-recruitment probability varies from 0.005 (S8) to 0.476 (S31, Table S3). The mean self-recruitment probability is very similar between island and coastal populations (0.194 and 0.185 respectively). We did not find any correlation between the F_{IS} values and self-recruitment probabilities (linear model, $p = 0.305$). In terms of directionality, we can observe that dispersal goes towards the Northern/Eastern direction from S10 (Western Brittany) to S19 (Northern Brittany, Table S3): a spore released from S10 reaches S11 to S18 with a higher probability than in the other direction (S7-S9), and this seems to apply for most populations from S10 to S19. Unexpectedly, the mean time of dispersal does not seem to be well correlated to their connectivity probabilities. For example, a spore released from S1 (Hoedic) reaches S8 (Loctudy) in about 14H with almost no probability of connectivity; compared to 99H of dispersal time to self-recruit although the probability is high (0.20, Tables S3 and S4).

Hierarchical effects of environmental factors on genetic structure

At a global scale

In the first spatial configuration (*i.e.* the global scale with 32 populations), the elastic net linear regression identified 11 significant predictors out of the 42 initial ones. Among the 11 remaining variables, one accounted for the discontinuity in terms of habitat; five for the geographic distance (dbMEM-2, dbMEM-3, dbMEM-4, dbMEM-7 and dbMEM-9) and five for oceanographic connectivity (AEM-7, AEM-18, AEM-21, AEM-23 and AEM-26). At this step, the sampling year, the minimum, maximum, mean temperature and part of the dbMEM and AEM variables were excluded. Following the variable selection process implemented in ordiR2step, six variables among which four are geographic vectors (dbMEM-2, dbMEM-3, dbMEM-4 and dbMEM-9) and two accounting for oceanographic connectivity (AEM-23 and AEM-26, Table 4) appeared to be significant in the db-RDA model. The model and the two first RDA axes were significant ($p < 0.001$) with an adjusted coefficient of determination (R^2_{adj}) of 0.559 (Table 4). The first axis, accounting for 72% of the variance, clearly separates the populations of Southern Brittany from the ones of the Bay of Saint-Malo. The second axis, accounting for 18% of the variation, separates the population from Dover-Strait (S38) as well as the population from Locquirec (S27) from the rest (Figure 2B). At this scale, geographic distance was the main driver of genetic structure as the first and second axis of the RDA were mostly explained by db-MEMs predictors (db-MEM3; db-MEM2 and db-MEM9, Table 4, Figure 2B). In addition, the three genetic clusters formed by the populations from the West, North-West and North of Brittany were poorly differentiated in this configuration. Therefore, in order to investigate the environmental contributions at a finer scale, we removed the populations from S31 to S38 giving a total of 24 populations.

At a regional scale

In the second spatial configuration (*i.e.* the regional scale with the 25 semi-continuous populations), the elastic net linear regression identified only two significant predictors, consisting of one variable related to oceanographic connectivity (AEM-1) and one to geographic position (db-MEM-2). The db-MEM2 predictor was finally excluded by the ordiR2step ordination in the db-RDA model, therefore the oceanographic connectivity (AEM1) was the only relevant driver of the regional genetic structure of this species. The model and the first db-RDA axis were significant ($p < 0.001$) with an adjusted coefficient of determination of 0.439 (Table 4). A notable result is that the genetic clusters, as identified by the LEA analyses, were clearly discriminated by the first axis of the db-RDA which is strictly explained by AEM-1 (Figures 2A and 2C).

Table 4. Results of the distance based RDA. The table on the left illustrates the results obtained at a global scale, when taking into account the 32 populations, the table on the right accounts for the 24 populations when removing S31 to S38 populations. The table on the left illustrates the contribution of each variable selected by the stepwise forward selection method (the six first rows). The p-value and R^2_{adj} of the first row correspond to the model which only accounts for the dbMEM-3 variable, each variable then adds up into the previous model. For instance, the p-value and R^2_{adj} of the second row correspond to the model accounting for dbMEM-3 and db-MEM2 etc. The table on the right only account for the AEM-1 predictor, which was the unique predictor remaining after the ordiR2step ordination.

Global scale (<i>i.e.</i> 32 populations)			Regional scale (<i>i.e.</i> 24 semi-continuous populations)		
Significant variables	R^2_{adj}	<i>p</i> -value	Significant variables	R^2_{adj}	<i>p</i> -value
dbMEM-3	0.268	0.001	AEM-1	0.439	0.001
dbMEM-2	0.357	0.001			
dbMEM-9	0.431	0.019			
AEM-26	0.488	0.008			
dbMEM-4	0.528	0.006			
AEM-23	0.559	0.029			

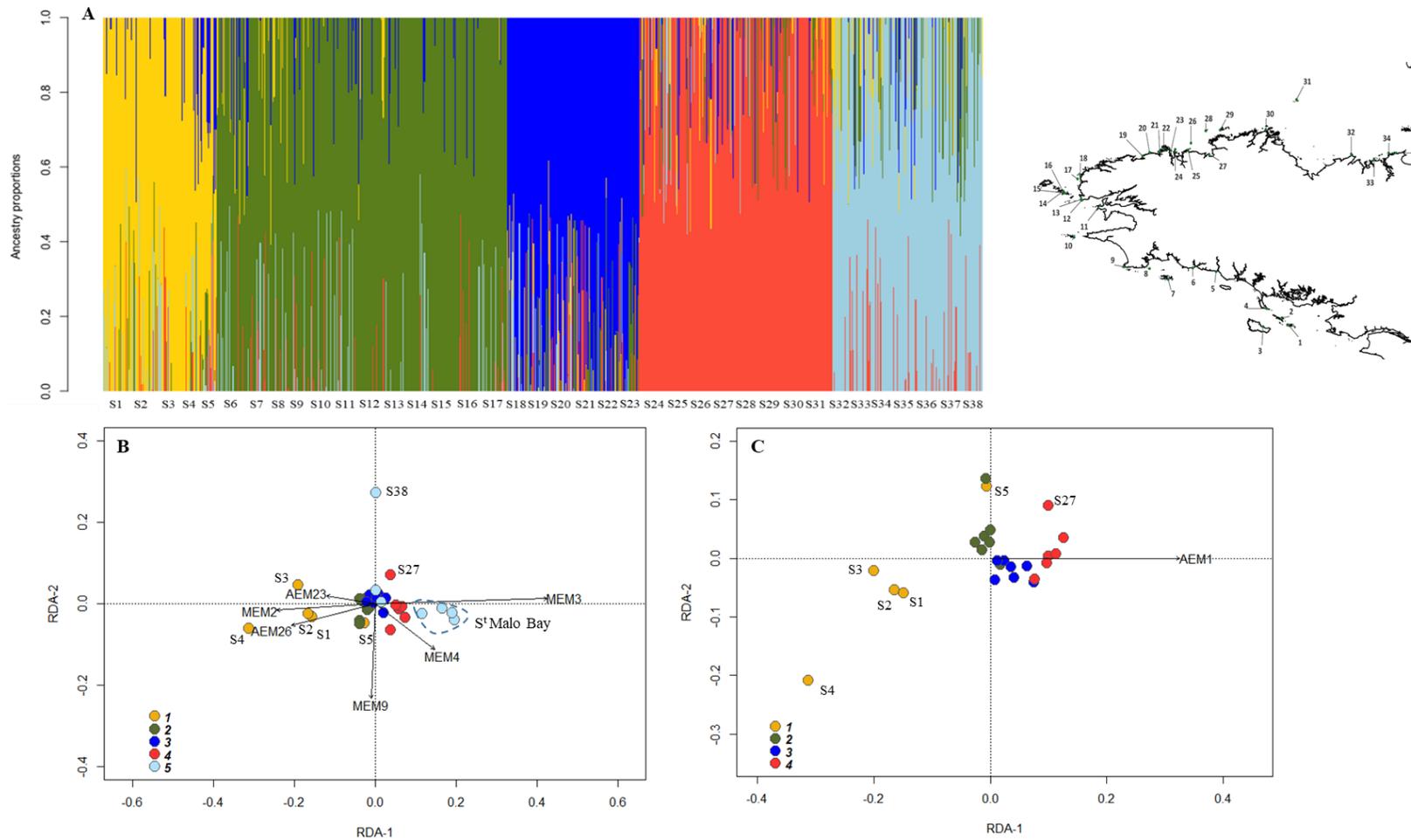


Figure 2. **A.** According to the cross-entropy results obtained in the LEA analyses, using $\alpha = 100$, the number of genetic clusters that minimize the cross-entropy criterion is $K = 5$. This figure illustrates the ancestry proportion for each individual when considering five genetic clusters. **B.** Results of the global scale db-RDA when considering the first (explaining 72% of the variation) and second axis (18% of the variation). **C.** Results of the regional scale db-RDA, only the first axis is significant. For both db-RDA, the black arrows illustrate the significant environmental factors and the colour of the populations correspond to the genetic clusters assigned by the LEA analyses (Figure A).

Individual assignment

This method allowed us to identify 30 individuals considered as first generation migrants within our dataset with a probability inferior to 0.01. For each of these individuals, the population of origin was assigned by looking at the lowest likelihood value. Among the 30 individuals, two of them were identified as coming from the population assigned initially (from S33 and S38) and were therefore removed and are not indicated in Table 5. 57.14% of the first generation migrants tend to migrate towards North-Northwest (when leaving from Southern Brittany / Atlantic Ocean); North (when leaving from Western Brittany/Ushant Sea); East-Northeast (when leaving from Northern Brittany / English Channel). Although this represents approximately half of the number of first generation migrants, it is interesting to observe that migrants going in these directions tend to disperse further than the ones going in this other direction (Table 5). Populations associated with the highest number of emigrants or immigrants are the ones situated on the Western/Northern part of Brittany (S10-S19 for emigrants and S10 to S25 for immigrants Table 5). When considering the genetic clusters obtained from LEA (Figure 2A), dispersal occurring within genetic clusters represents 50% of the migrants (Table 5).

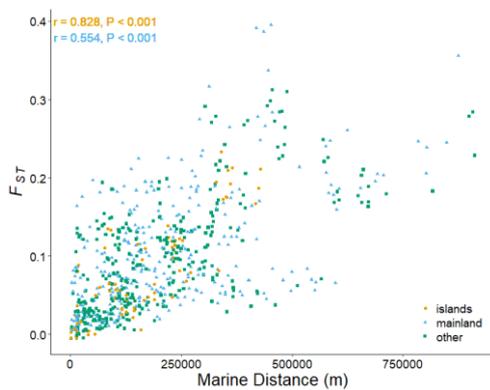


Figure 3. Figure illustrating the relationship between geographic distance and genetic differentiation (F_{ST}). In blue when considering pairs of coastal populations from the mainland, in orange when considering island populations and in green when considering a pair constituted of island-coastal populations.

Isolated stands vs. continuous stands

According to the one-way ANOVA, populations associated with the highest mean value of genetic differentiation (Southernmost populations: S1-S4, Locquirec: S27, Saint-Malo Bay: S32-S35, Dover Strait: S38) are the ones characterised by the strongest habitat discontinuity (Table S2) and are associated with the lowest level of genetic diversity (H_e). However, we did not observe the same tendency for the mean number of private alleles nor for the sum of private alleles. These populations also appear to have significantly lower F_{IS} values compared to other populations (sign test, p-value = 0.004). In contrast, populations from continuous stands are generally associated with a significant positive F_{IS} value (p-value of the sign test is 0.004).

Most populations sampled in islands harbour high genetic diversity, except populations from Plateau de la Méloine (S26) and Roche-Douvres (S31) that are sensitively less diverse (Table 2). Nonetheless, we did not find any statistical support on the differences in diversity and genetic structure between island and coastal populations.

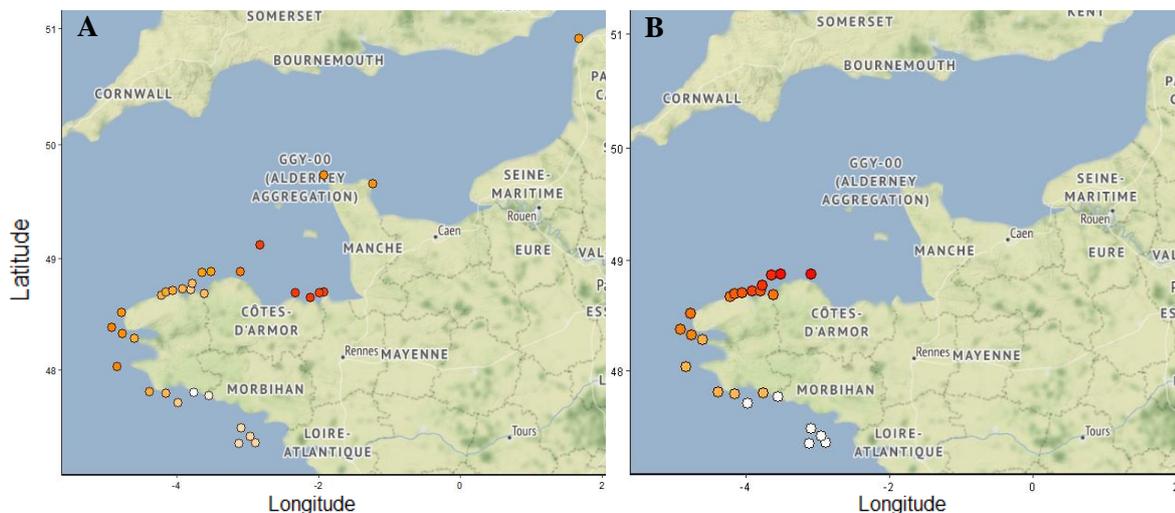


Figure 4. Mapping of environmental data: (A) Map view of the values of the third distance-based Moran's eigenvector (dbMEM-3) attributed to each site at a global scale. (B) Map view of the values of AEM-1 attributed to each site at a regional scale. Colour similarity represents similarity in dbMEM-3 (figure A) and AEM-1 (figure B) values.

Table 5. Detection of first generation migrants obtained using GeneCLASS, for an assignment threshold fixed at 0.01. This allowed us to identify 28 migrants which were not assigned to their population of origin.

Immigration site	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	S17	S18	S19	S20	S21	S22	S23	S24	S25	S26	S27	S28	S29	S30	S31	S32	S33	S34	S35	S36	S37	S38		
S1																																								0
S2										1																														1
S3																																								0
S4	1								1																															2
S5																																								0
S6																																								0
S7																																								0
S8																																								1
S9																																								0
S10																																								2
S11																																								0
S12																																								1
S13																																								3
S14																																								1
S15																																								2
S16																																								0
S17																																								0
S18																																								1
S19																																								0
S20																																								0
S21																																								2
S22																																								1
S23																																								0
S24																																								2
S25																																								2
S26																																								0
S27																																								1
S28																																								0
S29																																								1
S30																																								0
S31																																								0
S32																																								1
S33																																								1
S34																																								0
S35																																								0
S36																																								1
S37																																								1
S38																																								1
	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	S17	S18	S19	S20	S21	S22	S23	S24	S25	S26	S27	S28	S29	S30	S31	S32	S33	S34	S35	S36	S37	S38		
	1	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0	3	3	3	3	1	2	0	2	3	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0

Discussion

In this study we investigated the neutral genetic structure of *Laminaria digitata*'s populations from the Armorican Peninsula until the Strait of Dover (Figure 1), along with several environmental factors that have been previously suggested to shape the genetic structure of this species (Billot et al. 2003; Valero et al. 2011; Robuchon et al. 2014). By using a distance-based redundancy analysis (db-RDA) at different spatial scales, we highlighted the relative contribution of geographic distance and oceanographic connectivity on the patterns of genetic structure. Results from the db-RDA suggest that neutral genetic differentiation is mainly governed by the combination of geographic distance and oceanographic connectivity, but the contribution of each factor depends on the spatial scales.

At a large geographic scale, the discrepancy between the North and South Brittany as well as the population from Dover Strait was highlighted by Moran's eigenvector maps which account for populations' geographic positions. Patterns of genetic differentiation between Southern and Northern Brittany were also reported in several studies (see below) and were explained by different non-exclusive factors. Firstly, this region corresponds to a biogeographical transition zone between the Northern European Seas and Lusitanian provinces (Spalding et al. 2007). Therefore, phylogeographic studies have reported the occurrence of different Glacial refugia, contributing to the differentiation between Southern and Northern Brittany for species of invertebrates (Jolly et al. 2006); fish (Finnegan et al. 2013) and seaweeds (for *L. digitata*: Neiva et al. 2020; for *Fucus ceranoides*: Neiva et al. 2016). Secondly, this region corresponds to an oceanographic front: while the main ocean current in South Brittany corresponds to the shelf residual current which has a North-Westward direction; the Northern Coast is governed by the English Channel residual circulation which has a North-Eastward direction (Pingree and Le Cann 1989; Ayata et al. 2010). Using a combination of biophysical modelling and populations genetics, several studies have reported that contemporary oceanographic barriers to dispersal could strongly restrict the connectivity of isolated genetic lineages, thus contributing to the maintenance of historical genetic signature between North and South Brittany in *Fucus ceranoides* (Nicastro et al. 2020) as well as in *Laminaria ochroleuca* at a larger geographic scale (Assis et al. 2018). This second hypothesis is in agreement with the fact that ocean currents appear to be the only relevant driver of the regional genetic structure in *L. digitata*.

Our results suggest that the contribution of geographical distance is more relevant at a global scale while oceanic currents are the main drivers of genetic structure in a regional configuration when considering semi-continuous populations. Indeed, the first db-RDA ran on 32 populations mainly separated populations from the Bay of Saint-Malo and the ones sampled further North (Figure 2B). This latter result do not validate the assumptions of Billot et al. (2003) and Robuchon et al. (2014) on the fact that the genetic differentiation of *L. digitata*'s populations from the Bay of Saint-Malo is mainly driven by tidal gyre occurring in this region, as predicted by the hydrodynamic model of Salomon and Breton (1993) (see also Fievet et al. 2007). Nonetheless, the matrix of probability connectivity resulting from the Lagrangian simulations shows that populations from the Bay of Saint-Malo are not connected to any other populations, therefore suggesting the importance of oceanic currents on their genetic isolation. Moreover, our model shows that habitat discontinuity is a poor predictor of spatial genetic structuring, in comparison to what was previously predicted (Billot et al. 2003; Valero et al. 2011; Robuchon et al. 2014). However, habitat discontinuity has been measured in this study as the average in the proportion of rocky substrates between all pairs of populations although dispersal is mostly significant with surrounding populations (as can be seen from the connectivity matrix, Table S2). Taking into account the average between surrounding populations rather than all pairs of populations might have changed our conclusions.

Previous results in *L. digitata* have shown significant population differentiation from 1km to 10km in this species (Robuchon et al. 2014), which is also supported by the commonly reported short dispersal distance in kelps (Dayton 1985; Norton 1992). In addition, localized effects of oceanic currents on population structure were reported at scales of a few kilometres in seaweed characterized by very low dispersal abilities (Buonomo et al. 2017; Reynes et al. 2021). In spite of these results, genetic differentiation is not significant between several pairs of populations separated for more than 50km, particularly in the West and North-West Brittany (Table 3). This result seems to be highly linked to ocean currents that not only facilitate

dispersal on a larger scale than that previously proposed for this species, but also determine the direction of dispersal as observed from the simulations results (Table S2). This result is in line with what has already been reported for *L. digitata*. Indeed, Brennan and al., 2014 used a combination of population genetic analyses and high-resolution hydrodynamic modelling to investigate potential connectivity between populations of *L. digitata* in the Strangford Narrows, a narrow channel characterized by strong currents linking the large semi-enclosed sea lough, Strangford Lough, to the Irish Sea. They also found that the complex hydrodynamic environment at the entrance to Strangford Lough could facilitate dispersal. Such effects of the currents might also explain the unexpected results revealing no difference in terms of genetic differentiation nor genetic diversity between coastal and island populations (similar results were also reported in a species of whelk: White et al. 2010; and in the coastal plant *B. maritima*: Fievet et al. 2007).

Population differentiation was significant between the four Southernmost populations (Table S1), which could be linked to the unexpectedly high duration of dispersal needed to connect these populations (Table S3, although the probability of connectivity is high, cf. Table S2). Indeed, the time of dispersal between these 4 Southernmost populations always exceed the commonly reported longevity of meiospores, which is about 72H (Billot et al. 2003), although some spores seem to be able to remain in suspension for some days undergoing the first stage of development while still planktonic (Kain 1964). The fact that populations occurring at the rear edge are highly differentiated is usually expected as they are commonly more fragmented (Hampe and Petit 2005; Kawecki 2008). Genetic diversities in these populations are neither high nor unique as expected from the rear-edge hypothesis (Hampe and Petit 2005), which could be due to the fact that this model is based on a larger geographical scale. Another factor that has to be taken into account is that these populations are facing the highest sea surface temperature across Brittany, with temperatures reaching 21°C in summer (Gallon et al. 2014), yet sporulation in this species has been shown to be severely impacted at a temperature higher than 17°C (Bartsch et al. 2013). Although these populations could be locally adapted to higher temperature (as shown by Liesner et al. 2020 using a common garden experiment), Oppliger et al. (2014) have shown that the mean number of released meiospores is much lower in Quiberon (S4) compared to populations in Northern Brittany, therefore increasing the genetic differentiation between these populations. This stresses the importance of taking into account sea surface temperature (SST) as a factor shaping population structure using population genomic approach (see for example Benestan et al. 2016 and Reynes et al. 2021). Another interesting approach would be to consider the differences in SST between pairs of populations as an environmental factor that could be included in distance-based redundancy analysis.

CITED LITERATURE

- Alberto F, Raimondi PT, Reed DC, et al (2011) Isolation by oceanographic distance explains genetic structure for *Macrocystis pyrifera* in the Santa Barbara Channel. *Mol Ecol* 20:2543–2554. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05117.x>
- Alexander DH, Novembre J, Lange K (2009) Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Res* 19:1655–1664. <https://doi.org/10.1101/gr.094052.109>
- Arafeh-Dalmau N, Montaña-Moctezuma G, Martínez JA, et al (2019) Extreme Marine Heatwaves Alter Kelp Forest Community Near Its Equatorward Distribution Limit. *Front Mar Sci* 6:. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00499>
- Assis J, Serrão EÁ, Coelho NC, et al (2018) Past climate changes and strong oceanographic barriers structured low-latitude genetic relics for the golden kelp *Laminaria ochroleuca*. *J Biogeogr* 45:2326–2336. <https://doi.org/10.1111/jbi.13425>
- Ayata SD, Lazure P, Thiébaud É (2010) How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study of larval dispersal between the Bay of Biscay and the English Channel (North-East Atlantic). *Prog Oceanogr* 87:18–36. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.09.022>
- Bartsch I, Vogt J, Pehlke C, Hanelt D (2013) Prevailing sea surface temperatures inhibit summer reproduction of the kelp *Laminaria digitata* at Helgoland (North Sea). *J Phycol* 49:1061–1073. <https://doi.org/10.1111/jpy.12125>
- Bartsch I, Wiencke C, Bischof K, et al (2008) The genus *Laminaria* sensu lato: Recent insights and developments. *Eur J Phycol* 43:1–86. <https://doi.org/10.1080/09670260701711376>
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, et al (2004) GENETIX 4.05, logiciel sous Windows pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Benestan L, Quinn BK, Maaroufi H, et al (2016) Seascape genomics provides evidence for thermal adaptation and current-mediated population structure in American lobster (*Homarus americanus*). *Mol Ecol* 25:5073–5092. <https://doi.org/10.1111/mec.13811>
- Benestan LM, Rougemont Q, Senay C, et al (2021) Population genomics and history of speciation reveal fishery management gaps in two related redfish species (*Sebastes mentella* and *Sebastes fasciatus*). *Evol Appl* 14:588–606. <https://doi.org/10.1111/eva.13143>
- Billot C, Engel CR, Rousvoal S, et al (2003) Current patterns, habitat discontinuities and population genetic structure: The case of the kelp *Laminaria digitata* in the English channel. *Mar Ecol Prog Ser* 253:111–121. <https://doi.org/10.3354/meps253111>
- Billot C, Rousvoal S, Estoup A, et al (1998) Isolation and characterization of microsatellite markers in the nuclear genome of the brown alga *Laminaria digitata* (Phaeophyceae). *Mol Ecol* 7:1778–1780. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00516.x>
- Blanchet FG, Legendre P, Borcard D (2008) Modelling directional spatial processes in ecological data. *Ecol Modell* 215:325–336. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.04.001>
- Brennan G, Kregting L, Beatty GE, et al (2014) Understanding macroalgal dispersal in a complex hydrodynamic environment: A combined population genetic and physical modelling approach. *J R Soc Interface* 11:1–12. <https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0197>
- Buonomo R, Assis J, Fernandes F, et al (2017) Habitat continuity and stepping-stone oceanographic distances explain population genetic connectivity of the brown alga *Cystoseira amentacea*. *Mol Ecol* 26:766–780. <https://doi.org/10.1111/mec.13960>
- Cavanaugh KC, Reed DC, Bell TW, et al (2019) Spatial Variability in the Resistance and Resilience

- of Giant Kelp in Southern and Baja California to a Multiyear Heatwave. *Front Mar Sci* 6: <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00413>
- Coleman MA, Minne AJP, Vranken S, Wernberg T (2020) Genetic tropicalisation following a marine heatwave. *Sci Rep* 10:1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69665-w>
- Coleman MA, Roughan M, Macdonald HS, et al (2011) Variation in the strength of continental boundary currents determines continent-wide connectivity in kelp. *J Ecol* 99:1026–1032. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01822.x>
- Coleman MA, Veenhof RJ (2021) Reproductive Versatility of Kelps in Changing Oceans. *J Phycol* 57:708–710. <https://doi.org/10.1111/jpy.13171>
- Cornuet JM, Piry S, Luikart G, et al (1999) New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics* 153:1989–2000
- Coscia I, Wilmes SB, Ironside JE, et al (2020) Fine-scale seascape genomics of an exploited marine species, the common cockle *Cerastoderma edule*, using a multimodelling approach. *Evol Appl* 13:1854–1867. <https://doi.org/10.1111/eva.12932>
- Dayton PK (1985) Ecology of kelp communities. *Annu Rev Ecol Syst* Vol 16 215–245. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.001243>
- Debreu L, Vouland C, Blayo E (2008) AGRIF: Adaptive grid refinement in Fortran. *Comput Geosci* 34:8–13. <https://doi.org/10.1016/j.cageo.2007.01.009>
- Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecol Modell* 196:483–493. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015>
- Durrant H, Barrett N, Edgar G, et al (2018) Seascape habitat patchiness and hydrodynamics explain genetic structuring of kelp populations. *Mar Ecol Prog Ser* 587:81–92. <https://doi.org/10.3354/meps12447>
- Fernández C (2011) The retreat of large brown seaweeds on the north coast of Spain: the case of *Saccorhiza polyschides*. *Eur J Phycol* 46:352–360. <https://doi.org/10.1080/09670262.2011.617840>
- Fievet V, Touzet P, Arnaud J-F, Cuguen J (2007) Spatial analysis of nuclear and cytoplasmic DNA diversity in wild sea beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) populations: do marine currents shape the genetic structure? *Mol Ecol* 16:1847–1864. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03208.x>
- Filbee-Dexter K, Feehan C, Scheibling R (2016) Large-scale degradation of a kelp ecosystem in an ocean warming hotspot. *Mar Ecol Prog Ser* 543:141–152. <https://doi.org/10.3354/meps11554>
- Filbee-Dexter K, Wernberg T, Grace SP, et al (2020) Marine heatwaves and the collapse of marginal North Atlantic kelp forests. *Sci Rep* 10:1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-70273-x>
- Finnegan AK, Griffiths AM, King RA, et al (2013) Use of multiple markers demonstrates a cryptic western refugium and postglacial colonisation routes of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in northwest Europe. *Heredity (Edinb)* 111:34–43. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.17>
- Fraser CI, Spencer HG, Waters JM (2009) Glacial oceanographic contrasts explain phylogeography of Australian bull kelp. *Mol Ecol* 18:2287–2296. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04201.x>
- Frichot E, François O (2015) LEA: An R package for landscape and ecological association studies. *Methods Ecol Evol* 6:925–929. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12382>
- Frichot E, Mathieu F, Trouillon T, et al (2014) Fast and Efficient Estimation of Individual Ancestry Coefficients. *Genetics* 196:973–983. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.160572>

- Friedman J, Hastie T, Tibshirani R (2010) Regularization paths for generalized linear models via coordinate descent. *J Stat Softw* 33:1–20
- Gallon RK, Robuchon M, Leroy B, et al (2014) Twenty years of observed and predicted changes in subtidal red seaweed assemblages along a biogeographical transition zone: Inferring potential causes from environmental data. *J Biogeogr* 41:2293–2306. <https://doi.org/10.1111/jbi.12380>
- Gaylord B, Gaines SD (2000) Temperature or transport? Range limits in marine species mediated solely by flow. *Am Nat* 155:769–789. <https://doi.org/10.1086/303357>
- Gaylord B, Reed DC, Raimondi PT, et al (2002) A physically based model of macroalgal spore dispersal in the wave and current-dominated nearshore. *Ecology* 83:1239–1251. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1239:APBMOM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1239:APBMOM]2.0.CO;2)
- Goudet J (2001) FSTAT, a program to estimate and test gene diversity and fixation indices (version 2.9.3)
- Haag CR, Ebert D (2004) A new hypothesis to explain geographic parthenogenesis. *Ann Zool Fennici* 41:539–544
- Hampe A, Petit RJ (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecol Lett* 8:461–467. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00739.x>
- Henry RC, Bartoń KA, Travis JMJ (2015) Mutation accumulation and the formation of range limits. *Biol Lett* 11:1–4. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0871>
- Holt RD, Gomulkiewicz R (1997) How Does Immigration Influence Local Adaptation? A Reexamination of a Familiar Paradigm. *Am Nat* 149:563–572. <https://doi.org/10.1086/286005>
- Jayathilake DRM, Costello MJ (2020) A modelled global distribution of the kelp biome. *Biol Conserv* 252:1–10. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108815>
- Jolly MT, Viard F, Gentil F, et al (2006) Comparative phylogeography of two coastal polychaete tubeworms in the Northeast Atlantic supports shared history and vicariant events. *Mol Ecol* 15:1841–1855. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02910.x>
- Jombart T (2008) adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24:1403–1405. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129>
- Kain JM (1979) A view of the genus *Laminaria*. In: *Mar. Biol. Ann. Rev.*, 17, pp 101–161
- Kain JM (1964) Aspects of the Biology of *Laminaria Hyperborea* III. Survival and Growth of Gametophytes. *J Mar Biol Assoc United Kingdom* 44:415–433. <https://doi.org/10.1017/S0025315400024929>
- Kawecki TJ (2008) Adaptation to Marginal Habitats. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39:321–342. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095622>
- Kawecki TJ, Ebert D (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecol Lett* 7:1225–1241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x>
- Kelly RP, Palumbi SR (2010) Genetic Structure Among 50 Species of the Northeastern Pacific Rocky Intertidal Community. *PLoS One* 5:e8594. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008594>
- King NG, McKeown NJ, Smale DA, et al (2019) Evidence for different thermal ecotypes in range centre and trailing edge kelp populations. *J Exp Mar Bio Ecol* 514–515:10–17. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.03.004>
- Krumhansl KA, Okamoto DK, Rassweiler A, et al (2016) Global patterns of kelp forest change over the past half-century. *Proc Natl Acad Sci U S A* 113:13785–13790. <https://doi.org/10.1073/pnas.1606102113>

- Lazure P, Dumas F (2008) An external–internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Adv Water Resour* 31:233–250. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2007.06.010>
- Legendre P, Andersson MJ (1999) Distance-based redundancy analysis: Testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecol Monogr* 69:1–24. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1999\)069\[0001:DBRATM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0001:DBRATM]2.0.CO;2)
- Lenormand T (2002) Gene flow and the limits to natural selection. *Trends Ecol Evol* 17:183–189. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02497-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02497-7)
- Lett C, Verley P, Mullon C, et al (2008) A Lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. *Environ Model Softw* 23:1210–1214. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2008.02.005>
- Liesner D, Fouqueau L, Valero M, et al (2020) Heat stress responses and population genetics of the kelp *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) across latitudes reveal differentiation among North Atlantic populations. 1–34. <https://doi.org/10.1002/ece3.6569>
- Liggins L, Treml EA, Riginos C (2013) Taking the Plunge: An Introduction to Undertaking Seascape Genetic Studies and using Biophysical Models. *Geogr Compass* 7:173–196. <https://doi.org/10.1111/gec3.12031>
- Lüning K (1990) *Seaweeds: Their Environment, Biogeography, and Ecophysiology*. Wiley & Sons, New York, USA.
- Lyard F, Lefevre F, Letellier T, Francis O (2006) Modelling the global ocean tides: modern insights from FES2004. *Ocean Dyn* 56:394–415. <https://doi.org/10.1007/s10236-006-0086-x>
- Mauger S, Couceiro L, Valero M (2012) A simple and cost-effective method to synthesize an internal size standard amenable to use with a 5-dye system. *Prime Res Biotgechnology* 2:2315–5299
- Molofsky J, Ferdy J-B (2005) Extinction dynamics in experimental metapopulations. *Proc Natl Acad Sci* 102:3726–3731. <https://doi.org/10.1073/pnas.0404576102>
- Nei M (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89:583–590
- Neiva J, Serrão EA, Assis J, et al (2016) Climate Oscillations, Range Shifts and Phylogeographic Patterns of North Atlantic Fucaceae. In: *Seaweed Phylogeography*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 279–308
- Neiva J, Serrão EA, Paulino C, et al (2020) Genetic structure of amphi-Atlantic *Laminaria digitata* (Laminariales, Phaeophyceae) reveals a unique range-edge gene pool and suggests post-glacial colonization of the NW Atlantic. *Eur J Phycol* 00:1–12. <https://doi.org/10.1080/09670262.2020.1750058>
- Nicastro KR, Assis J, Serrão EA, et al (2020) Congruence between fine-scale genetic breaks and dispersal potential in an estuarine seaweed across multiple transition zones. *ICES J Mar Sci* 77:371–378. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz179>
- Norton TA (1992) Dispersal by macroalgae. *Br Phycol J* 27:293–301. <https://doi.org/10.1080/00071619200650271>
- Ogutlu JO, Schulz-Streck T, Piepho H-P (2012) Genomic selection using regularized linear regression models: ridge regression, lasso, elastic net and their extensions. *BMC Proc* 6:S10. <https://doi.org/10.1186/1753-6561-6-S2-S10>
- Oppliger LV, Von Dassow P, Bouchemousse S, et al (2014) Alteration of sexual reproduction and genetic diversity in the kelp species *Laminaria digitata* at the southern limit of its range. *PLoS One* 9:. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102518>

- Paetkau D, Slade R, Burden M, Estoup A (2004) Genetic assignment methods for the direct, real-time estimation of migration rate: a simulation-based exploration of accuracy and power. *Mol Ecol* 13:55–65. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2004.02008.x>
- Peakall R, Smouse PE (2006) GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol Ecol Notes* 6:288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
- Pingree RD, Le Cann B (1989) Celtic and Armorican slope and shelf residual currents. *Prog Oceanogr* 23:303–338. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(89\)90003-7](https://doi.org/10.1016/0079-6611(89)90003-7)
- Piry S, Alapetite A, Cornuet JM, et al (2004) GENECLASS2: A software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *J Hered* 95:536–539. <https://doi.org/10.1093/jhered/esh074>
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics* 155:945–959
- R Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing
- Rannala B, Mountain JL (1997) Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proc Natl Acad Sci* 94:9197–9201. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.17.9197>
- Reynes L, Aurelle D, Chevalier C, et al (2021) Population Genomics and Lagrangian Modeling Shed Light on Dispersal Events in the Mediterranean Endemic *Ericaria zosteroides* (= *Cystoseira zosteroides*) (Fucales). *Front Mar Sci* 8:. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.683528>
- Robuchon M, Le Gall L, Mauger S, Valero M (2014) Contrasting genetic diversity patterns in two sister kelp species co-distributed along the coast of Brittany, France. *Mol Ecol* 23:2669–2685. <https://doi.org/10.1111/mec.12774>
- Rogers-Bennett L, Catton CA (2019) Marine heat wave and multiple stressors tip bull kelp forest to sea urchin barrens. *Sci Rep* 9:15050. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51114-y>
- Ronce O (2007) How Does It Feel to Be Like a Rolling Stone? Ten Questions About Dispersal Evolution. *Annu Rev Ecol Syst* 38:231–253. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095611>
- Salomon JC, Breton M (1993) An atlas of long-term currents in the Channel. *Oceanol Acta* 16:439–448
- Sanford E, Kelly MW (2011) Local Adaptation in Marine Invertebrates. *Ann Rev Mar Sci* 3:509–535. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120709-142756>
- Selkoe KA, D'Aloia CC, Crandall ED, et al (2016) A decade of seascape genetics: Contributions to basic and applied marine connectivity. *Mar Ecol Prog Ser* 554:1–19. <https://doi.org/10.3354/meps11792>
- Slatkin M (1993) Isolation by Distance in Equilibrium and Non-Equilibrium Populations. *Evolution (N Y)* 47:264–279. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb01215.x>
- Slatkin M (1987) Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science (80-)* 236:787–792. <https://doi.org/10.1126/science.3576198>
- Smale DA (2020) Impacts of ocean warming on kelp forest ecosystems. *New Phytol* 225:1447–1454. <https://doi.org/10.1111/nph.16107>
- Spalding MD, Fox HE, Allen GR, et al (2007) Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *Bioscience* 57:573–583. <https://doi.org/10.1641/B570707>
- Starko S, Bailey LA, Creviston E, et al (2019) Environmental heterogeneity mediates scale-dependent declines in kelp diversity on intertidal rocky shores. *PLoS One* 14:e0213191.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213191>

- Valero M, Destombe C, Mauger S, et al (2011) Using genetic tools for sustainable management of kelps: A literature review and the example of *Laminaria Digitata*. *Cah Biol Mar* 52:467–483
- Van Oosterhout C, Weetman D, Hutchinson WF (2006) Estimation and adjustment of microsatellite null alleles in nonequilibrium populations. *Mol Ecol Notes* 6:255–256.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01082.x>
- Weir BSS, Cockerham CCC (1984) Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution (N Y)* 38:1358. <https://doi.org/10.2307/2408641>
- Wernberg T, de Bettignies T, Joy BA, Finnegan PM (2016) Physiological responses of habitat-forming seaweeds to increasing temperatures. *Limnol Oceanogr* 61:2180–2190.
<https://doi.org/10.1002/lno.10362>
- White C, Selkoe KA, Watson J, et al (2010) Ocean currents help explain population genetic structure. *Proc R Soc B Biol Sci* 277:1685–1694. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2214>
- Wright S (1951) The Genetical Structure of Populations. *Ann Eugen* 15:323–354.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x>
- Wright S (1986) *Evolution: selected papers*. The University of Chicago Press
- Xuereb A, Benestan L, Normandeau É, et al (2018) Asymmetric oceanographic processes mediate connectivity and population genetic structure, as revealed by RADseq, in a highly dispersive marine invertebrate (*Parastichopus californicus*). *Mol Ecol* 27:2347–2364.
<https://doi.org/10.1111/mec.14589>

Chapitre 4

Analyse temporelle de la diversité génétique

1 Introduction

La diversité génétique est souvent utilisée comme un outil pour estimer l'état de "santé" d'une population et sa capacité à s'adapter à un nouvel environnement (Frankel, 1970; Pennington et al., 2021). Ceci provient en outre des résultats expérimentaux et théoriques montrant la corrélation positive entre la diversité (ou variance) génétique d'une population et sa capacité à maintenir sa valeur sélective face à un changement environnemental (Fisher, 1930; Lande et Shannon, 1996; Loreau et Hector, 2001; Ehlers et al., 2008). Cette mesure est notamment utilisée dans la biologie de la conservation, discipline qui a été fondée dans le but de protéger les espèces, leurs habitats et de manière plus générale, les écosystèmes (Soulé, 1985). Dans ce cadre, le suivi temporel de la diversité des populations est considéré comme un apport primordial pour permettre une meilleure conservation (Luikart et al., 1999). Par exemple, chez la Saxifrage à fleur jaune - espèce en voie d'extinction - Beatty et al. (2014) ont mené une approche rétrospective en analysant les échantillons d'herbiers récoltés entre 1886 à 1957 sur deux sites aujourd'hui éteints et deux sites encore occupés, pour lesquels la diversité génétique a

été comparée avec les échantillons récoltés en 2011. Leurs résultats prouvent que la diversité génétique des populations actuellement en voie d’extinction était non seulement plus faible que les populations de plus grande taille, mais qu’elle avait fortement diminué dans le temps. Une particularité de leurs travaux est que par l’intermédiaire d’analyses de structure génétique (type STRUCTURE, Pritchard et al., 2000) qui assignent les individus dans un nombre de cluster génétique donné, les auteurs parviennent à avoir une idée sur la ressemblance génétique des populations éteintes avec les populations toujours existantes. Cette analyse a été effectuée conjointement avec un modèle de niche dans le but de pouvoir réintroduire cette espèce dans les environnements occupés par le passé et encore adéquats pour l’espèce. Ainsi, comme nous pouvons le voir à partir de seulement une étude, les analyses temporelles offrent de nombreuses possibilités d’analyse qui peuvent être utilisées à des fins de conservation et de réintroduction. Néanmoins, les études temporelles restent encore rares, comme discuté dans Tessier et Bernatchez (1999); Toonen et Grosberg (2011); Reynolds et al. (2017), ce qui est souvent lié à la contrainte qu’amène le suivi des populations.

Comme nous l’avons mentionné dans l’introduction, les espèces sont généralement divisées en différentes unités (dits sous-populations ou dèmes) qui peuvent être connectées entre elles par des flux de gènes. Cette structure génétique à l’échelle spatiale a originellement été étudiée par Wright dans le but de comprendre la mise en place de complexes de gènes distincts entre dèmes (modèle de “shifting-balance”, Wright, 1931). Ce modèle repose néanmoins sur l’hypothèse d’une faible connectivité entre dèmes, et des tailles efficaces faibles et uniformes parmi les dèmes (Wade et McCauley, 1988). Comme souvent, les phénomènes qui existent dans la nature sont bien plus complexes que celles approchées par les modèles théoriques. En outre, la structure génétique dépend de facteurs relevant des processus démographiques (Wade et McCauley, 1988; Bohonak, 1999), de même que les facteurs liés aux étapes de la dispersion (Ronce, 2007). Bien que les suivis sur le terrain permettent d’identifier certains phénomènes démographiques, l’estimation des flux de gènes reste empiriquement compliquée (Bohonak, 1999 et pour les espèces marines, Toonen et Grosberg, 2011). Ainsi, la structure génétique des populations est

1. Introduction

alors elle-même utilisée pour en déduire le taux de connectivité entre les populations (*cf.* Introduction, Rousset, 2004). Finalement, les suivis temporels à l'échelle de la métapopulation apportent des indicateurs utiles sur le statut écologique d'une espèce, puisque la stabilité temporelle de la structure génétique implique que les forces qui interviennent dans sa mise en place persistent dans le temps.

Selon le paradigme du modèle dit "abundant-center", la densité d'une espèce diminue du centre de l'aire de distribution jusqu'en périphérie (Brown, 1984), ce qui se traduit par une diminution de la diversité génétique vers les extrémités dû à un plus grand effet de la dérive génétique (Eckert et al., 2008, et voir Pironon et al., 2017). Cependant ces attendus peuvent être erronés dans le cas où les limites d'aire correspondent aux zones refuges de la dernière période glaciaire, généralement situées dans la limite d'aire Sud dans le cas des organismes présents en hémisphère Nord (Hewitt, 2000). Ainsi, comme nous l'avons vu dans l'introduction, il est attendu que les populations situées dans ces limites basses ("rear edge") aient conservé une partie de la diversité génétique ancestrale et donc être associées à une diversité génétique unique (Hampe et Petit, 2005). Néanmoins, il est attendu (tout comme le modèle "abundant-center") que ces populations soient fragmentées et de faible taille dû à environnement peu stable : on s'attend alors à une diversité génétique amoindrie *au sein* des populations et une plus grande différenciation *entre* populations (Hampe et Petit, 2005). De l'autre côté de l'aire de distribution, là où se situe le front de colonisation ("leading edge"), il est attendu que les populations soient associées à une faible diversité génétique dû à la fixation des allèles par le phénomène de "gene surfing" (Hallatschek et Nelson, 2008; Peischl et al., 2013). Ainsi, tout comme les populations en "rear edge", il est attendu que la diversité génétique soit faible *au sein* des populations avec une forte différenciation génétique *entre* populations. Cependant, à la différence des populations en "rear edge", la diversité génétique y serait faible même à l'échelle de la métapopulation constituant le front d'expansion.

Jusqu'ici nous avons seulement parlé des populations situées dans les limites d'aire de distribution. Or une diversité génétique réduite due à un fort effet de la dérive génétique peut également s'appliquer au cas des populations dites *isolées*, c'est-à-dire situées au

sein de l'aire de distribution mais isolées des autres dèmes par des barrières aux flux génétiques (comme par exemple la discontinuité de l'habitat rocheux et les courants marins, *cf.* Chapitre 3). Dans le cas des populations isolées, si la migration représentait originellement un apport constant en nouveaux génotypes, leur taille efficace va inévitablement diminuer dès lors qu'elles deviennent isolées.

Afin de comprendre comment évoluent les populations isolées et marginales dans le temps, nous pouvons revenir aux bases de la génétique des populations. Dans un modèle de Wright-Fisher (population panmictique et haploïde de taille N , pas de migration, de mutation ni de sélection, *cf.* Encadré 2), il est possible de montrer que la fréquence d'un allèle présent à un locus biallélique parmi les descendants (p') suit une loi binomiale de variance pq/N , avec p la fréquence du même allèle dans la génération parentale et $q = (1 - p)$ (Gale, 1990). Bien que provenant d'un modèle théorique avec des hypothèses peu réalistes, cet attendu est généralement appliqué sur les données empiriques (Waples, 1990; Waples et Teel, 1990). Ainsi, nous nous attendons à ce que plus la taille efficace d'une population est faible, plus la fluctuation des fréquences alléliques entre deux générations soit grande. Autrement dit, la probabilité qu'un allèle se fixe due à la variation aléatoire des fréquences alléliques est plus grande dans une population de faible taille : les populations isolées et marginales devraient être associées à une diminution de la diversité génétique dans le temps ainsi qu'à une diminution du taux d'hétérozygotie (Gillespie, 2004).

En présence de sélection, ces allèles peuvent représenter des mutations bénéfiques, mais ces dernières sont considérées comme plus rares que les mutations délétères (Charlesworth et Charlesworth, 1998). Une fois fixées, la sélection peut être plus efficace pour éliminer ces mutations délétères ("purge par dérive", Glémin, 2003), comme observée sur les fronts d'expansion (Kirkpatrick et Jarne, 2000; Pujol et al., 2009). Néanmoins, les conditions - à savoir le coefficient de dominance, l'effet sur la valeur sélective, la fréquence initiale de la mutation et la taille de population - dans lesquelles cette élimination s'applique restent restreintes (Glémin, 2003). En effet, de nombreuses études témoignent que le fardeau de mutation reste plus élevé dans les populations marginales (que ce

1. Introduction

soit les populations en “rear” ou “leading-edge”) par rapport aux populations centrales (Zhang et al., 2016; González-Martínez et al., 2017; Willi et al., 2018; Perrier et al., 2020). L’augmentation du fardeau de mutation, ayant pour conséquence de diminuer la valeur sélective moyenne, peut se traduire par un renouvellement plus rapide des populations (ou *turnover*). Ceci peut notamment être la conséquence d’une longévité écourtée ou à une plus grande mortalité (Haag et Ebert, 2004; Kawecki, 2008). Finalement, les attendus tirés de la génétique des populations indiquent que les populations isolées et marginales sont plus susceptibles à l’extinction. D’où l’importance d’y apporter un suivi plus soutenu.

L’étude temporelle de la diversité et de la structure génétique reste rare dans la littérature. Les travaux de Toonen et Grosberg (2011) montrent que seulement 7% des études portant sur l’analyse de la structure génétique publiées entre 1985 et 2000 comprenait le mot “temporel” et 5% parmi celles publiées entre 2000 et 2009. Parmi les études portant sur l’analyse temporelle de la diversité et de la structure génétique, la plupart des études portent sur des espèces terrestres (voir références dans Toonen et Grosberg, 2011) et les quelques études portant sur les espèces marines (Tessier et Bernatchez, 1999; Barcia et al., 2005; Florin et Höglund, 2006; Palstra et al., 2007; Shen et Tzeng, 2007; Je Lee et Boulding, 2009; Reynolds et al., 2017) dont seulement 4 portant sur des espèces d’algues brunes (*L. digitata* : Valero et al., 2011, *Fucus serratus* : Coyer et al., 2008; Jueterbock et al., 2018 et *Ecklonia radiata* : Coleman et al., 2020) ont des conclusions contrastées sur la stabilité de la diversité et la structure génétique. L’objectif de ce chapitre est d’évaluer la stabilité temporelle (entre 1 à 4 générations) de la diversité génétique, de la consanguinité et de la structure génétique chez *L. digitata* en Bretagne ainsi que sur les côtes de la Manche et de la Mer du Nord. Pour cela, nous avons à disposition des données temporelles pour 19 populations, parmi lesquelles certaines ont été identifiées comme “isolées”; en limite d’aire de distribution (“marginales”); ou situées en centre de l’aire de distribution et bien connectées (“centrales”). Ces échantillons nous permettent d’étudier l’effet de l’origine de la population (isolées, marginales ou centrales) sur l’évolution temporelle de la diversité génétique ainsi que des fréquences alléliques. En particulier, sous

l'hypothèse que les populations isolées et marginales ont des tailles efficaces plus faibles que les populations centrales, nous avons examiné la validité de plusieurs attendus :

1. Les populations isolées et marginales sont associées à une diversité génétique plus faible que les populations centrales quelles que soient la période d'échantillonnage. Les populations marginales peuvent être associées à une diversité génétique unique, traduite par un d'allèles privés plus élevé.
2. Les populations isolées et marginales sont associées à une diminution temporelle de la diversité génétique par rapport aux populations centrales dû à un plus grand effet de la dérive génétique
3. L'amplitude de la variation des fréquences alléliques est plus importante dans les populations isolées et marginales
4. La différenciation génétique entre deux pas de temps - qui illustre l'échange de gènes entre générations - devrait être plus importante au sein des populations isolées et marginales dans le cas où les allèles qui y ségrègent ne sont pas fixés (correspondant à un renouvellement plus rapide).
5. Le coefficient de consanguinité augmente dans le temps dans les populations isolées et marginales

2 Matériel et Méthodes

2.1 Échantillonnage

20 à 30 individus ont été échantillonnés dans 19 populations, dont 15 situées en Bretagne, 2 en Normandie, 1 dans le détroit du Nord-Pas-de-Calais (Wissant) et 1 en Mer du Nord (Helgoland, Tableau 4.1). Bien qu'éloignées, les populations de Wissant et de Helgoland ont été prises en compte dans cette étude temporelle car isolées des autres populations de *L. digitata* par des étendues sableuses de plusieurs centaines de kilomètres (Valero M. communication personnelle). Parmi les 19 populations, 11 ont été échantillonnées entre 1997 et 1998 (période T1), 19 entre 2003 et 2008 (période T2) et 13

2. Matériel et Méthodes

entre 2011 et 2018 (période T3, Tableau 4.1). La longévité de *L. digitata* étant considérée comme étant de 4 à 6 ans (*cf.* Introduction), l'intervalle entre T1 et T2 et entre T2 et T3 équivaut à au moins une génération, entre T1 et T3 à au moins 2 générations.

2.2 Classification des populations selon leur degré de connectivité

Les populations ont été réparties dans les groupes correspondant d'une part à leur période d'échantillonnage (T1, T2 ou T3, Tableau 4.1) et d'autre part à leur degré de connectivité génétique (Tableau 4.2). Ce dernier critère a été déterminé selon le modèle "abundant-center" (Eckert et al., 2008) et à partir d'études précédentes portant sur la connectivité et la structure spatiale de *L. digitata* incluant les populations utilisées dans cette étude (Billot et al., 2003; Valero et al., 2011; Robuchon et al., 2014*b*; Couceiro et al., 2013; Oppliger et al., 2014; Liesner et al., 2020 et *cf.* Chapitre 3). D'après les études précédentes, certaines populations ont été classifiées comme "isolées" par des barrières aux flux géniques (comme les courants marins ou à la discontinuité de l'habitat), telles que NB4, NB4B, SM1 (Billot et al., 2003; Robuchon et al., 2014*b*; Couceiro et al., 2013 et *cf.* Chapitre 3) et HEL (Liesner et al., 2020); ou "marginales" parce qu'elles sont situées en limite d'aire de distribution de l'espèce, telles que SB0X et SB0B (Robuchon et al., 2014*b*; Oppliger et al., 2014; Liesner et al., 2020 et *cf.* Chapitre 3). Les autres populations, bien connectées entre elles et situées en centre d'aire de distribution, ont été classifiées comme "centrales".

2.3 Populations utilisées pour les comparaisons temporelles

Parmi l'ensemble des populations, nous avons à disposition les données sur les trois pas de temps pour cinq populations, six pour les deux premiers (T1 et T2) et huit pour les deux derniers (T2 et T3, Tableaux 4.1 et 4.2). Dans le cas des populations échantillonnées aux trois périodes d'échantillonnage, les mêmes individus de T2 ont été utilisés pour la comparaison T1-T2 et T2-T3.

2.4 Extraction ADN

Les échantillons des périodes T1 et T2 ayant déjà été extraits, seuls les échantillons de la période T3 ont été nouvellement extraits. Les méthodes d'extraction, d'amplification des microsatellites, de lecture et de correction sont identiques au Chapitre 3 ("DNA extraction"; "Microsatellite amplification, scoring, and correction"). Tous les individus ont été génotypés avec six marqueurs microsatellites développés pour *L. digitata* (Ld148, Ld158, Ld167, Ld371, Ld531, Ld704; Billot et al., 1998). Nous n'étions pas en mesure d'utiliser les nouveaux marqueurs microsatellites développés depuis l'étude de Billot et al. (2003) due à la dégradation de l'ADN des échantillons d'algues datant de T1 et T2.

2.5 Diversité génétique et structure de population

Avant toutes analyses, nous avons analysé la présence d'allèles nuls à l'aide du logiciel MICROCHECKER (Van Oosterhout et al., 2004), puis un test d'indépendance entre marqueurs microsatellites ("linkage disequilibrium test") a été réalisé à l'aide de 1000 permutations sur le logiciel GENETIX (Belkhir et al., 2004). Ensuite, divers indices de diversité génétique ont été calculés : l'hétérozygotie attendue (He) et le nombre d'allèles privés (Pa) ont été obtenus à l'aide du logiciel GenAlex (Peakall et Smouse, 2006) ; la richesse allélique (Ar , nombre d'allèles moyen pondérés par le nombre d'individus de la population) à l'aide du package "HIERFSTAT" (Goudet, 2005) développé pour le logiciel R (R Core Team, 2017). La proportion des locus à l'état hétérozygote (ou MLH, le nombre de locus présent à l'état hétérozygote divisé par le nombre total de locus) a été calculée à l'aide du package "inbreedR" (Stoffel et al., 2016) et le coefficient de consanguinité F_{IS} a été calculé selon la méthode de Weir et Cockerham (Weir et Cockerham, 1984) sur GENETIX. La significativité des valeurs de F_{IS} a été testée à l'aide de 1000 permutations sur le même logiciel. La différenciation génétique entre populations a été estimée par l'indice F_{ST} , calculé à l'aide de GENETIX selon la méthode de Weir et Cockerham pour chaque paire de populations et chaque période d'échantillonnage. Pour chaque population, nous avons ensuite calculé la moyenne des F_{ST} , tel que F_{ST,i,T_j}^- qui

2. Matériel et Méthodes

Table 4.1 – Populations à disposition pour l’analyse temporelle. En orange les populations échantillonnées en T1 et T2, en vert pour T2 et T3 et enfin en bleu pour T1, T2 et T3. SMO correspond au “Service Mer et Observation” de la Station Biologique de Roscoff. L’intervalle de temps moyen qui sépare la période T1 et T2 est de 7.91, et de 9.42 entre la période T2 et T3. (*) Pour la population de Perhardy, le point GPS en T2 est 48.712, -3.958 et celui en T3 est 48.712, -3.958. Ces deux points d’échantillonnages sont espacés de 3.84km.

Pays/Région	Site	Code	Lat.	Long.	T1			T2			T3		
					Échantillonneur	année	année	Échantillonneurs	année	année	Échantillonneurs	année	année
Allemagne N.-P.-de-C.	Helgoland	HEL	54.178	7.893				C. Gehring & I. Bartsch	(2005)			I. Bartsch & D. Liesner	(2016)
	Wissant	NPI	50.912	1.719				F. Gevaert	(2006)			F. Gevaert	(2018)
Normandie	Barfleur	NO2	49.653	-1.234	C. Billot	(1998)		C. Destombe, A. Tayalé & M. Valero	(2006)				
Normandie	La Hague	NO1	49.729	-1.919	C. Billot	(1998)		C. Destombe, A. Tayalé & M. Valero	(2006)				
Bretagne	Saint Malo	SM1	48.697	-1.919	C. Billot	(1998)		A. Tayalé & M. Valero	(2006)				
Bretagne	Tréguier	NB5	48.881	-3.099	C. Billot	(1997)		C. Destombe	(2006)				
Bretagne	Locquirec	NB4	48.686	-3.618	C. Billot	(1997)		SMO	(2005)				
Bretagne	Locquirec	NB4B	48.687	-3.603	C. Billot	(1997)		C. Destombe & A. Tayalé	(2006)			SMO	(2015)
Bretagne	Roscoff	NB3X*	48.712	-3.958				SMO	(2006)			L. Fouqueau & D. Liesner	(2018)
Bretagne	Ile de Steck	NB3	48.711	-4.060	C. Billot	(1997)		SMO	(2005)			SMO	(2015)
Bretagne	Plouescat	NB2	48.673	-4.216	C. Billot	(1998)		SMO	(2005)				
Bretagne	Porspoder	NB1	48.519	-4.779	C. Billot	(1997)		C. Engel & P. Arzel	(2003)			SMO	(2016)
Bretagne	Le Conquet	ROS	48.328	-4.752				P. Arzel	(2006)			Y. Turpin	(2011)
Bretagne	Penmarc'h	SB3	47.799	-4.383	C. Billot	(1998)		M. Valero & E. Billard	(2006)			SMO	(2016)
Bretagne	Locudy	LOC	47.786	-4.152				SMO	(2008)			SMO	(2015)
Bretagne	Pont-Aven	SB2	47.791	-3.761				C. Engel & A. Tayalé	(2006)			SMO	(2015)
Bretagne	Lorient	SB1	47.766	-3.558	C. Billot	(1998)		C. Engel & A. Tayalé	(2006)			SMO	(2015)
Bretagne	Quiberon	SB0B	47.470	-3.091				C. Destombe & M. Valero	(2008)			C. Destombe	(2016)
Bretagne	Belle-Ile	SB0X	47.328	-3.124				O. Barbaroux	(2006)			SMO	(2015)

correspond à la moyenne des F_{ST} associée à la population i à la période d'échantillonnage T_j . Le F_{ST} a également été utilisé pour étudier l'échange de gènes au sein d'une même population entre deux périodes d'échantillonnage. Pour cela, nous avons calculé la différenciation génétique pour une population donnée entre T1-T2 et/ou entre T2-T3. La significativité des valeurs de F_{ST} a été testée à l'aide de 1000 permutations sur GENETIX.

2.6 Analyses statistiques

Le test de rang de Wilcoxon (test non paramétrique sur la médiane) a été utilisé pour évaluer si les populations isolées/marginales ont une diversité génétique, un taux de consanguinité et une différenciation génétique significativement différente des populations centrales. Ce même test a été utilisé pour évaluer la variation temporelle au sein de chaque population pour l'ensemble des paramètres (He , Ar , Pa , F_{IS} , MLH et F_{ST}) utilisés dans ce chapitre. Nous avons également étudié la corrélation entre les indices He , Ar , MLH, F_{ST} et les variations de fréquences alléliques entre T1-T2 et T2-T3, à l'aide d'un test de corrélation de Spearman. Un test z a été utilisé pour tester l'effet de la classe de population sur la proportion des populations associées à des allèles privés. L'ensemble de ces analyses a été effectué sur R.

3 Résultats

3.1 Étude de la diversité génétique et de la différenciation génétique pour un temps donné

Le nombre d'individus génotypés varie de 19 à 30 (Tableau 4.2). Les résultats obtenus à partir de MICROCHECKER suggèrent qu'aucun marqueur n'est associé à une fréquence significative d'allèles nuls. De plus, aucun déséquilibre de liaison significatif n'a été observé. Le nombre minimum d'haplotypes utilisé pour le calcul de la richesse allélique est de 40 pour T1, 38 pour T2 et 36 pour T3. Comme attendu d'après notre classification, les populations isolées/marginales montrent globalement une diversité gé-

3. Résultats

Table 4.2 – Classement des populations étudiées aux trois intervalles de temps : en bleu foncé les populations centrales ; en bleu clair les populations isolées (NB4B, NB4, NP1, HEL) ou situées en limite sud de l’aire de distribution (SB0X, SB0B). Nb. ind. : nombre d’individus génotypés pour chaque temps.

Classe	Population	Nb. ind. (T1)	Nb. ind. (T2)	Nb. ind. (T3)
centrale	NO2	29	30	/
centrale	NO1	30	30	/
centrale	NB5	29	26	/
centrale	NB3X	/	30	28
centrale	NB3	26	30	29
centrale	NB2	30	30	/
centrale	NB1	25	28	30
centrale	ROS	/	30	19
centrale	SB3	28	30	30
centrale	LOC	/	21	27
centrale	SB2	/	30	26
centrale	SB1	26	25	24
isolée	HEL	/	21	30
isolée	NP1	/	30	28
isolée	SM1	29	27	/
isolée	NB4	24	21	/
isolée	NB4B	28	30	29
marginale	SB0B	/	30	30
marginale	SB0X	/	30	30

nétique plus faible (Tableau 4.3) et une différenciation génétique plus forte (Figure 4.1) que les populations centrales. Cependant, les différences sont plus ou moins fortes selon les années et les indices utilisés (Figure S4.1). Les plus fortes variations de diversité sont observées pour la période T3 avec He , Ar et MLH variant du simple au double entre les populations isolées/marginales et les populations centrales (respectivement de 0.357 (NP1) à 0.689 (ROS) ; de 3.089 (NP1) à 6.678 (SB1) et de 0.317 (NP1) à 0.67 (SB3), Tableau 4.3). Pour les trois périodes, les valeurs de He , Ar et MLH sont significativement plus faibles dans les populations isolées et marginales par rapport aux populations centrales (test de rang de Wilcoxon, $p < 0.05$), et ce malgré la grande richesse allélique associée à SB0X (Tableau 4.3, Figure S4.1). Quelle que soient la période considérée, Pa ne diffère pas selon la classe de populations (Tableau 4.3, test de rang de Wilcoxon, pour T1 : $p = 0.573$; T2 : $p = 0.803$; T3 : $p = 0.15$). De même pour la proportion de populations centrales et isolées/marginales avec au moins un allèle privé (test z, Tableau S4.1).

D’après les tests de permutations effectués sur GENETIX, aucune valeur de F_{IS} ne montre d’écart significatif à la panmixie pour la période T2 contrairement à T1 et

T3 (Tableau 4.3). Pour la période T1, la valeur moyenne de F_{IS} est deux fois plus élevée dans les populations isolées et marginales que dans les centrales (0.108 et 0.051 respectivement, Tableau 4.3). Néanmoins, la médiane des valeurs de F_{IS} ne diffère pas significativement selon la classe de population (test de rang de Wilcoxon, pour T1 : $p = 0.279$; T2 : $p = 0.227$; T3 : $p = 0.823$). En termes de différenciation génétique, le F_{ST} moyen est significativement plus élevé dans les populations isolées et marginales que dans les populations centrales, et ce, quelle que soit la période d'échantillonnage (test de rang de Wilcoxon, pour T1 : $p = 0.012$; T2 : $p = 0.00004$; T3 : $p = 0.002$, Figure 4.1). Les plus fortes différenciations entre populations sont observées en T3, avec un F_{ST} de 0.362 entre NP1 et HEL, tandis que les plus fortes valeurs sont de 0.159 entre NB4 et NO2 en T1, et de 0.316 entre SB0X et HEL en T2 (Tableau 4.4). De même, la plus forte différence de F_{ST} moyen entre classe de populations est observée en T3, avec un F_{ST} moyen de 0.086 parmi les populations centrales et de 0.194 parmi les populations isolées/marginales (Figure 4.1).

3.2 Étude temporelle de la diversité génétique et de la différenciation génétique

Diversité génétique et indice de consanguinité

Les résultats des tests de rang de Wilcoxon suggèrent une diversité génétique stable dans le temps pour chacune des populations ($p > 0.05$), à l'exception de Belle-île (SB0X) pour laquelle Ar augmente significativement entre T2 et T3 (4.188 à 6.109, $p = 0.026$, Tableau 4.3), de NB2 pour laquelle MLH augmente significativement entre T1 et T2 ($p = 0.049$, Tableau 4.3), et de NP1 et SB2 pour lesquelles MLH diminue significativement entre T2 et T3 (NP1 : $p = 0.045$, SB2 : $p = 0.013$, Tableau 4.3). La corrélation significative entre les valeurs de He , Ar et MLH entre T1 et T2 ($r = 0.88$, 0.808 et 0.773 respectivement, Figure 4.2A, C et E) ainsi qu'entre T2 et T3 ($r = 0.914$, 0.798 et 0.896 respectivement, Figure 4.2B, D, F), suggèrent également une stabilité de la diversité génétique. Lorsque nous distinguons les classes de population, la corrélation pour He est légèrement plus élevée parmi les populations centrales ($r = 0.891$ entre T1 et T2,

3. Résultats

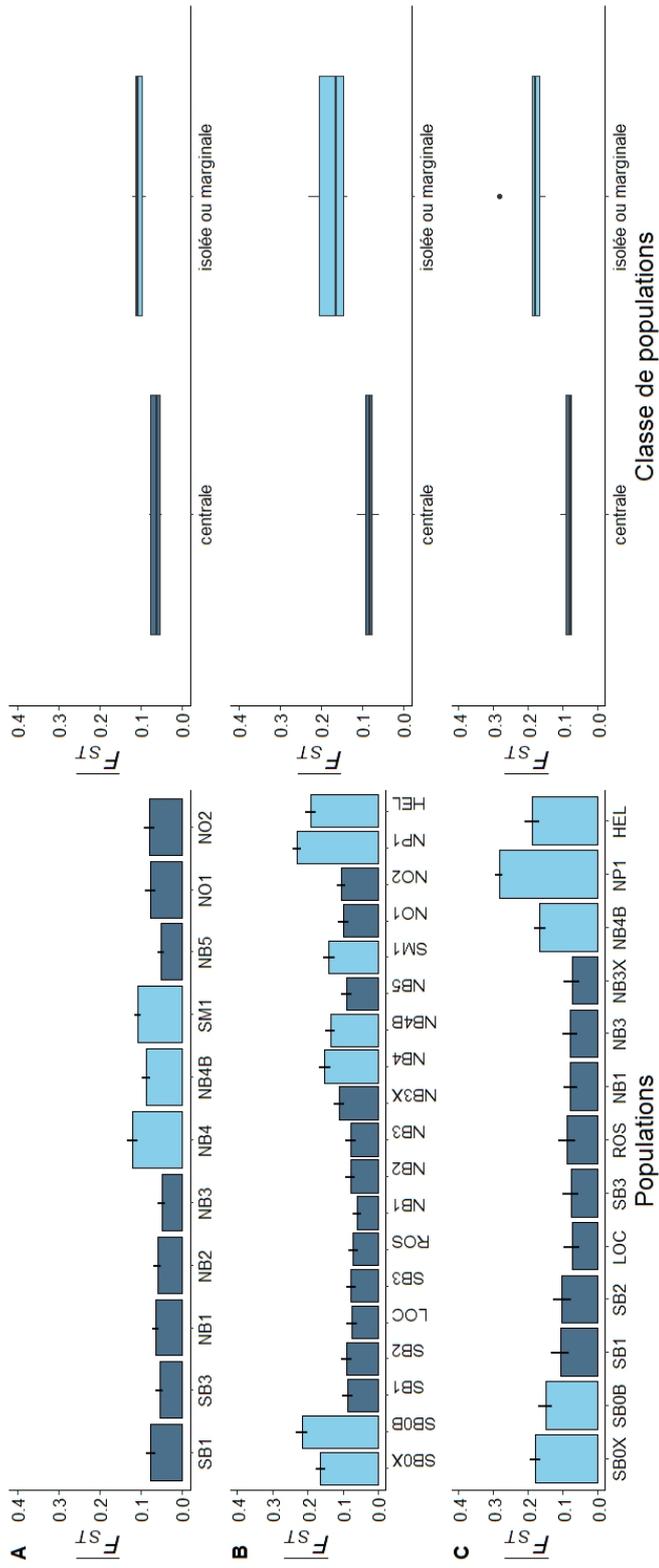


Figure 4.1 – Les figures de la colonne gauche représentent les valeurs de différenciation génétique moyenne associée à chacune des populations et les figures de la colonne de droite représentent la différenciation moyenne parmi les populations centrales d'une part, et les populations isolées et marginales d'une autre part. Les figures A, B et C correspondent aux période T1, T2 et T3 respectivement. Pour toutes les figures, en bleu clair les populations précédemment considérées comme étant isolées (NB4B, NB4, NP1, HEL) ou situées en limite sud de l'aire de distribution (SB0X, SB0B) ; et en bleu foncé les populations centrales.

Table 4.3 – Diversité génétique calculée pour la comparaison entre la période T1 et T2 (haut du tableau) ainsi que pour la période T2 et T3 (bas du tableau). La diversité génétique a été estimée avec l'hétérozygotie attendue (He), le nombre d'allèles privés (Pa), la richesse allélique (Ar) ainsi que la proportion des locus à l'état hétérozygote (MLH). Le taux de consanguinité au sein des populations a été estimé à l'aide du coefficient de consanguinité (F_{IS}). Les valeurs en gras correspondent à la moyenne parmi les populations centrales d'une part et les populations isolées ou marginales d'autre part. He et Pa ont été obtenus sur GenAlex, Ar sur HIERFSTAT, MLH avec imbreedR et les valeurs de F_{IS} ainsi que les tests de permutations avec GENETIX (* lorsque $p < 0.05$ et ** lorsque $p < 0.001$)

	He		Pa		Ar		MLH		F_{IS}	
	T1	T2	T1	T2	T1	T2	T1	T2	T1	T2
NO2	0.573 ± 0.081	0.629 ± 0.062	0	0	4.779 ± 1.266	5.489 ± 1.196	0.609 ± 0.192	0.683 ± 0.187	-0.028	-0.069
NO1	0.599 ± 0.081	0.590 ± 0.079	0	0.167 ± 0.167	5.496 ± 1.296	4.980 ± 1.375	0.551 ± 0.145	0.628 ± 0.162	0.106 **	-0.047
NB5	0.592 ± 0.091	0.597 ± 0.083	0	0.167 ± 0.167	4.844 ± 0.962	5.351 ± 1.216	0.583 ± 0.150	0.577 ± 0.196	0.028	0.054
NB3	0.602 ± 0.102	0.646 ± 0.078	0.500 ± 0.342	0	6.022 ± 1.949	6.370 ± 1.431	0.622 ± 0.179	0.672 ± 0.188	-0.013	-0.023
NB2	0.619 ± 0.068	0.666 ± 0.065	0.500 ± 0.224	0	5.672 ± 1.287	6.250 ± 1.669	0.567 ± 0.189	0.692 ± 0.159	0.102 **	-0.021
NB1	0.709 ± 0.040	0.689 ± 0.045	0.167 ± 0.167	0.500 ± 0.224	6.464 ± 1.195	6.761 ± 1.021	0.700 ± 0.179	0.720 ± 0.182	0.033	-0.018
SBS	0.599 ± 0.087	0.627 ± 0.065	0	0.333 ± 0.211	5.298 ± 1.442	6.278 ± 1.239	0.581 ± 0.224	0.593 ± 0.168	0.034	0.070
SBI	0.590 ± 0.067	0.591 ± 0.088	0.167 ± 0.167	0.167 ± 0.167	5.442 ± 0.887	5.410 ± 1.165	0.532 ± 0.202	0.611 ± 0.202	0.144 **	-0.012
SBI	0.610 ± 0.015	0.629 ± 0.013	0.167 ± 0.077	0.167 ± 0.063	5.502 ± 0.199	5.861 ± 0.222	0.593 ± 0.052	0.647 ± 0.052	0.051 ± 0.021	-0.008 ± 0.017
SMI	0.535 ± 0.070	0.530 ± 0.058	0.167 ± 0.167	0.333 ± 0.333	3.929 ± 1.077	3.787 ± 0.844	0.500 ± 0.193	0.549 ± 0.165	0.091	-0.017
NB4	0.470 ± 0.097	0.505 ± 0.067	0	0	4.433 ± 1.300	3.815 ± 0.547	0.435 ± 0.201	0.532 ± 0.182	0.104	-0.031
NB4B	0.504 ± 0.097	0.500 ± 0.062	0	0	4.396 ± 0.852	3.982 ± 0.518	0.450 ± 0.243	0.494 ± 0.198	0.128	0.028
NB4B	0.503 ± 0.011	0.512 ± 0.006	0.056 ± 0.034	0.111 ± 0.680	4.253 ± 0.099	3.861 ± 0.037	0.462 ± 0.034	0.525 ± 0.028	0.108 ± 0.007	-0.007 ± 0.011
NB3X	0.617 ± 0.086	0.659 ± 0.069	0	0.333 ± 0.333	5.657 ± 1.457	6.258 ± 1.534	0.639 ± 0.181	0.589 ± 0.210	-0.018	0.123 **
NB3	0.646 ± 0.078	0.653 ± 0.077	0.167 ± 0.167	0.167 ± 0.167	6.279 ± 1.405	6.234 ± 1.528	0.672 ± 0.188	0.670 ± 0.176	-0.023	-0.007
NB1	0.692 ± 0.044	0.680 ± 0.052	0.333 ± 0.211	0.167 ± 0.167	6.761 ± 1.021	6.474 ± 1.483	0.720 ± 0.182	0.661 ± 0.172	-0.021	0.044
ROS	0.689 ± 0.057	0.689 ± 0.051	0.500 ± 0.342	0.167 ± 0.167	6.534 ± 1.629	6.279 ± 1.326	0.677 ± 0.179	0.637 ± 0.159	0.037	0.105 **
SBS	0.627 ± 0.065	0.628 ± 0.064	0	0.333 ± 0.211	6.164 ± 1.208	5.866 ± 1.285	0.593 ± 0.168	0.572 ± 0.194	0.070	0.106 **
LOC	0.634 ± 0.065	0.613 ± 0.070	0.167 ± 0.167	0.500 ± 0.224	6.338 ± 1.665	5.923 ± 1.344	0.619 ± 0.191	0.580 ± 0.203	0.047	0.073 *
SB2	0.612 ± 0.050	0.608 ± 0.066	0	0.333 ± 0.211	5.085 ± 0.840	5.278 ± 0.633	0.637 ± 0.208	0.637 ± 0.038	-0.023	0.162 **
SBI	0.596 ± 0.087	0.595 ± 0.087	0	0.833 ± 0.401	5.410 ± 1.165	6.678 ± 0.882	0.611 ± 0.202	0.543 ± 0.225	-0.022	0.135 **
SBI	0.639 ± 0.012	0.641 ± 0.012	0.146 ± 0.066	0.354 ± 0.079	6.027 ± 0.206	6.124 ± 0.153	0.646 ± 0.041	0.611 ± 0.016	0.006 ± 0.014	0.092 ± 0.019
HEL	0.492 ± 0.015	0.523 ± 0.016	0	0.167 ± 0.167	2.928 ± 0.480	3.624 ± 0.848	0.540 ± 0.148	0.506 ± 0.217	-0.072	0.049
NP1	0.419 ± 0.052	0.357 ± 0.085	0	0.167 ± 0.167	3.021 ± 0.304	3.089 ± 0.471	0.444 ± 0.225	0.317 ± 0.133	-0.045	0.145 **
NB4B	0.500 ± 0.062	0.492 ± 0.056	0	0	3.982 ± 0.518	3.755 ± 0.571	0.494 ± 0.198	0.489 ± 0.194	0.029	0.026
SB0B	0.504 ± 0.078	0.540 ± 0.067	0	0	4.129 ± 0.720	4.137 ± 0.659	0.500 ± 0.186	0.544 ± 0.231	0.026	0.009
SB0X	0.491 ± 0.073	0.614 ± 0.055	0.167 ± 0.167	0.667 ± 0.333	4.065 ± 0.414	6.109 ± 0.450	0.494 ± 0.193	0.532 ± 0.204	0.001	0.148 **
SB0X	0.481 ± 0.012	0.505 ± 0.033	0.033 ± 0.026	0.210 ± 0.097	3.625 ± 0.211	4.143 ± 0.411	0.494 ± 0.034	0.478 ± 0.092	-0.012 ± 0.016	0.075 ± 0.023

3. Résultats

et $r = 0.927$ entre T2 et T3, Figures 4.2A et 4.2B) que pour les populations isolées et marginales ($r = 0.796$ entre T1 et T2, et $r = 0.825$ entre T2 et T3, Figures 4.2A et 4.2B). Pour Ar , la corrélation est également plus forte parmi les populations centrales (T1-T2 : $r = 0.816$; T2-T3 : $r = 0.822$, Figures 4.2C et 4.2D) que pour les populations isolées et marginales (T1-T2 : $r = 0.637$, T2-T3 : $r = 0.683$, Figures 4.2C et 4.2D). Pour MLH, nous n'étions pas en mesure d'évaluer l'effet de la classe de population dû à un manque de puissance, qui découle du fait que cet indice est calculé pour l'ensemble des marqueurs confondus, comparativement à He et Ar qui sont calculés pour chaque marqueur. L'indice F_{IS} est stable dans le temps pour l'ensemble des populations (test de rang de Wilcoxon, $p > 0.05$, Tableau 4.3), à l'exception de SB0X pour laquelle le F_{IS} augmente significativement entre T2 et T3 ($p = 0.041$, Tableau 4.3). Les indices de corrélations de Spearman ne sont cependant pas significatifs, que ce soit pour l'ensemble des populations ou pour chaque classe de population (Figure 4.3).

L'analyse de la variation des fréquences alléliques suggère une stabilité temporelle. Néanmoins, pour la période T1 et T2, l'amplitude des variations de fréquences alléliques semble plus faible dans les populations centrales. En effet, les corrélations entre années sont plus élevées parmi les populations centrales entre T1 et T2 ($r = 0.747$, Figure 4.4A) et la variance dans le changement des fréquences alléliques est plus faible (Figures 4.5A et 4.5B). Entre T2 et T3, la corrélation des fréquences alléliques est très semblable entre populations isolées/marginales ($r = 0.750$) et populations centrales ($r = 0.778$, Figure 4.4B), de même que pour la variance des différences temporelles des fréquences alléliques (Figures 4.5C et 4.5D).

Structure génétique

Les valeurs de F_{ST} calculées entre paires de populations sont fortement corrélées entre période d'échantillonnages ($r = 0.876$ entre T1 et T2 ; $r = 0.906$ entre T2 et T3, Figures 4.6A et 4.6B), ce qui indique que la différenciation entre populations est globalement stable dans le temps. Dû à un nombre trop faible de populations isolées ou marginales, nous n'étions pas en mesure de calculer la corrélation des valeurs de F_{ST} entre paires

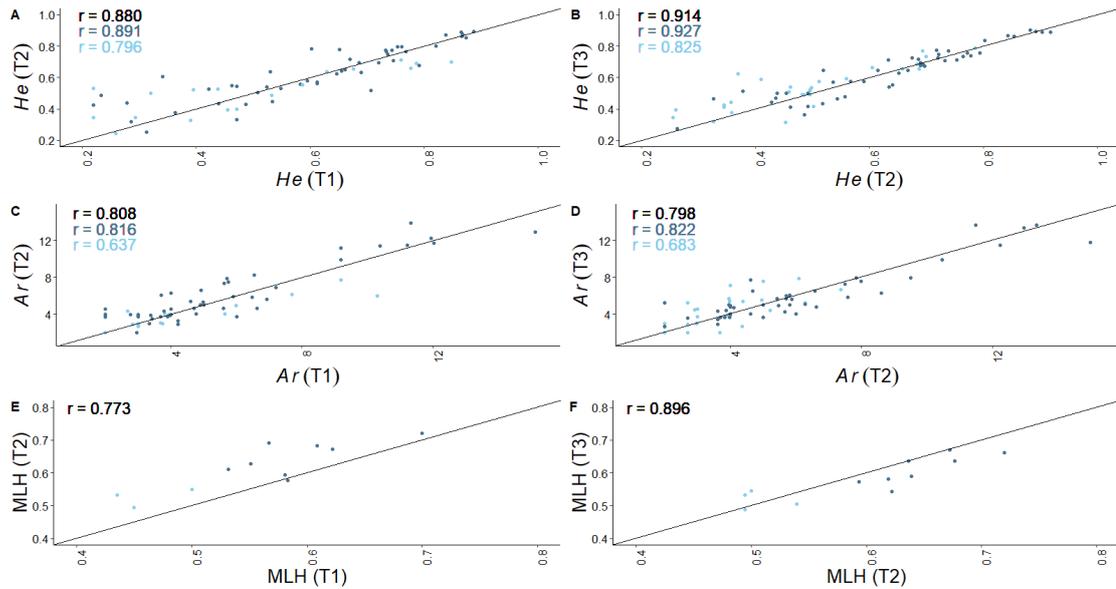


Figure 4.2 – Estimation des indices He , Ar et MLH à T1, T2 et T3. Les deux premiers indices sont calculés pour chaque locus à l'échelle de la population, tandis que le MLH est calculé pour chaque individu, tous locus confondus. **A.** He entre T1 et T2; **B.** He entre T2 et T3; **C.** Ar entre T1 et T2; **D.** Ar entre T2 et T3; **E.** MLH entre T1 et T2; **F.** MLH entre T2 et T3. Le code couleur des points est identique à celui utilisé dans le Tableau 4.2. Les lignes illustrent la relation 1 : 1 et les indices correspondent à l'indice de corrélation de Spearman : en noir lorsque toutes les populations sont confondues, en bleu foncé pour les populations centrales uniquement, en bleu clair pour les populations isolées/marginales uniquement.

3. Résultats

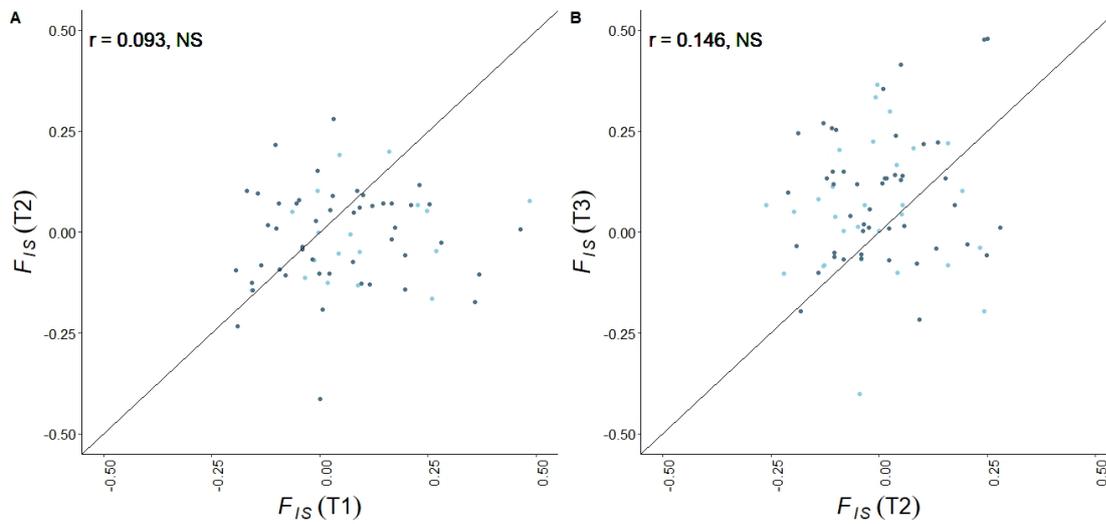


Figure 4.3 – Estimation des indices de consanguinité à T1, T2 et T3. Le F_{IS} est calculé pour chaque locus à l'échelle de la population. **A.** F_{IS} entre T1 et T2 ; **B.** F_{IS} entre T2 et T3. Les indices de corrélations de Spearman ne sont pas significatifs toutes populations confondues ($p = 0.458$ pour T1-T2 et $p = 0.21$ pour T2-T3) et n'ont pas été calculés selon les classes de populations. Même code couleur que dans la Figure 4.2.

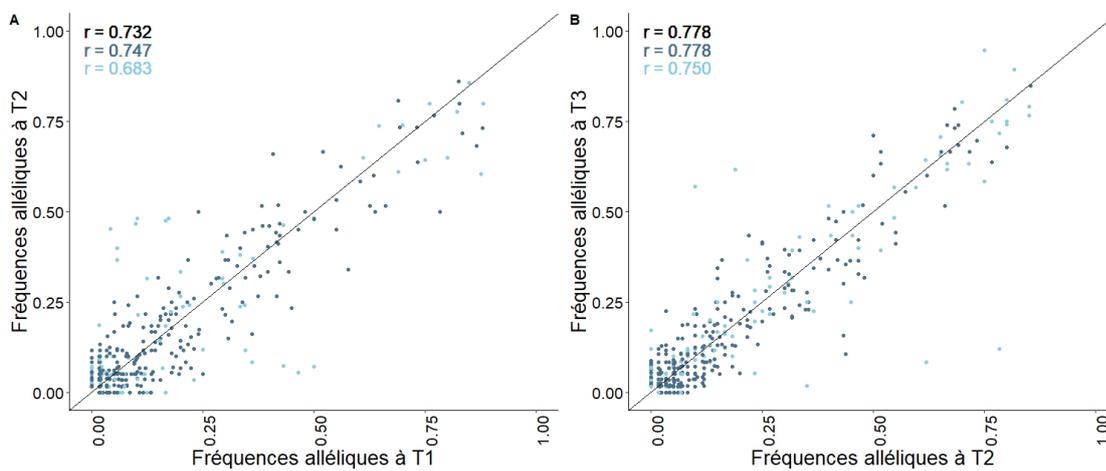


Figure 4.4 – Corrélation entre les fréquences alléliques calculées entre T1 et en T2 (**A**) et entre T2 et T3 (**B**). Même code couleur que dans la Figure 4.2.

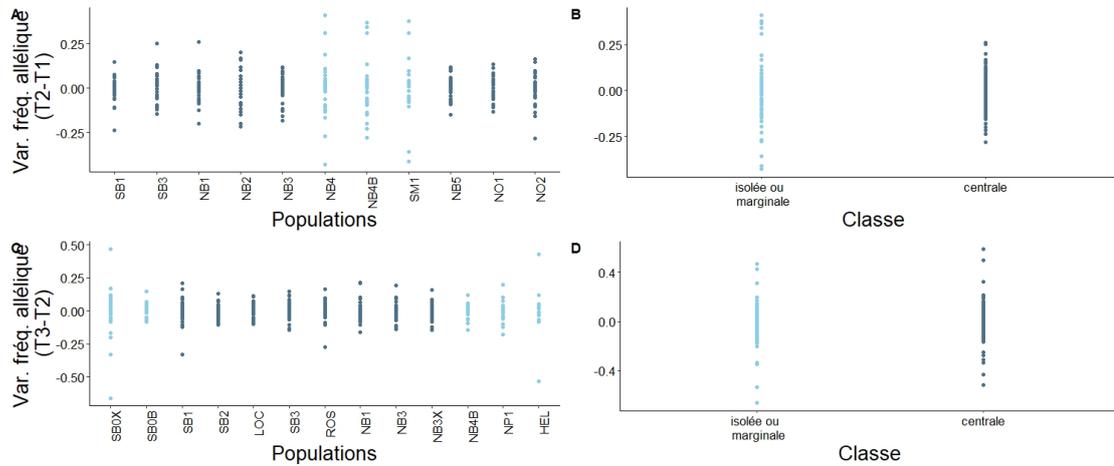


Figure 4.5 – Différence entre les fréquences alléliques calculées en T2 et en T1 (Figures **A** et **B**), et entre T3 et T3 (Figures **C** et **D**). Les figures **A** et **C** illustrent la différence pour chaque population, et les figures **B** et **D** en fonction des classes de population. Même code couleur que dans la Figure 4.2.

de populations isolées/marginales. Néanmoins les analyses de corrélations suggèrent que quelle que soit les périodes considérées (T1-T2 ; T2-T3), le coefficient de corrélation de Spearman est plus élevé lorsqu’il est calculé entre une paire de populations constituée d’une population centrale et d’une population isolée ou marginale (T1-T2 : $p = 0.0004$, $r = 0.701$, Figure 4.6A ; T2-T3 : $p = 0.00005$, $r = 0.603$, Figure 4.6B), qu’entre paire de populations centrales (T1-T2 : $p = 0.001$, $r = 0.574$, Figure 4.6A ; T2-T3 : $p = 0.034$, $r = 0.404$, Figure 4.6B). Les plus fortes variations du F_{ST} entre populations centrales sont observées entre les populations SB1 et NB1 entre T2 et T3 (Tableau 4.4B : 0.018 à 0.071).

Différenciation génétique temporelle au sein de chacune des populations (turn-over)

Les valeurs de F_{ST} pour les comparaisons temporelles et spatiales sont données dans le Tableau 4.4 (A et B pour les périodes T1-T2 et T2-T3, respectivement). Pour la période T1-T2, le F_{ST} temporel est en moyenne plus élevé (test de rang de Wilcoxon, $p = 0.019$) dans les populations isolées/marginales (F_{ST} moyen : 0.077) par rapport aux populations centrales (F_{ST} moyen : 0.008), avec les plus fortes valeurs de F_{ST} associées

3. Résultats

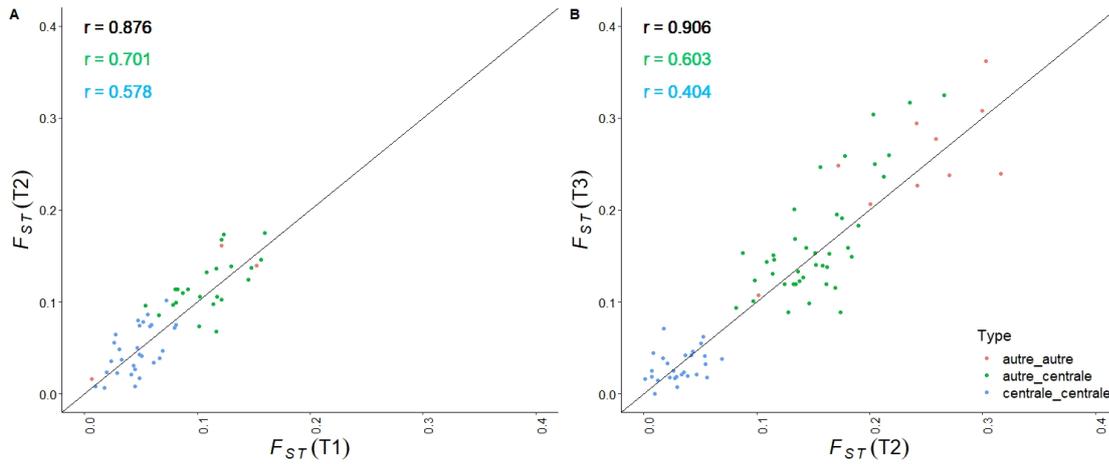


Figure 4.6 – Corrélation entre les valeurs de F_{ST} calculées en T1 et T2 (**A**) et entre T2 et T3 (**B**). En bleu les valeurs de F_{ST} calculées entre deux populations centrales, en vert entre une population isolées/marginale et centre et en rouge entre deux populations isolées/marginales. Pour les indices de corrélation de Spearman : en noir pour toutes les populations confondues, en vert entre une population marginale/isolée et centrale, en bleu entre deux populations centrales. L'indice de corrélation n'a pas pu être calculé pour les valeurs de F_{ST} calculées entre les populations isolées et ou marginales dû à un manque de points.

aux trois populations isolées : SM1 ($F_{ST} = 0.073$), NB4 ($F_{ST} = 0.083$) et NB4B ($F_{ST} = 0.075$, Tableau 4.4A). Seulement 2 des 8 populations centrales (NO2 et NB2) montrent des valeurs significativement différentes de 0, mais ces valeurs restent plus faibles que celles obtenues pour les populations isolées (NO2 : $F_{ST} = 0.019$ et NB2 : $F_{ST} = 0.023$, Tableau 4.4A). Ainsi, pour T1-T2 la différenciation génétique temporelle est donc systématiquement significative dans les populations isolées alors qu'elle est généralement non significative dans les populations centrales (test exact de Fisher : $p = 0.03$). Pour la période T2-T3, la même tendance est observée mais les valeurs de F_{ST} temporel ne diffèrent pas significativement entre classe de populations (moyenne centrale 0.003 versus isolée 0.033, test de rang de Wilcoxon : $p = 0.606$). En effet, nous observons des F_{ST} faibles et non significatifs pour 3 des 5 populations marginales/isolées (NP1, NB4B et SB0B, Tableau 4.4B) et toutes les valeurs sont faibles et non significatives pour les populations centrales à l'exception de SB1 (Tableau 4.4B). De plus, le test de Fisher ne montre plus de différence systématique entre la significativité des F_{ST} selon la classe de population

($p = 0.51$). Finalement, lorsque les comparaisons T1-T2 et T2-T3 sont confondues, que ce soit pour les populations centrales ou marginales/isolées, la différenciation génétique temporelle est plus faible ou du même ordre de grandeur que la différenciation spatiale observée à l'échelle la plus fine (Tableau 4.5). Le F_{ST} temporel reste en moyenne plus élevé parmi les populations isolées/marginales par rapport aux populations centrales (moyenne parmi les populations centrales : 0.006 ; parmi les populations isolées et marginales : 0.049, Tableau 4.5), mais la différence n'est pas significative (test de rang de Wilcoxon : $p = 0.08$). Pour les populations centrales, la différenciation temporelle est deux fois plus faible que la différenciation spatiale mesurée à moins de 15km tandis qu'il est du même ordre de grandeur pour les populations isolées (Tableau 4.5).

4 Discussion

Les forêt d'algues brunes formées par *Laminaria digitata* et les autres espèces de l'ordre des Laminariales et Fucales forment de denses forêts sous-marine, fournissant protection et nourritures à un grand éventail d'organismes marins (Dayton, 1985; Smale et al., 2013). Ces forêts sont référencées au niveau européen comme habitat à fort enjeu de conservation dans le cadre du réseau européen de Natura 2000. Néanmoins, ces écosystèmes sont aujourd'hui menacées d'extinction dans de nombreuses régions du globe notamment suite au réchauffement climatique (voir pour revue Smale, 2020). Ainsi, une compréhension approfondie de la connectivité ainsi que la distribution de la diversité génétique permettrait non seulement une meilleure conservation de ces forêts, par l'intermédiaire d'actions spécifiques sur certaines populations (Clinchy, 1997; Palumbi, 2004), mais aurait également une répercussion positive sur les écosystèmes du milieu intertidal dans sa globalité.

Dans ce but, nous avons étudié dans ce chapitre la structure génétique spatio-temporelle des populations de *L. digitata* avec un regard particulier sur l'état des populations que nous considérons comme plus vulnérables car isolées génétiquement ou situées en limite d'aire de distribution. Tout d'abord, les résultats de notre étude confirment que,

4. Discussion

Table 4.4 – Valeurs de F_{ST} entre paires de populations calculées **A.** pour la période T1-T2 (T1 en dessous et en T2 au-dessus de la diagonale) et **B.** pour la période T2-T3 (T2 en dessous et T3 au-dessus de la diagonale). Les valeurs sur la diagonale correspondent aux valeurs de F_{ST} calculées au sein de chaque population entre les deux périodes de temps. Le calcul du F_{ST} ainsi que les tests de permutations ont été effectués sur GENETIX. Les valeurs significativement différentes de 0 sont indiquées en gras. Le code couleur est identique au Tableau 4.2.

A												
	NO2	NO1	NB5	NB3	NB2	NB1	SB3	SB1	SMI	NB4	NB4B	
NO2	0.019	0.036	0.073	0.079	0.078	0.034	0.074	0.075	0.124	0.175	0.173	
NO1	0.023	-0.001	0.047	0.048	0.075	0.043	0.087	0.072	0.137	0.146	0.167	
NB5	0.058	0.069	0.001	0.007	0.022	0.031	0.064	0.050	0.086	0.073	0.096	
NB3	0.047	0.031	0.017	0.007	0.008	0.027	0.056	0.042	0.102	0.068	0.097	
NB2	0.052	0.059	0.029	0.009	0.023	0.017	0.037	0.039	0.110	0.102	0.114	
NB1	0.061	0.049	0.044	0.045	0.049	0.006	0.008	0.021	0.097	0.106	0.099	
SB3	0.048	0.056	0.028	0.026	0.033	0.045	0.011	0.024	0.114	0.139	0.114	
SB1	0.081	0.079	0.046	0.051	0.067	0.042	0.019	0.001	0.106	0.137	0.133	
SMI	0.145	0.117	0.066	0.072	0.087	0.114	0.081	0.118	0.073	0.139	0.162	
NB4	0.159	0.157	0.102	0.116	0.121	0.102	0.129	0.148	0.152	0.083	0.016	
NB4B	0.123	0.121	0.054	0.079	0.092	0.081	0.082	0.108	0.122	0.006	0.075	

B												
	NB3X	NB3	NB1	ROS	SB3	LOC	SB2	SB1	HEL	NP1	NB4B	SB0X
NB3X	0.003	0.001	0.019	0.007	0.021	0.021	0.038	0.045	0.159	0.249	0.094	0.088
NB3	0.009	0.009	0.025	0.039	0.018	0.019	0.041	0.042	0.141	0.236	0.101	0.122
NB1	0.029	0.026	0.005	0.019	0.025	0.016	0.042	0.071	0.089	0.247	0.124	0.119
ROS	0.029	0.017	0.007	0.002	0.023	0.033	0.062	0.055	0.146	0.304	0.151	0.098
SB3	0.047	0.056	0.007	0.036	0.002	-0.006	0.032	0.018	0.139	0.259	0.131	0.119
LOC	0.034	0.039	0.001	0.021	0.001	-0.007	0.017	0.015	0.133	0.259	0.119	0.115
SB2	0.069	0.054	0.037	0.053	0.054	0.028	-0.005	0.045	0.153	0.325	0.154	0.138
SB1	0.043	0.042	0.018	0.051	0.023	0.012	0.008	0.020	0.195	0.317	0.169	0.127
HEL	0.181	0.152	0.128	0.116	0.159	0.136	0.164	0.171	0.058	0.362	0.277	0.238
NP1	0.205	0.213	0.157	0.203	0.178	0.217	0.266	0.236	0.303	0.010	0.248	0.308
NB4B	0.082	0.097	0.098	0.115	0.114	0.125	0.152	0.134	0.259	0.172	-0.007	0.226
SB0B	0.175	0.138	0.135	0.147	0.133	0.169	0.162	0.141	0.271	0.299	0.242	-0.007
SB0X	0.184	0.190	0.109	0.162	0.088	0.144	0.175	0.133	0.316	0.241	0.200	0.101

Table 4.5 – Comparaison de la différenciation (F_{ST}) temporelle et spatiale aux différentes échelles géographiques. Les moyennes de F_{ST} ont été calculées sur les deux intervalles de temps.

T1-T2 et T2-T3	F_{ST} temporel	F_{ST} spatial < 15km	F_{ST} spatial 20 à 50km	F_{ST} spatial 50 à 300km	F_{ST} spatial > 300km
Centrale	0.006	0.013	0.024	0.037	0.063
Isolée/marginales	0.049	0.058		0.181	0.273
Centrale – isolées/marginales			0.097	0.128	0.185

quelle que soit la période considérée, les populations précédemment classifiées comme isolées et marginales (Billot et al., 2003; Valero et al., 2011; Robuchon et al., 2014*b* et voir Chapitre 3) sont associées à une diversité génétique plus faible ainsi qu’une différenciation génétique plus importante par rapport aux populations centrales. Néanmoins, la réduction de diversité génétique est moins marquée pour les populations marginales de Quiberon et Belle-île (SB0B et SB0X) par rapport aux populations isolées, et ce en particulier pour le nombre d’allèles privés (Tableau 4.3). Ainsi, les barrières aux flux géniques semblent avoir des conséquences plus importantes, et ce notamment pour les deux populations situées en Mer du Nord (dans le détroit du Nord-Pas-de-Calais et l’île d’Helgoland) qui représentent des cas extrêmes d’isolement par la discontinuité de l’habitat. Néanmoins, de par notre échantillonnage, l’effet de la discontinuité de l’habitat est confondu avec l’effet de la distance géographique pour ces deux populations. Dans le chapitre 3, les résultats montrent qu’à une large échelle géographique, la différenciation génétique entre populations est essentiellement expliquée par la distance géographique ; alors que les courants océaniques jouent un rôle essentiel à plus une échelle plus fine. La discontinuité de l’habitat n’étant pas retenue comme une variable explicative. Néanmoins, puisqu’il n’existe aucune population relais (ou substrat colonisable) entre ces deux populations, la distance géographique joue un rôle d’autant plus essentiel dans l’isolement de ces populations qu’il n’existe aucune continuité d’habitat. Le très fort isolement géographique et génétique de ces populations s’accompagne d’une diversité génétique beaucoup plus faible que celle observée dans les populations en limite d’aire de distribution. Les effets de la dérive génétique y sont donc potentiellement plus importants, et

4. Discussion

pourraient se traduire par une diminution de leur potentiel adaptatif et, à terme, leur disparition. La forte vulnérabilité de ces deux populations a été effectivement confirmée par des suivis de biomasse révélant leur régression démographique (Araújo et al., 2016). Dans ce contexte, il semble particulièrement intéressant d'étudier l'importance des changements temporels au sein de ces populations.

Les études temporelles de la diversité génétique restent encore relativement rares dans la littérature par rapport aux nombreuses analyses de la structure spatiale des populations, et particulièrement celles qui prennent en compte un pas de temps supérieur à une génération (Tessier et Bernatchez, 1999). Pourtant les analyses temporelles ont longtemps été considérées comme un moyen d'obtenir de meilleures estimations de la taille efficace des populations (Luikart et al., 1999; Waples et Yokota, 2007). Néanmoins les méthodes d'estimation de la taille efficace basées sur les fréquences alléliques dépendent fortement des scénarios de migration (Gilbert et Whitlock, 2015), or ces derniers sont difficiles à identifier et ce en particulier chez les organismes marins (Liggins et al., 2016).

La plupart des approches temporelles sont menées dans le but de répondre à des problématiques de gestion des pêches (Waples et Teel, 1990; Tessier et Bernatchez, 1999; Jónsdóttir et al., 2001; Hutchinson et al., 2003; Larsson et al., 2010); ou de la chasse (Kollars et al., 2004). A l'exception de l'étude de Hutchinson et al. (2003) qui a pu mettre en évidence des changements de diversité génétique par des échantillonnages réguliers entre 1954 et 1998 d'une population en déclin de morue (*Gadus morhua*) située à la pointe de Flamborough (Angleterre), les autres études ne mettent pas en évidence l'effet des perturbations humaines sur l'intégrité génétique des populations. Cette observation illustre que les changements temporels de la diversité génétique au sein des populations ne sont pas faciles à mettre en évidence, hormis les cas où les changements démographiques sont extrêmes; les tailles de populations très petites ou que la diversité génétique a été suivie sur un nombre conséquent de générations (Tessier et Bernatchez, 1999). Chez les algues et les plantes marines, ce type de données est encore plus rare que chez les animaux et montrent également une stabilité temporelle par rapport à la structure spatiale (Reynolds et al., 2017; Jueterbock et al., 2018). Par exemple, chez

Fucus serratus, Jueterbock et al. (2018) ont échantillonné 7 populations (réparties sur l'ensemble de l'aire de distribution) sur deux périodes d'échantillonnage séparées de 10 ans (soit 5 à 10 générations de cette espèce). Les auteurs observent une stabilité de la diversité génétique parmi toutes les populations, à l'exception de la population située à la limite Sud de l'aire de distribution. Or cette population fait face aux températures les plus chaudes, à l'origine de stress thermiques causant son déclin démographique. Néanmoins la diminution de l'hétérozygotie multilocus (MLH) entre les deux périodes de temps au sein de cette population n'était que légèrement significative, alors que les indices He et F_{IS} ne montraient aucune variation significative. Pour ce dernier résultat, les auteurs le relie au fait que ces deux indices soient très peu sensibles aux effets des goulots d'étranglement. Plus récemment, Coleman et al. (2020) ont étudié la diversité génétique des populations de la laminaire *Ecklonia radiata*, avant et après une vague de chaleur extrême conduisant à la disparition des populations situées dans les eaux les plus chaudes (limite Nord de l'aire de distribution de cette espèce qui est présente dans l'hémisphère Sud). Leurs données montrent une baisse de la diversité génétique, des changements dans les fréquences alléliques et une augmentation du F_{IS} dans seulement une des trois populations situées dans la zone impactée. Afin d'expliquer la stabilité temporelle des deux autres populations, les auteurs émettent l'hypothèse selon laquelle les populations impactées ont rapidement été recolonisées à partir de la banque de gamétophytes (qui sont plus résistants à une hausse de température, *cf.* Introduction dans le cas de *L. digitata*). En effet, d'autres études suggèrent que les gamétophytes pourraient jouer un rôle crucial dans le rétablissement des populations (Ladah et al., 1999; Barradas et al., 2011; Pereira et al., 2011).

Chez *L. digitata*, une étude temporelle de la diversité génétique a été menée par Valero et al. (2011), dont l'étude correspond à notre comparaison T1-T2 et portait sur une partie des populations étudiées dans ce chapitre. Leurs résultats montrent en outre que la diversité génétique (He et nombre moyen d'allèles A) était stable dans le temps, et que la différenciation génétique temporelle était significative au sein des populations isolées de Locquirec (NB4, NB4B) et de St Malo (SM1). Ces résultats suggéraient donc l'existence

4. Discussion

d'un plus grand turn-over dans les populations isolées. Néanmoins, cette étude n'incluait pas les populations situées en limite d'aire et ne portait que sur un intervalle de temps. Les résultats de notre étude confirment que la diversité génétique est globalement stable dans le temps pour la plupart des populations et ce pour les deux intervalles de temps. Cette stabilité semble plus forte dans les populations centrales, bien que les différences ne soient pas significatives. Certaines font néanmoins exception, notamment la population de Belle-île (SB0X) située en limite d'aire de distribution, pour laquelle nous avons observée une augmentation significative de la richesse allélique et du F_{IS} (Tableau 4.3). Un tel résultat pourrait notamment s'expliquer par une arrivée de migrants provenant d'autres populations, ce qui pourrait expliquer l'augmentation de la richesse allélique et du F_{IS} par un effet Wahlund. Une situation similaire a été décrite dans l'étude de Hutchinson et al. (2003) dont le suivi temporel de la population de morue montre que celle-ci a subi deux déclin démographiques et génétiques liés à la surexploitation. Néanmoins les auteurs ont pu observer une récupération de la diversité génétique à travers une augmentation de la migration efficace. Ainsi, il est possible que suite à un déclin, un phénomène d'immigration se soit produit dans la population de Belle-île, à l'origine du fort F_{ST} temporel observé dans cette population .

Les populations isolées sont généralement associées à une plus grande amplitude de variation des fréquences alléliques (Figures 4.4 et 4.5) ainsi qu'à un plus fort turn-over (en particulier pour T1-T2, comme observé dans Valero et al., 2011, Tableaux 4.4 et 4.5). Cependant pour l'intervalle T2-T3, le fort turn-over n'est retrouvé que pour 2 des 5 populations marginales/isolées (Belle-île et Wissant, NP1) (Tableau 4.4B). Cette stabilité des fréquences alléliques intra-population pourrait s'expliquer par l'existence d'une banque de gamétophytes comme discuté précédemment. Néanmoins, des suivis expérimentaux de recolonisation après éradication seraient nécessaires pour tester cette hypothèse. Il est également possible que la stabilité temporelle mise en évidence dans cette étude soit en partie expliqué par la faible puissance de nos analyses statistiques. Néanmoins, due à la dégradation de leur ADN, nous avons rencontrés beaucoup de difficulté à amplifier les anciens échantillons. Ainsi, il nous semble plus intéressant d'effectuer des suivis tempo-

rels plus réguliers pour parfaire les études temporelles. Finalement, la forte corrélation des valeurs de F_{ST} entre les différentes périodes d'échantillonnage suggère une structure spatiale constante dans le temps, rejoignant les conclusions obtenues par Tessier et Bernatchez (1999); Reynolds et al. (2017); Jueterbock et al. (2018). La différenciation génétique apparaît comme particulièrement stable entre les populations isolées/marginales et les populations centrales (indiqué par un coefficient de corrélation plus élevé, Figure 4.6), suggérant que les facteurs à l'origine de l'isolement de ces populations soient plus stables que celles influençant la dispersion entre les populations centrales.

Chapitre 5

Marqueurs microsatellites et méthode d'identification des espèces

Article associé : Mauger S., Fouqueau L., Avia K., Reynes L., Serrao E. A., Neiva J., Valero M. Development of tools to rapidly identify cryptic species and characterize their genetic diversity in different European kelp species. Accepté dans *Journal of Applied Phycology*

L'objectif de ce chapitre était de développer des nouveaux marqueurs microsatellites chez *L. digitata* afin d'obtenir des données plus précises sur la diversité génétique, la structuration des populations et d'être en mesure de mieux identifier, par exemple, les migrants de première génération. En effet, les études de génétique des populations sur *L. digitata* se faisaient jusqu'aujourd'hui à l'aide de 6 à 12 marqueurs microsatellites (Billot et al., 2003; Brennan et al., 2014; Robuchon et al., 2014*b*; King et al., 2019; Liesner et al., 2020). Outre cet objectif, nous avons également testé la transférabilité de chaque marqueur (ou "cross-amplification") chez quatre espèces appartenant au même clade (*L. hyperborea*, *L. ochroleuca*, *L. rodriguezii* et *L. pallida*, Rothman et al., 2017). Cette étape nous a permis de comparer la gamme des allèles ainsi que la diversité génétique obtenues parmi les cinq espèces. La gamme des allèles représente en outre une donnée importante puisqu'elle permet dans certains cas de distinguer les espèces, ce qui est particulièrement

important dans le genre *Laminaria* puisque les espèces sont morphologiquement proches et présentent des aires de distributions qui se chevauchent en partie (notamment pour *L. digitata* et *L. hyperborea*, ainsi que *L. hyperborea* et *L. ochroleuca*). Cette étape nous a également permis d'étudier la validité de l'hypothèse de biais de détermination (ou "ascertainment bias"), qui suggère que la taille des allèles et la diversité sont plus grandes chez l'espèce à partir de laquelle les marqueurs ont été développés (Ellegren et al., 1995; Hutter et al., 1998).

Nos résultats montrent que le taux de succès de la transférabilité est bien corrélé avec la distance génétique entre *L. digitata* et l'espèce sœur, avec un taux de succès inversement proportionnel à la distance génétique. Parmi les 27 marqueurs ainsi testés (20 nouveaux marqueurs et 7 marqueurs anciennement développés pour *L. digitata*, Billot et al., 1998), le taux de transférabilité varie de 47 à 67%. Cette étude nous a ainsi permis de mettre en évidence 19 locus polymorphiques chez *L. rodriguezii* et 12 chez *L. pallida*, deux espèces chez qui aucun marqueur microsatellite n'avait été développé à ce jour. Nos résultats ne confirment pas le fait que la taille des allèles est plus grande dans l'espèce focale (ici *L. digitata*), contrairement aux attendus de l'hypothèse de biais de détermination. Nous avons cependant observé une légère diminution de la diversité génétique avec une augmentation de la distance génétique.

Outre le développement des marqueurs microsatellites, nous avons également développé une méthode rapide pour distinguer *L. digitata*, *L. hyperborea*, *L. ochroleuca* et *Hedophyllum nigripes*, une espèce très fréquemment confondue avec les espèces du genre *Laminaria*. Cette méthode est fondée sur l'utilisation d'amorces spécifiques du gène mitochondrial COI, permettant d'obtenir des fragments de tailles différentes entre les 4 espèces. Cette méthode ne nécessite pas de séquençage et représente ainsi un moyen rapide et accessible pour distinguer les espèces.

Development of tools to rapidly identify cryptic species and characterize their genetic diversity in different European kelp species

Stéphane Mauger ^{a*}, Louise Fouqueau ^{a*}, Komlan Avia ^b, Lauric Reynes ^c, Ester A. Serrao ^d, João Neiva ^d & Myriam Valero ^a

^a IRL EBEA 3614, Evolutionary Biology and Ecology of Algae, CNRS, Sorbonne Université, UC, UACH, Station Biologique de Roscoff, CS 90074, Place Georges Teissier, 29688 Roscoff cedex

^b Université de Strasbourg, INRAE, SVQV UMR-A 1131, F-68000 Colmar, France

^c Aix Marseille Univ, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO, Marseille, France

^d Centro de Ciências do Mar (CCMAR), Universidade do Algarve, Portugal

* Both authors contributed equally to the paper

ORCID

Stéphane Mauger : <https://orcid.org/0000-0002-8779-1516>

Komlan Avia : <https://orcid.org/0000-0001-6212-6774>

Lauric Reynes : <https://orcid.org/0000-0002-0223-4332>

Ester A. Serrao: <https://orcid.org/0000-0003-1316-658X>

João Neiva : <https://orcid.org/0000-0002-5927-4570>

Myriam Valero : <https://orcid.org/0000-0002-9000-1423>

Corresponding author : Stéphane Mauger stephane.mauger@sb-roscoff.fr and Myriam Valero

myriam.valero@sb-roscoff.fr

Author contributions

S. Mauger: laboratory work, bioinformatics analysis, analysis of molecular data, led manuscript drafting and editing; L. Fouqueau: analysis of molecular data, led manuscript drafting and editing; K. Avia: bioinformatics analysis, editing manuscript; L. Reynes: sampling and editing manuscript; EA. Serrao: sampling and editing manuscript; J. Neiva: editing manuscript; M. Valero: original concept, funding and supervision, sampling, drafting and editing manuscript.

Abstract

Marine ecosystems formed by kelp forests are severely threatened by global change and local coastline disturbances in many regions. In order to take appropriate conservation, mitigation and restoration actions, it is crucial to identify the most diverse populations which could serve as a “reservoir” of genetic diversity. This requires the development of specific tools, such as microsatellite markers to investigate the level and spatial distribution of genetic diversity. Here, we tested new polymorphic microsatellite loci from the genome of the kelp, *Laminaria digitata*, and tested them for cross-amplification and polymorphism in four closely related congeneric species (*Laminaria hyperborea*, *Laminaria ochroleuca*, *Laminaria rodriguezii* and *Laminaria pallida*). Adding these 20 new microsatellite loci to the ten *L. digitata* loci previously developed by Billot et al. (1998) and Brennan et al. (2014) and to the ten *L. ochroleuca* loci previously developed by Coelho et al. (2014), we retained a total of 30 polymorphic loci for *L. digitata*, 21 for *L. hyperborea*, 16 for *L. ochroleuca*, 18 for *L. rodriguezii* and 12 for *L. pallida*. These markers have been tested for the first time in the last two species. As predicted, the proportion of markers that cross-amplified between species decreased with increasing genetic distance. In addition, as problems of species identification were reported in this family, mainly between *L. digitata* and *Hedophyllum nigripes*, but also between *L. digitata*, *L. hyperborea* and *L. ochroleuca* in areas where their range distributions overlap, we report a rapid PCR identification method based on species-specific COI mitochondrial primers that allows these four species of kelp to be rapidly distinguished.

Keywords: genetic diversity, microsatellite markers, cross-amplification, species identification, brown seaweed.

Introduction

Kelp forests are mainly formed by large brown algae of the order Laminariales, present along rocky shores of temperate to polar regions and occupy approximately 36% of the world's coastlines (Jayatilake and Costello 2021). They build major biogenic habitats that are one of the most diverse and productive ecosystems (Steneck et al. 2002; Bolton 2010; Krumhansl et al. 2016; Teagle et al. 2017) but are increasingly prone to decline due to climate change (e.g., Wernberg et al. 2012; Smale 2020) and anthropogenic pressures, including sedimentation and turbidity, as well as direct exploitation, such as for alginate (Teagle et al. 2017). A wealth of studies has revealed that kelp populations can be extremely structured in space and that genetic diversity is not evenly distributed across the species ranges. Instead, populations can be considerably differentiated, and genetic diversity concentrated in refugial areas of disproportionate conservation value, e.g. where species were able to persist across past glacial cycles (Assis et al. 2018; Neiva et al. 2020). In the context of the management of genetic resources, it is crucial to identify the most diverse populations which could serve as a “reservoir” of genetic diversity in order to inform appropriate conservation and restoration actions (Valero et al. 2011; Wernberg et al. 2018).

Within the order Laminariales, species of the *Laminaria* genus occur mainly in the northern Hemisphere on both Atlantic and Pacific coasts (Bartsch et al. 2008). The recent phylogeny of Rothman et al. (2017) grouped the six Atlantic and the Mediterranean species of this genus within the same clade. Some of these species are distributed in the northern Hemisphere with three of them (*L. digitata* (Hudson) J.V.Lamouroux 1813, *L. hyperborea* (Gunnerus) Foslie 1885 and *L. ochroleuca* Bachelot Pylaie 1824) being partially sympatric along the NE Atlantic coast (Bartsch et al. 2008; Araújo et al. 2016); while the other one (*L. rodriguezii* Bornet 1888) is a deep-water Mediterranean-endemic (Ballesteros 2006; Araújo et al. 2016). *L. ochroleuca* has also been observed in deep waters in some parts of its distribution (Araújo et al. 2016; Assis et al. 2018). The other part of the clade is constituted by two species occurring in Southern Atlantic, along a restricted part of the Brazilian coast (the deep water *L. abyssalis* AB Joly & EC Oliveira 1967, Marins et al. 2014) and the Namibian and South African coasts (*L. pallida* Greville 1848, Rothman et al. 2017). Molecular tools can be useful to estimate the conservation status of a species (Soulé and Mills 1992; Allendorf and Ryman 2002), in addition to the demographic history and the evolutionary and conservation value of distinct populations. In the genus *Laminaria*, ten microsatellite markers have been specifically developed for *L. digitata* (Billot et al. 1998; Brennan et al. 2014) and an additional ten for *L. ochroleuca* (Coelho et al. 2014). These genetic markers cross-amplified across these two species as well as for *L. hyperborea* and were used for phylogeography and connectivity studies (Billot et al. 2003; Valero et al. 2011; Couceiro et al. 2013; Robuchon et al. 2014; Assis et al. 2018; King et al. 2019; Evankow et al. 2019; Liesner et

al. 2020; Neiva et al. 2020; Schoenrock et al. 2020), but no microsatellite markers have been developed for the other species of the same genus.

Another challenge in *Laminaria* genus that can be overcome by the use of molecular tools is field misidentification of cryptic species (species that are problematic to identify based on morphological criteria), which can lead to inaccurate estimation of population connectivity and dynamics, and therefore can have deleterious consequences on their conservation (Saunders 2005; Longtin and Saunders 2015). Taxonomic confusions based on morphological traits were reported between species of this family with overlapping range distributions (*e.g.*, between *L. digitata* and *L. hyperborea*, Schoenrock K. M., Krueger-Hadfield S. A., Robuchon M., pers. comm.), especially between *L. digitata* and *Hedophyllum nigripes* (J. Agardh) Starko, S.C. Lindstrom & Martone 2019 (as *Saccharina groenlandica*, Longtin and Saunders 2015; as *Saccharina nigripes*, Longtin and Saunders 2016; as *Hedophyllum nigripes*, Neiva et al. 2020). These problems are also frequent when dealing with juvenile stages. In these situations, DNA-based methods, such as DNA barcoding of the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I gene (COI hereafter), have been proven especially useful to uncover and/or confirm the identity of cryptic species where classical taxonomy were reported problematic (McDevit and Saunders 2009). Indeed, molecular barcoding was reported to be the only way to distinguish *L. digitata* from *H. nigripes* in the European Arctic where both species share the same habitat (Fredriksen et al. 2019). However, a faster and cheaper method is still needed, particularly when the ID of a large number of samples needs to be quickly confirmed, such as when selecting individuals for physiological experiments.

In this study, we developed new microsatellite markers based on the genome of *L. digitata*, and tested them for transferability (cross-amplification and polymorphism) in four other *Laminaria* species (*L. hyperborea*, *L. ochroleuca*, *L. rodriguezii* and *L. pallida*). In parallel, we developed a cheap and rapid PCR species identification method based on species-specific primers for the COI gene to avoid misidentification between sister species and with *H. nigripes*, a species which is frequently mistaken for *Laminaria* species.

Materials and methods

Sample collection and DNA extraction

Two types of sampling were used in this paper: (1) “wide scale sampling” for which we used one to several individuals sampled from different populations over the entire range distribution of the different species; (2) “single population sampling” for which we used individuals coming from a unique population. The wide scale

sampling was designed to capture the extent of variability over the entire range of the species, in order to characterize new microsatellite markers in *L. digitata* and study their transferability in four sister species. When possible, a minimum of ten localities per species was retained, from which a single individual per locality was used (giving a total of 11 to 15 individuals for *L. digitata*, *L. hyperborea* and *L. ochroleuca*). We had access to only four localities for *L. rodriguezii*, therefore, two individuals were analyzed from each locality (giving a total of eight individuals). For *L. pallida* as we had only access to samples from a single locality, 11 individuals were used, giving a total of 58 individuals across the species (Supp. Table 1). The single population sampling was used to assess the polymorphism within a population with a minimum of 11 to 32 individuals for each species (giving a total of 107 individuals, Supp. Table 1).

The molecular tool developed to identify species (called “species identification molecular tool” hereafter), is based on mtDNA, and has been developed from the wide scale sampling dataset for *L. digitata*, *L. hyperborea* and *L. ochroleuca* to which we have added *H. nigripes* (eight individuals from four localities, Supp. Table 1), a species that is morphologically difficult to distinguish from *L. digitata*.

For all samples, genomic DNA was extracted from 5 to 10 mg of dry tissue using the Nucleospin 96 plant kit (Macherey-Nagel, Germany). The extraction was performed according to the manufacturer’s instructions except that samples were left in the PL1 lysis buffer at 65°C for 15 min rather than 30 min. The extracted DNA was eluted in 200 µl of the supplied elution buffer.

Microsatellite loci screening and primer design

A total of 81,223 *L. digitata* unique contigs obtained from the draft assembled genome of a male gametophyte (Lami-Digitata_Contigs_V1.fa) of the Phaeoexplorer project (unpublished, M. Cock pers. comm.) were screened to identify and remove contigs containing microsatellite markers that had been previously published (Supp. Table 2). These represented a total of 23 contigs associated with previously developed microsatellite loci for *L. digitata* (Billot et al. 1998; Brennan et al. 2014) and *L. ochroleuca* (Coelho et al. 2014). A total of 81,200 unique contigs were screened for di-, tri-, tetra- and pentanucleotide microsatellite motifs using the SPUTNIK program (<http://abajian.net/sputnik/>), which uses a recursive algorithm to identify repeated patterns of nucleotides with a length ranging between two and five. PCR amplification primers were designed using Primer3 (Rozen and Skaletsky 2000) for regions with a flanking sequence of sufficient length on either side of the repeated motif. In-house scripts were used to specify the primer selection conditions, which used default values for all parameters except the optimum melting temperature, which was set to 60°C (range 57 – 62°C), and the expected product size which was set at 400bp.

In order to cost-effectively test these primers for amplification, we reduced the number of selected microsatellite regions to 96 (the capacity of a microtiter plate), by employing the following criteria: we first eliminated duplicate regions and all regions containing an unknown base (N) within the repeated motifs (56,034 microsatellite regions remaining); then, the number of microsatellite regions was further reduced to 96 by selecting the ones with the highest number of repeats for each of the four motif categories (see Supp. Table 3 for details).

Amplification trials of microsatellite loci

The 96 primer pairs were tested for amplification using DNA from 15 *L. digitata* individuals (Supp. Table 1). Amplifications were carried out in 10 μ L reaction volume with 2 μ L of DNA template diluted to 1:100 and following the instructions from Guzinski et al. (2016). The PCR products labeled with the four different colors were pooled (24 pools in total) and diluted 1:10 with water. Next, 2 μ L of the diluted PCR product pool was added to 10 μ L of loading buffer made up of 0.5 μ L of the SM594 size standard (Mauger et al. 2012) and 9.5 μ L of Hi-Di formamide, denatured at 95°C for 3 min, and run in an ABI 3130 XL capillary sequencer (Applied Biosystems, USA). Genotypes were scored manually in Genemapper version 4.0 (Applied Biosystems). No product amplified from 59 of the initial 96 primer pairs for any of the 15 individuals despite several amplification attempts (Supp. Table 3). In addition, 17 other primer pairs were monomorphic and therefore further analyses were conducted on the remaining 20 polymorphic markers (Supp. Tables 3 and 4).

Transferability of microsatellite loci and investigation of the levels of polymorphism

Samples from the wide scale sampling dataset (15 *L. digitata*; 13 *L. hyperborea*; 11 *L. ochroleuca*; 8 *L. rodriguezii* and 11 *L. pallida*, Supp. Table 1) were genotyped for the 20 retained polymorphic primers to assess polymorphism and cross-amplification. Each of the 20 loci were amplified with labelled primers in the same manner as described for the amplification trials, except the addition of 0.3 μ M of forward fluorescently labeled primer (Eurofins Genomic, Germany) and 0.3 μ M of reverse primer (see Table 1 for primer information). Amplifications were carried out in the following conditions: initial denaturation at 95°C for 5 min, 10 cycles of denaturation at 95°C for 30s, annealing at 68°C for 30s (-1°C per cycle - touchdown to 58°C), extension at 72°C for 30s, 30 cycles of denaturation at 95°C for 30s, annealing at 58°C for 30s, extension at 72°C for 30s, followed by a final extension of 72°C for 10 min. Genotyping were carried out in the same manner as described for the amplification trials.

In addition to these 20 newly developed polymorphic microsatellite loci, we also screened all samples for the microsatellites previously developed for *L. digitata* from a nuclear library (Ld1_124, Ld2_148, Ld2_158, Ld2_167, Ld2_371, Ld2_531, Ld2_704, Billot et al. 1998), from an Expressed Sequence Tag (EST) library

(AW401303, CN466672, CN467658, Brennan et al. 2014) and the ones developed for *L. ochroleuca* from a nuclear library (Lo4-24, LoIVVIV-10, LoIVVIV-13, LoIVVIV-15, LoIVVIV-16, LoIVVIV-17, LoIVVIV-23, LoIVVIV-24, LoIVVIV-27, LoIVVIV-28, Coelho et al. 2014), giving a total of 40 microsatellite markers. Exceptionally, a new reverse primer Ld1_124_R2 (5'-CACTCTGCCCGCTGACC-3') was designed for the locus Ld1_124 (using the contig n°10005) to increase the size of the amplification products (+ 185 bp) compared to the ones obtained with the primer pairs described in Billot et al. 1998. The purpose of this increase was to facilitate scoring in GENEMAPPER v4.0 (Applied Biosystems). Genotyping was conducted using the same protocol as described in the section "Amplification trials of microsatellite loci".

Genetic analyses

In order to compare the levels of polymorphism between the set of markers, the 40 markers were amplified in each species using the single population sampling dataset (11 to 32 individuals per populations, Supp. Table 1). Prior to the genetic analysis, we tested for null alleles using MICRO-CHECKER (Van Oosterhout et al. 2004). GENEPOP v4.7.5 (Rousset 2008) was used to test for linkage disequilibrium (global test employing Fisher's method, the following Markov chain parameters were used: 100,000 for dememorization, 1000 batches and 50,000 iterations per batch). The same software was used to obtain the number of observed alleles per locus (N_a), observed heterozygosity (H_o), expected heterozygosity (H_e), the within-population deviation from Hardy-Weinberg equilibrium (F_{IS}) and its significance. The Polymorphic information content (PIC) was calculated with CERVUS (Marshall et al. 1998).

Development of a rapid species identification molecular tool

A fragment of the mitochondrial COI gene (COI-5P) was obtained for *L. digitata*, *L. hyperborea*, *L. ochroleuca* and *H. nigripes* using the primers GAZ_F2 and GAZ_R2 (Lane et al. 2007). 99 individuals (53 *L. digitata*, 13 *L. hyperborea*, 11 *L. ochroleuca* and 22 *H. nigripes*, Supp. Table 1) were sequenced and four consensus sequences (one per species) were generated using CODONCODEALIGNER (<https://www.codoncode.com/>). New species-specific primers were designed to amplify shorter fragments using the AMPLIFX program (<https://inp.univ-amu.fr/en/amplifx-manage-test-and-design-your-primers-for-pcr/>). These primers were Ld_F2 and Ld_R for *L. digitata*, Lh_F2 and Lh_R for *L. hyperborea*, Hn_R for *H. nigripes* and PC_F for positive control of PCR (Table 2 and Fig. 1).

In order to test whether the primers could be used to distinguish the four species, two multiplex PCRs containing four primers each were generated PCR1 and PCR2 (Table 2) and the expected sizes for each species were obtained using AMPLIFX. PCR were carried out in 10 μ L reaction volumes containing 2 μ L of DNA template diluted

1:100, 1X Green GoTaq® Flexi Buffer (Promega; Madison, USA), 0.5 µM of each primer (Table 2), 2 mM MgCl₂, 150 µM dNTPs (Thermo Fisher Scientific Inc., USA), 0.35 U GoTaq® Flexi Polymerase (Promega; Madison, USA). DNA amplifications were carried out in a BioRad DNA Engine Peltier Thermal Cycler under the following conditions: initial denaturation phase at 95°C for 5 min, followed by 30 cycles of denaturation at 95°C for 30s, annealing at 50°C for 1 min, extension at 72°C for 1 min and a final extension at 72°C for 10 min. For each sample, the two multiplex PCRs were pooled and amplified fragments were visualized under UV light after electrophoresis on 3% (p/w) agarose gels stained with ethidium bromide (Fig. 2).

Results

Development of microsatellites

In the genome of *L. digitata*, 305,646 microsatellite motifs were found among the 81,200 unique contigs. The microsatellites contained 33,861 (11.1%) di-, 151,588 (49.6%) tri-, 54,408 (17.8%) tetra- and 65,798 (21.5%) pentanucleotide motifs (Supp. Table 3). After choosing regions with flanking sequences of sufficient length and giving a product size of 400 bp, we obtained 273,231 primer pairs corresponding to 30,900 (11.3%) di-, 138,604 (50.7%) tri-, 49,062 (18%) tetra- and 52,665 (20%) pentanucleotide repeated motifs (Primer3 output, Supp. Table 3). Among the 96 primer pairs tested, 37 amplified (including 4 di-, 13 tri-, 12 tetra- and 8 pentanucleotide repeats, Supp. Table 3) and were retained for further analyses. 20 out of these 37 putative loci (including 7 tri-, 6 tetra-, 4 penta- and 3 dinucleotide repeats, Supp. Table 3) produced PCR products of the expected size and were polymorphic. Therefore, the rate of success for each of the four motif categories in the acquisition of polymorphic microsatellites was 18.8% for di-, 21.9% for tri-, 18.8% for tetra- and 25.0% for pentanucleotide repeats (Supp. Table 3).

Transferability assessment

All the loci analyzed in this study (20 microsatellites markers developed in this study, in addition to the 20 previously published ones, see Materials and Methods section) were selected for their amplification success and their polymorphism (in the case of the new microsatellites markers) in the focal species (*L. digitata*). Twenty nine of these 40 markers successfully amplified in *L. hyperborea*, 28 in *L. ochroleuca*, 29 in *L. rodriguezii* and 22 in *L. pallida* and 18 markers amplified across all species (Table 1). The proportion of microsatellite markers that cross-amplified decreased with increasing phylogenetic distance from *L. digitata* (Table 3A, ranked according to Rothman et al. 2017 phylogeny when considering the 30 markers developed from *L. digitata* genome). In addition,

we tested the ascertainment bias hypothesis which stipulates that the median allele length of microsatellites is longer in the species from which the markers were derived (Ellegren et al. 1995). For this purpose, we computed the proportion of markers associated with a higher allelic size in the focal species compared to each sister species taken individually and when taken altogether (Table 3B). The percentage of markers which showed a higher allelic size in *L. digitata* never exceeded 50%, as expected under the ascertainment bias hypothesis, and ranged from 15 to 30% (corresponding to *L. rodriguezii* and *L. ochroleuca*, respectively, Table 3B) and dropped to 0% when considering all sister species (Table 3B). Therefore, our results do not seem to support this hypothesis.

Genetic diversity across species

Null allele frequency, genetic diversity indices and estimates of departure from random mating (F_{IS}) are given in Table 4 for each of the 40 loci and species. However, among the loci that correctly amplified, several markers (10 in *L. digitata*, 8 in *L. hyperborea*, 12 in *L. ochroleuca*, 11 in *L. rodriguezii* and 10 in *L. pallida*, Table 4) were discarded because they appeared to be either monomorphic within populations; amplified in less than 80% of the individuals; showed a significant frequency of null alleles, or showed an extreme departure from random mating in *L. digitata* suggesting non-Mendelian inheritance ($F_{IS} = -0.83$, Table 4). Overall, from our study, 30 markers appear to be useful for *L. digitata*, 21 for *L. hyperborea*, 16 for *L. ochroleuca*, 18 for *L. rodriguezii* and 12 for *L. pallida* (corresponds to the markers highlighted in light grey in Table 4). Therefore, the number of polymorphic loci at least doubled in the three first species (17 more polymorphic loci for *L. digitata*, 11 for *L. hyperborea*, 9 for *L. ochroleuca*) compared to previous studies. In addition, a minimum of 12 new polymorphic loci was developed for *L. rodriguezii* and *L. pallida*, for which no microsatellite markers were available before this study. For *L. digitata*, the within-population genetic diversity indices of newly developed markers (Table 4) were on average similar to those previously developed from the *L. digitata* genome (markers from Billot et al. 1998 and Brennan et al. 2014) and were one and a half to two times higher than the ones developed from *L. ochroleuca* genome (markers from Coelho et al. 2014). It should be noted that seven out of the 10 markers developed from *L. ochroleuca* could not be used in our *L. digitata* population, either because of the significant frequency of null alleles, the highly significant deviation from random mating (locus LOIVVIV_10, LOIVVIV_16, LOIVVIV_24, LOIVVIV_28), or because they were monomorphic in the studied population (Lo4_24, LOIVVIV_13, LOIVVIV_27). The level of polymorphism was highly variable among the 30 retained loci for *L. digitata*, with the number of alleles (N_a) ranging from 2 to 16 with a mean value of 5.89, the expected heterozygosity (H_e) from 0.092 to 0.910 with a mean value of 0.581 and PIC from 0.089 to 0.868 with a mean value of 0.537, while the

departure from random mating (F_{IS}) was less variable among loci ranging from -0.264 to 0.305 with a mean value of 0.048.

For all sister species, we observed a slight decrease in genetic diversity with increasing genetic distance from *L. digitata* (whichever the diversity index and the set of markers, Table 4). However, a non-negligible number of markers remained informative as illustrated by the PIC values being higher than 0.5, as well as the expected and observed heterozygosity.

Rapid species identification

Amplification of COI using the two sets of species-specific multiplex PCR primers provided direct identification of the four species of North-Atlantic kelps (*L. digitata*, *L. hyperborea*, *L. ochroleuca* and *H. nigripes*) with 100% accuracy (Fig. 2). All the combination of primers (GAZ_F2 / Ld_R / Lh_R / Hn_R and GAZ_R2 / Ld_F2 / Lh_F2 / PC_F) showed positive internal control amplification products (601 bp). Multiplex PCR amplification produced the expected sizes and number of fragments for each species: two fragments for *L. digitata* (345 bp and 386 bp) and for *L. hyperborea* (574 bp and 166 bp), one fragment for *H. nigripes* (144 bp) and none for *L. ochroleuca* (Fig. 2 and Supp. Table 5).

Discussion

In this study, we developed highly informative microsatellite markers for five closely related species of the genus *Laminaria*, in addition to a molecular tool for rapid identification of morphologically similar species. We will first discuss the technical aspects and possible phylogenetic bias of microsatellite development and then focus on the potential use of the new markers.

Characteristics of microsatellites and transferability between species

With the increasing number of sequenced genomes, *in silico* mining of Simple Sequence Repeats (SSR) from genome sequence databases has been widely used for microsatellite detection in plants and animals (see references in Wang et al. 2019). This method is less time-consuming and more effective than earlier methods based on the construction and screening of microsatellite enriched library (Zane et al. 2002). The occurrence and the frequency of different types of motifs among microsatellites seem to be characteristic to species, which could be among distantly or closely related species (see for review in Wang et al. 2019; Zhu et al. 2021). In the present study, trinucleotide repeats were found to be the most abundant motif (49.6%), but the low number of sequenced genomes in brown seaweed is still not sufficient to characterize the distribution and motif across species (Zhu et al. 2021),

or even to explore their putative biological functions. The most common class of polymorphic marker contained trinucleotide motifs for each sister species (33-50% of the polymorphic markers), except for *L. pallida* for which polymorphic markers with tetranucleotide motifs were the most abundant (44% of the polymorphic markers). Dinucleotide and pentanucleotide repeats were the least abundant type of polymorphic marker for all sister species (0-17% for dinucleotide and 0-22% for pentanucleotide). However, microsatellite loci constituted by three to five repeated motifs are easier to score than markers with dinucleotide repeats, because the latter show 'stutter' bands (multiple PCR products from the same fragment that are typically shorter by one or a few repeats than the full-length product, Chambers and MacAvoy 2000), possibly leading to technical bias.

The ability to effectively transfer microsatellite markers across taxa has been successfully demonstrated in many species (see for review in plants: Ellis and Burke 2007; in animals: Hutter et al. 1998 and in kelps: Liu et al. 2012; Coelho et al. 2014; Zhang et al. 2015). The results of many studies have clearly indicated that EST-derived microsatellite markers have a higher transfer rate compared to those developed from anonymous nuclear DNA regions, due to greater DNA sequence conservation in transcribed versus non-coding regions. Cross-amplification success rate is correlated with phylogenetic distance and is, predictably, highest among closely related congeners, but it has been exceptionally reported across multiple genera within a family (see for review Kalia et al. 2011). In our study, we mostly tested cross-amplification for anonymous nuclear-derived microsatellites (27 loci) since only three EST-derived markers were available. The level of transferability within *Laminaria* was quite high, ranging from 47% to 67% and, as expected, decreased proportionally to the genetic distance between *L. digitata* and the other *Laminaria* species. Consequently, the use of microsatellites developed by cross-amplification from other taxa can possibly lead to various types of bias. Moreover, several studies using cross-species amplification techniques have demonstrated that microsatellite alleles are longer and more variable in the species from which they were derived (see references in Hutter et al. 1998). This observation could result from an ascertainment bias in the selection of clones when sequencing because the screening conditions in the focus species favor the identification of clones with long repeat units (Ellegren et al. 1995) and the presence of polymorphism. This bias in allele size was not confirmed in this study but we did find a slight decrease in genetic diversity with an increase in the genetic distance with *L. digitata*.

Potential uses of the new developed microsatellites and species identification markers

Microsatellites are among the most frequently used markers to study intraspecific genetic diversity in population genetics, conservation genetics and evolutionary studies. They also represent a molecular tool of great interest for

applied seaweed research (see for review Brakel et al. 2021), such as when identifying genetic resources in wild populations, or assessing the level of connectivity between populations for seaweed aquaculture.

In this study, for the first time, we defined 12 polymorphic loci for the South African *L. pallida* and 18 for the rare Mediterranean-endemic *L. rodriguezii*. This could be particularly interesting for *L. pallida*, which has not been investigated so far despite its ecological importance and biogeographical significance. For *L. rodriguezii*, genetic diversity within populations was until now only investigated using more than 4000 SNPs (Reynes et al. 2021). These technological advances in next-generation sequencing (NGS), are becoming available for studying population genetics in non-model organisms including kelps, such as reduced-representation sequencing (RRS) (Rad-seq SNPs: Guzinski et al. 2018, 2020; Vranken et al. 2021; Reynes et al., 2021) and whole genome sequencing (WGS, Graf et al. 2021). In contrast with microsatellite loci that inform about patterns of genetic variation that result from neutral or stochastic processes; these new population genomic approaches characterized by a better covering of the genome allow to search for loci associated with coding regions and can be used to quantify adaptive variation, and inform about functional deterministic processes such as selection. In addition, RRS and WGS were shown to increase power and allow, in principle, for clearer detection and higher resolution of neutral genetic structure by increasing the number of markers compared to microsatellites. In particular cases, a limited number of highly polymorphic microsatellites (10) can perform as well as thousands of SNPs (10615) to investigate neutral genetic structure of the kelp species *Undaria pinatifida* (Guzinski et al. 2018), though with some advantages including, rapid genotyping without the need to introduce strong bioinformatic background.

In *L. rodriguezii*, Reynes et al. 2021 demonstrated that SNPs markers were indeed highly efficient to investigate partial clonality under a population genomic approach, and identified a particularly high level of genetic differentiation in comparison to other kelps. Nevertheless, the use of SNPs from RRS is far more expensive compared to microsatellite genotyping and their study was restricted to a rather small number of individuals (N = 43). Therefore, the 18 newly developed microsatellite loci in this species can still be seen as a good alternative to extend genetic structure analysis to a larger sampling size but also to perform comparative analyses between the five kelp species, as the same loci can be used across species.

In the three North Atlantic kelps, seven to 15 microsatellites were already available and mainly used to reconstruct their phylogeography and to analyze the level of connectivity in relation to life history traits and environmental factors (Billot et al. 2003; Valero et al. 2011; Couceiro et al. 2013; Robuchon et al. 2014; Assis et al. 2018; King et al. 2019; Evankow et al. 2019; Liesner et al. 2020; Neiva et al. 2020; Schoenrock et al. 2020). The number of polymorphic loci at least doubled in these species (17 new polymorphic loci out of 30 for *L. digitata*, 11 out of 21

for *L. hyperborea* and 9 out of 16 for *L. ochroleuca*), significantly improving the power of detection of genetic diversity and differentiation. These new markers should lead to a better estimation of the pattern of intraspecific genetic diversity, and may also open up the possibility of carrying out studies that require higher individual discrimination power, such as parentage assignment studies. Consequently, the new markers will not only help to further elucidate the origins and demographic history of the NW Atlantic populations (e.g. Neiva et al. 2020) but also the species' adaptation potential, which is an increasingly important factor for sustainable conservation, exploitation of wild resources and to implement cultivation. In this context, the newly developed markers can be seen as a step towards expanding the repertoire of genetic toolsets, while we wait for higher resolution options to become more accessible.

Finally, we have presented species specific primers based on the mitochondrial COI gene in order to discriminate *L. digitata*, *L. hyperborea*, *L. ochroleuca* and *H. nigripes* based on the rapid species identification method developed in *Brachionus* (Seudre et al 2019) and *Agarophyton* (Huanel et al. 2020). The multiplex PCR amplification of the specific primers produced fragments of different sizes for each species and the specific primers were tested in a small panel of other co-occurring and potentially confounding kelp species (*Saccharina*, *Saccorhiza*), confirming the sensitivity of the approach and they never produced band patterns similar to *L. digitata*, *L. hyperborea*, and *H. nigripes*. This method does not require Sanger sequencing and therefore is much faster and cheaper. This method should avoid taxonomic confusions and could be particularly helpful when sampling in areas where species range distributions overlap, particularly along the Arctic and the NW Atlantic where *L. digitata* and *H. nigripes* often occur in mixed stands. This rapid method of correctly assigning individuals to species is essential for the design of appropriate management and conservation of these kelp species. As many cryptic species are constantly discovered in algae (Leliaert and Leclerc 2017), the ability of conservation and management programs to correctly distinguish species is an issue that can be easily addressed with the rapid identification method proposed here. In the field of speciation and biogeography, the correct identification of sympatric morphologically similar species may change our understanding of the history of algal lineage diversification and also allow the identification of recent introductions. Another useful application includes pre-screening of samples for non-genetic studies, such as physiological experiments dealing with species-specific responses to thermal stress, where fast and cheap identification of dozens of samples may be a necessity. The identification of juvenile stages can also be problematic but critical in the context of ecologic and monitoring studies. Another challenging question in the ecology of kelp, is to better understand the role of the microscopic gametophytes in the field. Recently, Bringloe et al. (2018) have successfully used a PCR identification method

based on species-specific nuclear ITS of the ribosomal cistron primers of *Alaria esculenta* and *L. digitata* to detect the presence of gametophytes of these two kelps species on different red algae hosts. We did not test if the rapid identification method developed in our paper could also be used to detect the occurrence of gametophytes but we suppose that this method should be very efficient when gametophyte detection is done on phylogenetically distant host species as in Bringloe et al. (2018). On the other hand, in order to detect the presence of gametophytes on a sporophyte of these four kelp species, it would be necessary to modify the method in order not to mix the primers of the four species. Indeed, our method shows that we never identify more than a single species even if the target sporophytes were sampled in sites where the different species co-occurred in sympatry (see for example the two Norway sites: Stubbhallet and Hansneset, in which 52 individuals were sampled, 18 and 34 respectively in each site, resulting in the identification of 38 *L. digitata* and 14 *H. nigripes* sporophytes, Supp. Table 1). Even though the gametophytes of the two sympatric species were potentially present on sporophytes, only the primers of the target sporophyte amplified, probably because the amount of DNA present in the gametophytes was negligible compared to those of the sporophyte.

Acknowledgments

This work benefited from the support of the French Government through the National Research Agency with regards to an investment expenditure program IDEALG (ANR-10-BTBR-04), the EU Horizon 2020 project GENIALG (Grant Agreement No 727892) and the France Génomique project Phaeoexplorer (ANR-10-INBS-09). LF is funded by the European Community (project MARFOR Biodiversa/004/2015) and the Region Bretagne (ARED 2017 REEALG). CCMAR was funded by FCT - Foundation for Science and Technology (Portugal) UIDB/04326/2020, DL57/2016/CP1361/CT0010 SFRH/BSAB/150485/2019, a Pew Marine Fellowship, and the Benguela Current Convention (BCC) project *BCLME III* funded by Global Environment Facility (GEF) and United Nations Development Program (UNDP) for the Namibian sampling. We would like to thank Mark Cock and the two anonymous reviewers for their comments on the manuscript. We are grateful to the Roscoff Bioinformatic platform (ABiMS) for bioinformatics support, to the Biogenouest genomics core facility (Genomer Plateforme génomique at the Biological Station of Roscoff) for their technical support. The authors are deeply indebted to the Service Mer & Observation (SMO) of Roscoff, I. Bartsch, C. Billot, G. Cervin, M. Coleman, C. Destombe, L. Dupont, C. Engel, L. Erting, S. Fredriksen, C. Gehring, F. Gevaert, K. Gunnarsson, C. Maggs, F. Mineur, M. Oriot, G. Pearson, T. Pereira, A. Peters, G. Saunders, A. Tayalé for sampling.

Consent for publication

All authors read and approved the manuscript for the publication in Journal of Applied Phycology.

Conflict of interest

The authors declare that they have no conflicts of interest concerning the present article.

Availability of data

All data generated during this study are openly available in a Dryad Digital Repository (doi:10.5061/dryad.612jm643j).

References

- Allendorf FW, Ryman N (2002) The role of genetics in population viability analysis. In: Beissinger SR, McCullough DR (eds) Population viability analysis. The University of Chicago Press, pp 50–85
- Araújo RM, Assis J, Aguillar R, Airoidi L, Bárbara I, Bartsch I, Bekkby T, Christie H, Davoult D, Derrien-Courtel S, Fernandez C, Fredriksen S, Gevaert F, Gundersen H, Le Gal A, Lévêque L, Mieszkowska N, Norderhaug KM, Oliveira P, A. Puente, J. M. Rico, E. Rinde, H. Schubert, E. M. Strain, Valero M, Viard F, Sousa-Pinto I (2016) Status, trends and drivers of kelp forests in Europe: an expert assessment. *Biodivers Conserv* 25:1319–1348. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1141-7>
- Assis J, Serrão EÁ, Coelho NC, Tempera F, Valero M, Alberto F (2018) Past climate changes and strong oceanographic barriers structured low-latitude genetic relics for the golden kelp *Laminaria ochroleuca*. *J Biogeogr* 45:2326–2336. <https://doi.org/10.1111/jbi.13425>
- Ballesteros E (2006) Mediterranean coralligenous assemblages: A synthesis of present knowledge. *Oceanogr Mar Biol* 44:123–195. <https://doi.org/10.1201/9781420006391-7>
- Bartsch I, Wiencke C, Bischof K, Buchholz CM, Buck BH, Eggert A, Feuerpfeil P, Hanelt D, Jacobsen S, Karez R, Karsten U, Molis M, Roleda MY, Schubert H, Schumann R, Valentin K, Weinberger F, Wiese J (2008) The genus *Laminaria* sensu lato: Recent insights and developments. *Eur J Phycol* 43:1–86. <https://doi.org/10.1080/09670260701711376>
- Billot C, Engel CR, Rousvoal S, Kloareg B, Valero M (2003) Current patterns, habitat discontinuities and population genetic structure: The case of the kelp *Laminaria digitata* in the English channel. *Mar Ecol Prog Ser* 253:111–121. <https://doi.org/10.3354/meps253111>
- Billot C, Rousvoal S, Estoup A, Epplen T, Saumitou-Laprade P, Valero M, Kloareg B (1998) Isolation and

- characterization of microsatellite markers in the nuclear genome of the brown alga *Laminaria digitata* (Phaeophyceae). *Mol Ecol* 7:1778–1780. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00516.x>
- Bolton JJ (2010) The biogeography of kelps (Laminariales, Phaeophyceae): A global analysis with new insights from recent advances in molecular phylogenetics. *Helgol Mar Res* 64:263–279. <https://doi.org/10.1007/s10152-010-0211-6>
- Brakel J, Sibonga RC, Dumilag RV, Montalescot V, Campbell I, Cottier-Cook J, Ward G, Le Masson V, Liu T, Msuya FE (2021) Exploring, harnessing and conserving marine genetic resources towards a sustainable seaweed aquaculture. *Plants, People, Planet* 1–13. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10190>
- Bringloe TT, Bartlett CAB, Bergeron ES, Cripps KSA, Daigle NJ, Gallagher PO, Gallant AD, Giberson ROJ, Greenough S J, Lamb JM, Leonard TW, MacKay JA, McKenzie AD, Persaud SM, Sheng T, Mills AMES, Moore TE, Saunders GW (2018). Detecting *Alaria esculenta* and *Laminaria digitata* (Laminariales, Phaeophyceae) gametophytes in red algae, with consideration of distribution patterns in the intertidal zone. *Phycologia* 57:1-8. <https://doi.org/10.2216/17-66.1>
- Brennan G, Kregting L, Beatty GE, Cole C, Elsässer B, Savidge G, Provan J (2014) Understanding macroalgal dispersal in a complex hydrodynamic environment: A combined population genetic and physical modelling approach. *J R Soc Interface* 11:1–12. <https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0197>
- Chambers GK, MacAvoy ES (2000) Microsatellites: consensus and controversy. *Comp Biochem Physiol Part B Biochem Mol Biol* 126:455–476. [https://doi.org/10.1016/S0305-0491\(00\)00233-9](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(00)00233-9)
- Coelho NC, Serrão EA, Alberto F (2014) Characterization of fifteen microsatellite markers for the kelp *Laminaria ochroleuca* and cross species amplification within the genus. *Conserv Genet Resource* 6:949–950. <https://doi.org/10.1038/ncomms1713>
- Couceiro L, Robuchon M, Destombe C, Valero M (2013) Management and conservation of the kelp species *Laminaria digitata*: Using genetic tools to explore the potential exporting role of the MPA "Parc naturel marin d'Iroise". *Aquat Living Resour* 26:197–205. <https://doi.org/10.1051/alr/2012027>
- Ellegren H, Primmer CR, Sheldon B (1995) Microsatellite evolution: directionality or bias in locus selection? *Nat Genet* 11:60–62
- Ellis JR, Burke JM (2007) EST-SSRs as a resource for population genetic analyses. *Heredity (Edinb)* 99:125–132. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6801001>
- Evanow A, Christie H, Hancke K, Brysting AK, Junge C, Fredriksen S, Thaulow J (2019) Genetic heterogeneity of two bioeconomically important kelp species along the Norwegian coast. *Conserv Genet*

20:615–628. <https://doi.org/10.1007/s10592-019-01162-8>

- Fredrikse S, Karsten U, Bartsch I, Woelfel J, Kobrowsky M, Schumann R, Moy SR, Steneck RS, Wiktor JM, Hop H, Wiencke C (2019) Biodiversity of benthic macro- and microalgae from Svalbard with special focus on Kongsfjorden. In: Hop, H. and Wiencke, C. (Eds.). The ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard, Vol. 2. Springer International Publishing, Cham, pp. 331–371, https://doi.org/10.1007/978-3-319-46425-1_9.
- Guzinski J, Mauger S, Cock JM, Valero M (2016) Characterization of newly developed expressed sequence tag-derived microsatellite markers revealed low genetic diversity within and low connectivity between European *Saccharina latissima* populations. *J Appl Phycol* 28:3057–3070. <https://doi.org/10.1007/s10811-016-0806-7>
- Guzinski J, Ballenghien M, Daguin-Thiébaud C, Lévêque L, Viard F (2018) Population genomics of the introduced and cultivated Pacific kelp *Undaria pinnatifida*: marinas—not farms—drive regional connectivity and establishment in natural rocky reefs. *Evolutionary Applications* 11:1582–1597. <https://doi.org/10.1111/eva.12647>
- Guzinski J, Ruggeri P, Ballenghien M, Mauger S, Jacquemin B, Jollivet C, Coudret J, Jaugeon L, Destombe C, Valero M (2020) Seascape Genomics of the Sugar Kelp *Saccharina latissima* Along the North Eastern Atlantic Latitudinal Gradient. *Genes* 11:1503. <https://doi.org/10.3390/genes11121503>
- Graf L, Shin Y, Yang JH, Choi JW, Hwang IK, Nelson W, Bhattacharya D, Viard F, Yoon HS (2021) A genome-wide investigation of the effect of farming and human-mediated introduction on the ubiquitous seaweed *Undaria pinnatifida*. *Nature ecology & evolution* 5:360–368. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01378-9>
- Huanel OR, Nelson WA, Robitzsch V, Mauger S, Faugeron S, Preuss M, Zuccarello GC, Guillemain ML (2020) Comparative phylogeography of two *Agarophyton* species in the New Zealand archipelago. *J Phycol* 56:1575–1590. <https://doi.org/10.1111/jpy.13046>
- Hutter CM, Schug MD, Aquadro CF (1998) Microsatellite Variation in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*: A Reciprocal Test of the Ascertainment Bias Hypothesis. *Mol Biol Evol* 15:1620–1636
- Jayathilake DR, Costello MJ (2021) Version 2 of the world map of laminarian kelp benefits from more Arctic data and makes it the largest marine biome. *Biological Conservation* 257:109099. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109099>

- Kalia RK, Rai MK, Kalia S, Singh R, Dhawan AK (2011) Microsatellite markers: an overview of the recent progress in plants. *Euphytica* 177:309–334. <https://doi.org/10.1007/s10681-010-0286-9>
- King NG, McKeown NJ, Smale DA, Wilcockson DC, Hoelters L, Groves EA, Stamp T, Moore PJ (2019) Evidence for different thermal ecotypes in range centre and trailing edge kelp populations. *J Exp Mar Bio Ecol* 514–515:10–17. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.03.004>
- Krumhansl KA, Okamoto DK, Rassweiler A, Novak M, Bolton JJ, Cavanaugh KC, Connell SD, Johnson CR, Konar B, Ling SD, Micheli F, Norderhaug KM, Pérez-Matus A, Sousa-Pinto I, Reed DC, Salomon AK, Shears NT, Wernberg T, Anderson RJ, Barrett NS, Buschmann AH, Carr MH, Caselle JE, Derrien-Courtel S, Edgar GJ, Edwards M, Estes JA, Goodwin C, Kenner MC, Kushner DJ, Moy FE, Nunn J, Steneck RS, Vásquez J, Watson J, Witman JD, Byrnes JEK (2016) Global patterns of kelp forest change over the past half-century. *Proc Natl Acad Sci U S A* 113:13785–13790. <https://doi.org/10.1073/pnas.1606102113>
- Lane CE, Lindstrom SC, Saunders GW (2007) A molecular assessment of northeast Pacific *Alaria* species (Laminariales, Phaeophyceae) with reference to the utility of DNA barcoding. *Mol Phylogenet Evol* 44:634–648. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.03.016>
- Leliaert F, De Clerck O (2017) Refining species boundaries in algae. *Journal of Phycology* 53:12-16. <https://doi.org/10.1111/jpy.12477>
- Liesner D, Fouqueau L, Valero M, Roleda MY, Pearson GA, Bischof K, Valentin K, Bartsch I (2020) Heat stress responses and population genetics of the kelp *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) across latitudes reveal differentiation among North Atlantic populations. 1–34. <https://doi.org/10.1002/ece3.6569>
- Liu F, Wang F, Duan D (2012) EST-SSR markers derived from *Laminaria digitata* and its transferable application in *Saccharina japonica*. *J Appl Phycol* 24:501–505. <https://doi.org/10.1007/s10811-012-9807-3>
- Longtin CM, Saunders GW (2015) On the utility of mucilage ducts as a taxonomic character in *Laminaria* and *Saccharina* (Phaeophyceae) - The conundrum of *S. groenlandica*. *Phycologia* 54:440–450. <https://doi.org/10.2216/15-19.1>
- Longtin CM, Saunders GW (2016) The relative contribution of *Saccharina nigripes* (Phaeophyceae) to the Bay of Fundy Laminariaceae: Spatial and temporal variability. *Mar Ecol Prog Ser* 543:153–162. <https://doi.org/10.3354/meps11566>
- Marins BV, Amado-Filho GM, Barbarino E, Pereira-Filho GH, Longo LL (2014) Seasonal changes in population structure of the tropical deep-water kelp *Laminaria abyssalis*. *Phycol Res* 62:55–62.

<https://doi.org/10.1111/pre.12034>

- Marshall TC, Slate J, Kruuk LEB, Pemberton JM (1998) Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Mol Ecol* 7:639–655. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00374.x>
- Mauger S, Couceiro L, Valero M (2012) A simple and cost-effective method to synthesize an internal size standard amenable to use with a 5-dye system. *Prime Res Biotechnol* 2:40–46
- McDevit DC, Saunders GW (2009) On the utility of DNA barcoding for species differentiation among brown macroalgae (Phaeophyceae) including a novel extraction protocol. *Phycol Res* 57:131–141. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2009.00530.x>
- Neiva J, Serrão EA, Paulino C, Gouveia L, Want A, Tamigneaux E, Ballenghien M, Mauger S, Fouqueau L, Engel-Gautier C, Destombe C, Valero M (2020) Genetic structure of amphi-Atlantic *Laminaria digitata* (Laminariales, Phaeophyceae) reveals a unique range-edge gene pool and suggests post-glacial colonization of the NW Atlantic. *Eur J Phycol* 00:1–12. <https://doi.org/10.1080/09670262.2020.1750058>
- Reynes L, Thibaut T, Mauger S, Blanfuné A, Holon F, Cruaud C, Couloux A, Valero M, Aurelle D (2021) Genomic signatures of clonality in the deep water kelp *Laminaria rodriguezii*. *Mol Ecol* 30:1806–1822. <https://doi.org/10.1111/mec.15860>
- Robuchon M, Le Gall L, Mauger S, Valero M (2014) Contrasting genetic diversity patterns in two sister kelp species co-distributed along the coast of Brittany, France. *Mol Ecol* 23:2669–2685. <https://doi.org/10.1111/mec.12774>
- Rothman MD, Mattio L, Anderson RJ, Bolton JJ (2017) A phylogeographic investigation of the kelp genus *Laminaria* (Laminariales, Phaeophyceae), with emphasis on the South Atlantic Ocean. *J Phycol* 53:778–789. <https://doi.org/10.1111/jpy.12544>
- Rousset F (2008) GENEPOP'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Mol Ecol Resour* 8:103–106. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
- Rozen S, Skaletsky H (2000) Primer3 on the WWW for general users and for biologist programmers. In: *Bioinformatics methods and protocols*. Springer, pp 365–386
- Saunders GW (2005) Applying DNA barcoding to red macroalgae: A preliminary appraisal holds promise for future applications. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 360:1879–1888. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1719>
- Schoenrock KM, O' Connor AM, Mauger S, Valero M, Neiva J, Serrão EA, Krueger-Hadfield SA (2020) Genetic diversity of a marine foundation species, *Laminaria hyperborea* (Gunnerus) Foslie, along the coast of Ireland. *Eur J Phycol* 55:310–326. <https://doi.org/10.1080/09670262.2020.1724338>

- Smale DA (2020) Impacts of ocean warming on kelp forest ecosystems. *New Phytol* 225:1447–1454.
<https://doi.org/10.1111/nph.16107>
- Soulé ME, Mills LS (1992) Conservation genetics and conservation biology: a troubled marriage. In: Sand-lund OT, Hindar K, Brown HHD (eds) *Conservation of biodiversity for sustainable development*. pp 55–69
- Steneck RS, Graham MH, Bourque BJ, Corbett D, Erlandson JM, Estes JA, Tegner MJ (2002) Kelp forest ecosystems: Biodiversity, stability, resilience and future. *Environ Conserv* 29:436–459.
<https://doi.org/10.1017/S0376892902000322>
- Teagle H, Hawkins SJ, Moore PJ, Smale DA (2017) The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems. *J Exp Mar Bio Ecol* 492:81–98. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.01.017>
- Valero M, Destombe C, Mauger S, Ribout C, Engel CR, Daguin-Thiebaut C, Tellier F (2011) Using genetic tools for sustainable management of kelps: A literature review and the example of *Laminaria digitata*. *Cah Biol Mar* 52:467–483
- Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P (2004) MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol Ecol Notes* 4:535–538.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- Vranken S, Wernberg T, Scheben A, Severn-Ellis AA, Batley J, Bayer PE, Edwards D, Wheeler D, Coleman MA (2021) Genotype–Environment mismatch of kelp forests under climate change. *Molecular Ecology* 30:3730–3746. <https://doi.org/10.1111/mec.15993>
- Wang X-T, Zhang Y-J, Liang Q, Chen B (2019) Comparative analyses of simple sequence repeats (SSRs) in 23 mosquito species genomes: Identification, characterization and distribution (Diptera: Culicidae). *Insect Sci* 26:607–619. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12577>
- Wernberg T, Coleman MA, Bennett S, Thomsen MS, Tuya F, Kelaher BP (2018) Genetic diversity and kelp forest vulnerability to climatic stress. *Sci Rep* 8:1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20009-9>
- Wernberg T, Smale DA, Tuya F, Thomsen MS, Langlois TJ, De Bettignies T, Bennett S, Rousseaux CS (2012) An extreme climatic event alters marine ecosystem structure in a global biodiversity hotspot. *Nat Clim Chang* 3:78–82. <https://doi.org/10.1038/nclimate1627>
- Zane L, Bargelloni L, Patarnello T (2002) Strategies for microsatellite isolation : a review. *Mol Ecol* 11:1–16
- Zhang J, Li W, Qu J, Wang X, Liu C, Liu T (2015) Development and characterization of microsatellite markers from an enriched genomic library of *Saccharina japonica*. *J Appl Phycol* 27:479–487.
<https://doi.org/10.1007/s10811-014-0301-y>

Zhu L, Wu H, Li H, Tang H, Zhang L, Xu H, Jiao F, Wang N, Yang L (2021) Short Tandem Repeats in plants:

Genomic distribution and function prediction. *Electron J Biotechnol* 50:37–44.

<https://doi.org/10.1016/j.ejbt.2020.12.003>

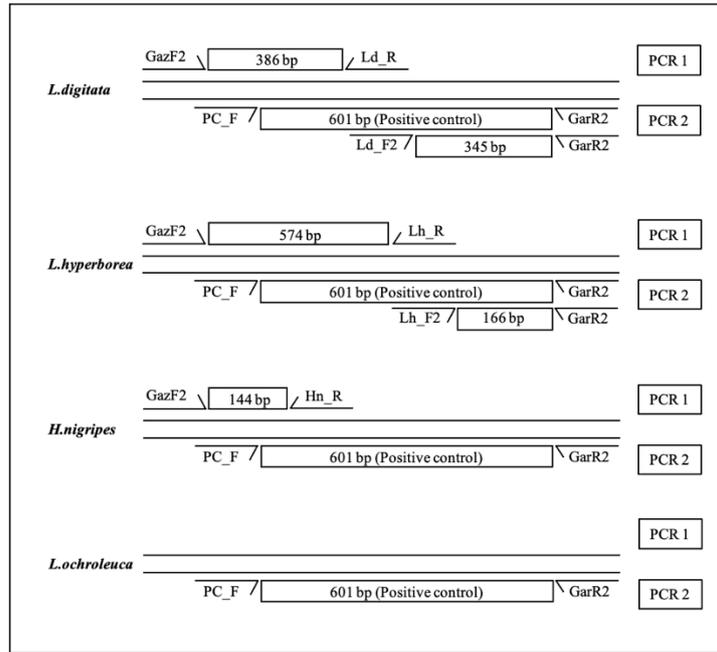


Fig. 1 Annealing sites and expected fragment sizes for the five *Laminaria* species using the rapid identification method. PCR products were pooled from PCR 1 and PCR 2 and include the positive internal control amplification product (601 bp), two fragments for *L. digitata* (345 bp and 386 bp) and *L. hyperborea* (574 bp and 166 bp), one fragment for *H. nigripes* (144 bp) and none for *L. ochroleuca*.

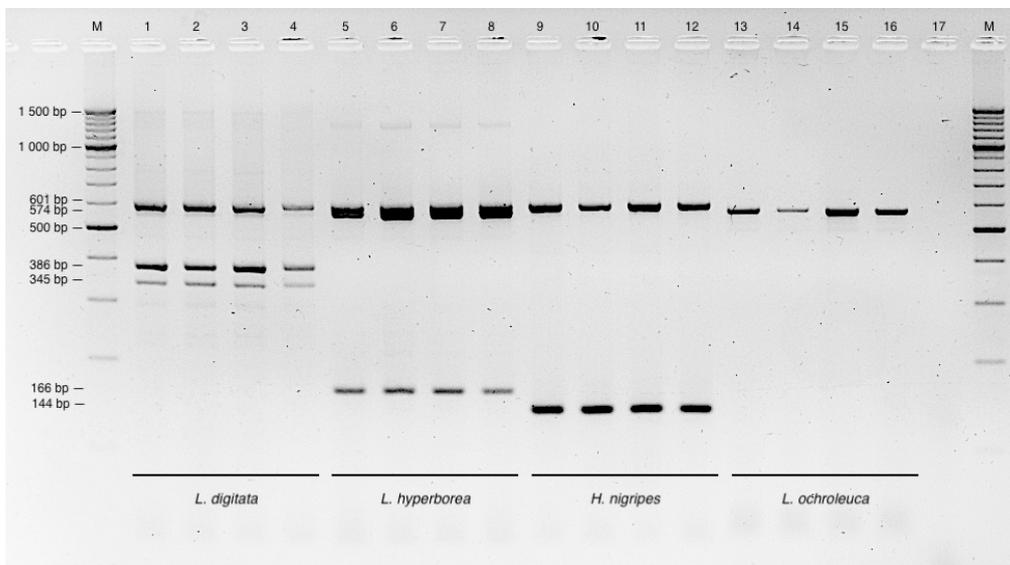


Fig. 2 Gel electrophoresis of PCR amplicons were pooled from PCR 1 and PCR 2 using the rapid species identification tool. (1 – 4) *L. digitata* samples; (5 – 8) *L. hyperborea* samples; (9 – 12) *H. nigripes* samples and (13 – 16) *L. ochroleuca* samples. (17) pooled negative control and (M) 100 bp Ladder.

Table 1 Technical information concerning the 40 microsatellite primers selected for this study (Primer sequence, Repeat motif, Dye, Annealing temperature) and characteristics of the amplicons (*Na* and observed size range) for each of the five *Laminaria* species.

Locus	Source	Contigs no.	Primers sequences (5'-3')	Repeat motif	Dye	<i>T_a</i> (°C)	MgCl ₂ (mM)	<i>L. digitata</i>		<i>L. hyperborea</i>		<i>L. ochroleuca</i>		<i>L. rodriguezii</i>		<i>L. pallida</i>	
								<i>Na</i>	Size range (bp)	<i>Na</i>	Size range (bp)	<i>Na</i>	Size range (bp)	<i>Na</i>	Size range (bp)	<i>Na</i>	Size range (bp)
Ld19_003	This study	1453	F: ATTCCGTGGTTGTGAGAGAGA R: CCGATACGAGAGACAGCACTT	(GA) ₃₀	VIC	68 ↓ 58	2.0	5	141 - 165	6	147 - 163	3	153 - 210	3	146 - 202	1	153
Ld19_004	This study	28527	F: TGGGTGGTGTGGATGT R: GGCAGTCGTAGGTATCGGTT	(AC) ₃₀	PET	68 ↓ 58	2.0	12	97 - 185	NA		NA		NA		NA	
Ld19_005	This study	5613	F: GGCTGATAGACGGAGACAGAG R: GCAGTAGAAGGAGTGGACGAA	(GA) ₄₇	NED	68 ↓ 58	2.0	16	243 - 379	NA		NA		6	262 - 302	NA	
Ld19_021	This study	17056	F: CGTCAATGTGGTATGGTATGG R: ACTCGTAACCTGGGCGATTT	(TATGG) ₂₄	VIC	68 ↓ 58	2.0	7	235 - 300	4	205 - 220	NA		NA		NA	
Ld19_025	This study	52036	F: ATTCCACCATTCCATTCCATC R: GGAGGTTGTGACGCCTTTC	(ATCCC) ₄₆	FAM	68 ↓ 58	2.0	9	282 - 387	NA		NA		5	185 - 240	3	98 - 138
Ld19_027	This study	2628	F: ACGGCACAGGTAGCAGTT R: ATAGTCTTCCGCCTTTCGCT	(TACCA) ₄₂	PET	68 ↓ 58	2.0	5	271 - 311	NA		NA		NA		NA	
Ld19_032	This study	1519	F: TTTGCTTTGATGATACTGCGA R: GTGGGTGAGTGGGTTGGTT	(TACTT) ₃	NED	68 ↓ 58	2.0	3	387 - 397	5	390 - 415	NA		4	370 - 395	2	390 - 405
Ld19_033	This study	8512	F: ACGAGGACGAAGGTAGACTGG R: GACGGAAGGTAGGCTCTGG	(GCAG) ₁₇	NED	68 ↓ 58	1.0	16	103 - 179	9	147 - 171	1	129	8	137 - 169	NA	
Ld19_034	This study	3470	F: CCCAGTCAAGAAATCAACCAA R: GCTTTGCTCCGTGCCTCT	(TCAA) ₁₇	VIC	68 ↓ 58	2.0	4	128 - 172	1	144	1	102	1	118	3	94 - 110
Ld19_038	This study	16041	F: TTGTTGGTTTGTGTCTGTTTG R: GAATCCTCGTTTCGTTGTTC	(TGTT) ₁₅	FAM	68 ↓ 58	2.0	7	123 - 159	7	124 - 144	8	100 - 184	6	112 - 184	7	109 - 167
Ld19_047	This study	13132	F: CTATCTGTCTGTCCGTCCGTC R: CGTAAGGCTCTCGCAATCA	(TCTG) ₂₃	VIC	68 ↓ 58	2.0	4	172 - 186	3	174 - 182	9	86 - 130	8	106 - 126	6	145 - 197
Ld19_052	This study	13699	F: ATCAACCACAGACGGACAGAC R: CTGCTGACACCCTTACCCTC	(ACAG) ₄₇	NED	68 ↓ 58	1.0	7	269 - 309	7	118 - 190	3	250 - 288	6	259 - 287	NA	
Ld19_053	This study	25504	F: CCAACCTACTACGACGAACCA R: GATAGACAGATAGACAGCCAGCC	(CTGT) ₄₇	PET	68 ↓ 58	2.0	6	271 - 291	9	192 - 264	7	283 - 315	NA		6	205 - 237
Ld19_067	This study	8496	F: CGCAGTAGGATAGCAGAGGAG R: CAGCAGCAGTAGAAACAGCAC	(CTG) ₂₆	FAM	68 ↓ 58	2.0	4	145 - 187	6	151 - 178	2	136 - 178	2	173 - 197	5	132 - 225
Ld19_069	This study	16361	F: CGGAGATGAGGGTATGTGAGA R: ATTTCTTGGTGGTTACAGCGA	(CAT) ₂₅	NED	68 ↓ 58	1.0	12	103 - 163	4	112 - 127	3	94 - 109	4	120 - 129	NA	
Ld19_071	This study	70523	F: ACTCTCCTCACCACCACCATC R: CCCTAAGCCTCAAACACTAA	(CCA) ₂₅	PET	68 ↓ 58	2.0	8	120 - 147	NA		NA		NA		NA	
Ld19_074	This study	28415	F: TTGTCTCTTTGCCATCGT R: CGCTTCATTGCTGTTCCTTT	(GTG) ₄₂	NED	68 ↓ 58	2.0	2	199 - 214	7	130 - 190	5	156 - 207	5	169 - 220	2	204 - 216
Ld19_076	This study	4142	F: CGAAACAGCAACAACAGCAA R: GTCGTGGTCTCGTGGTC	(AAC) ₄₀	FAM	68 ↓ 58	2.0	7	274 - 358	NA		3	252 - 279	4	265 - 286	NA	
Ld19_080	This study	29473	F: GCTGCTACTGCTCCTACTGCT R: GTGGGTCCTGATTACTATGCC	(CTA) ₃₇	PET	68 ↓ 58	2.0	11	144 - 231	NA		NA		NA		NA	
Ld19_082	This study	28987	F: ACACCAACAACACCAACAACA R: CGGACGAAATGAAATGAAAGA	(CAC) ₇₁	FAM	68 ↓ 58	1.0	4	271 - 289	7	254 - 278	4	203 - 266	NA		3	204 - 243
CN466672	Brennan 2014	12546	F: CTCCAACGATCCGCCTTG R: GGTGCTTTCTTTTCGTTGC	(AAC) ₁₈	FAM	58	2.5	9	81 - 114	3	98 - 107	2	87 - 90	5	83 - 101	2	87 - 90
CN467658	Brennan 2014	5588	F: CTCTTCCGTCGACCTTGTTTC R: GGTGAGGGCGATTTTCATA	(AGC) ₁₁	PET	58	2.5	10	197 - 248	2	212 - 215	1	204	1	219	1	204

AW401303	Brennan 2014	59231	F: TTCGAACCCAGTATCTACCTCGT R: CCGAGTACAGGCGGCAAC	complex (TGC)	NED	58	2.5	10	252 - 303	NA	NA	NA	NA				
Ld1_124	Billot 1998	10005	F: ATCTACATTACTGAATGCTCTTCGG R: CACTCTGCCCGCTGACC	(TAG) ₉	VIC	60	2.5	6	109 - 130	NA	NA	2	124 - 127	NA			
Ld2_148	Billot 1998	7906	F: TGGCGTGTCCCTGATATG R: TTTCTTGCTAGGCCCTCTCTGG	(CAA) ₁₈	PET	60	2.5	9	168 - 204	6	206 - 248	2	174 - 192	6	196 - 228	4	170 - 190
Ld2_158	Billot 1998	4964	F: CGACTAGAAGGGAGCGAGAA R: CGTTTTTGGCGCTAACGTAT	(AC) ₁₁	NED	60	2.5	7	199 - 244	2	221 - 228	NA	2	199 - 215	NA		
Ld2_167	Billot 1998	506	F: CGGACTCGATTTAGCGATGGG R: TCGGAAGCACGTGTTCTGTAT	(CAA) ₁₁	VIC	60	2.5	8	152 - 191	8	146 - 167	1	90	NA	NA		
Ld2_371	Billot 1998	74542	F: TACATGCCTCGTGTCTTTGTGCG R: AGGAAAAAGCGGTGCAGTATTA	(TTG) ₁₆	NED	60	2.5	10	117 - 180	NA	1	90	2	199 - 215	NA		
Ld2_531	Billot 1998	22811	F: TACTAACCCATTGTTGTGTGTC R: CGACGTGGTCCTTGTTTCATC	(ATT) ₈	FAM	60	2.5	5	200 - 242	1	200	NA	NA	NA	NA		
Ld2_704	Billot 1998	6665	F: GTCACAAGTAGGTGTTAAAAG R: CTGTGGTGTCTTCGCTCC	(TC) ₂₃	PET	60	2.5	5	274 - 294	10	320 - 426	1	306	1	286	3	308 - 312
Lo4_24	Coelho 2014	8468	F: AACGCTGTGGGTACAT R: CATTTCCTTACCGCTATC	(TC) ₉	PET	50	2.0	2	222 - 224	3	212 - 218	3	220 - 230	1	210	1	206
LoIVVIV_10	Coelho 2014	4477	F: TTCAACAGCGGAGGTTTAGG R: GTGGTGGGTGGAGGTAGTGT	(GCT) ₁₅	VIC	60	1.5	4	137 - 218	NA	10	184 - 232	3	140 - 165	NA		
LoIVVIV_13	Coelho 2014	2387	F: ACACAATTTGCCGTCCTTTC R: AGCTCATGCTGCACATTGTC	(AAT) ₂₀	VIC	60	1.5	3	153 - 162	1	160	7	184 - 229	NA	NA		
LoIVVIV_15	Coelho 2014	52998	F: AGAATCAGGACGGACACTGG R: TCCGCGACTTATCCCTCTA	(AAC) ₂₁	FAM	60	1.5	6	152 - 197	6	152 - 173	5	188 - 215	4	170 - 182	4	179 - 210
LoIVVIV_16	Coelho 2014	10622	F: TTGTCAGATGGCAAATGGAA R: TGGAGTGGATAAGGGAGCAC	(AAC) ₁₇	PET	60	1.5	3	192 - 219	7	205 - 238	5	211 - 235	3	201 - 213	3	210 - 222
LoIVVIV_17	Coelho 2014	6887	F: ATACTCCTGGGCGGTTACT R: CGAGGGTGGGAGTAGTGGT	(ACC) ₁₆	VIC	60	2.0	6	159 - 195	5	156 - 180	3	197 - 203	1	180	1	180
LoIVVIV_23	Coelho 2014	4727	F: AGAAAAAGCCTGCGGTGAC R: CAGCCTGGAGCTTTTCGAT	(AAC) ₁₄	NED	60	2.0	5	304 - 316	6	196 - 223	7	134 - 158	3	129 - 140	5	364 - 376
LoIVVIV_24	Coelho 2014	19992	F: AAGTTTCGTCTCCGTTTCCTC R: TTAACGTTTCGTGCACCGTAG	(GTT) ₁₇	FAM	60	2.0	5	307 - 328	6	198 - 289	7	327 - 363	1	295	5	292 - 323
LoIVVIV_27	Coelho 2014	56090	F: GACTGCCCTTTGATTTTGA R: AATGGTGTCTGACTTGGGTTG	(CTGT) ₁₁	PET	60	2.0	2	201 - 205	2	201 - 205	2	235 - 239	2	206 - 210	4	206 - 236
LoIVVIV_28	Coelho 2014	51886	F: CACCAAGCTTGATTGGTTGA R: TCGTGAGGTTATCGTGTTGA	(ATCCC) ₁₆	NED	60	2.0	5	198 - 242	7	223 - 259	3	226 - 234	1	187	2	194 - 210

F, forward primer (labeled with fluorescent dye); R, reverse primer; *T_a*, annealing temperature (start T (°C) ↓ final T (°C)) and MgCl₂ concentration used for PCR (mM).
N_a number of alleles, observed size range in base pairs (bp). NA = No Amplification.

Table 2 Primers sequence (5'-3') and multiplex composition of PCR 1 and PCR 2 used for rapid identification molecular tool.

PCR 1	PCR 2
GAZ_F2: CCAACCAAAAAGATATWGGTAC	GAZ_R2: GGATGACCAARAACCAAAA
Ld_R: CTGAATACCACTAAGGGGG	Ld_F2: GACGGTCTACCCCCC
Lh_R: AGCGATAACAGTAAACAAGAAAG	Lh_F2: GGTCTGTCTTAATCACAGCTTTC
Hn_R: CATTGTATAACTGGTGATTACCTCC	PC_F: GTCCTGAAAATCAATTTTTAGGAGG

Table 3A Percentage of primers defined based on the *L. digitata* genome that amplified in each of the sister *Laminaria* species.

Compared species	Ratio	%
<i>Lh/Ld</i>	20/30	67%
<i>Lo/Ld</i>	18/30	67%
<i>Lr/Ld</i>	20/30	60%
<i>Lp/Ld</i>	14/30	47%

Table 3B Percentage of microsatellite markers with a higher allelic size in the focal species compared to the sister species.

Compared species	Ratio	%
<i>Lh/Ld</i>	4/19	21%
<i>Lo/Ld</i>	5/18	30%
<i>Lr/Ld</i>	3/20	15%
<i>Lp/Ld</i>	4/14	28.57%
$(Lh+Lo+Lr+Lp)/Ld$ *	0/10	0%

Ld: *L. digitata*, *Lh*: *L. hyperborea*, *Lo*: *L. ochroleuca*,
Lr: *L. rodriguezii* and *Lp*: *L. pallida*.

*In this comparison, we took into account only the markers that amplified in all sister species.

Table 4 Genetic diversity at each polymorphic microsatellite locus in the five *Laminaria* species.

Locus	<i>L. digitata</i>							<i>L. hyperborea</i>						<i>L. ochroleuca</i>							
	<i>N_f</i>	<i>n</i>	<i>N_a</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>PIC</i>	<i>N_f</i>	<i>n</i>	<i>N_a</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>PIC</i>	<i>N_f</i>	<i>n</i>	<i>N_a</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>PIC</i>
Ld19_003	0.088	32	7	0.625	0.757	0.177	0.708	0.098	32	10	0.719	0.888	0.193	0.861	0.097	16	9	0.688	0.863	0.209	0.817
Ld19_004	0.199*	32	7	0.500	0.761	0.347 ^s	0.713														
Ld19_005	0.225*	30	28	0.600	0.965	0.382 ^s	0.947														
Ld19_021	0	32	11	0.844	0.847	0.004	0.818	0.037	27	7	0.593	0.651	0.091	0.595							
Ld19_025	0.021	32	12	0.844	0.894	0.057	0.868														
Ld19_027	0	32	4	0.594	0.472	-0.264	0.423														
Ld19_032	0	32	3	0.969	0.536	-0.830 ^s	0.418	0.053	31	5	0.516	0.583	0.116	0.521							
Ld19_033	0.015	32	13	0.844	0.883	0.045	0.857	0.072	28	11	0.750	0.882	0.152	0.852		16	1				
Ld19_034	0	32	3	0.125	0.121	-0.033	0.116		32	1						16	1				
Ld19_038	0	32	7	0.844	0.790	-0.070	0.742	0.055	32	9	0.688	0.779	0.119	0.741	0	14	5	0.571	0.524	-0.095	0.473
Ld19_047	0	32	6	0.719	0.719	0.001	0.665	0.239*	31	5	0.161	0.267	0.400 ^s	0.253	0	16	2	0.063	0.063	0.000	0.059
Ld19_052	0.045	32	7	0.656	0.729	0.101	0.672	0.001	31	6	0.613	0.625	0.019	0.538	0.031	15	8	0.733	0.807	0.094	0.753
Ld19_053	0	32	3	0.281	0.255	-0.103	0.237	0.067	32	16	0.719	0.835	0.141	0.807	0.127*	15	11	0.667	0.890	0.257 ^s	0.845
Ld19_067	0	32	6	0.469	0.398	-0.182	0.365	0.168	32	4	0.125	0.178	0.301	0.170	0	16	4	0.375	0.333	-0.132	0.299
Ld19_069	0	32	16	0.938	0.870	-0.080	0.845	0	31	7	0.710	0.638	-0.114	0.592	0	16	7	0.688	0.633	-0.089	0.588
Ld19_071	0	32	7	0.438	0.394	-0.111	0.358														
Ld19_074	0	32	4	0.094	0.092	-0.016	0.089	0.102	32	5	0.188	0.234	0.200	0.223	0	16	5	0.250	0.238	-0.053	0.224
Ld19_076	0.065	31	10	0.677	0.785	0.139	0.742							0.157	13	2	0.154	0.271	0.442	0.226	
Ld19_080	0.012	30	10	0.667	0.694	0.040	0.632														
Ld19_082	0.101	32	9	0.313	0.388	0.198	0.373	0.030	32	7	0.656	0.707	0.073	0.662	0	16	7	0.750	0.752	0.003	0.689
Mean	0.020	31.8	7.94	0.587	0.593	-0.006	0.559	0.062	30.9	7.91	0.571	0.636	0.117	0.597	0.032	15.3	5.44	0.475	0.498	0.042	0.459
CN466672	0.077	32	8	0.656	0.778	0.158	0.734	0.132	32	5	0.156	0.207	0.248	0.199	0.329*	16	4	0.313	0.639	0.519 ^s	0.559
CN467658	0.066	32	5	0.531	0.616	0.140	0.555	0	32	2	0.063	0.062	-0.016	0.059		16	1				
AW401303	0.170	30	4	0.333	0.477	0.305	0.429														
Mean	0.104	31.3	5.67	0.507	0.624	0.201	0.573	0.066	32.0	3.50	0.110	0.135	0.116	0.129							
Ld1_124	0.080	28	6	0.500	0.597	0.166	0.553														
Ld2_148	0.060	32	7	0.688	0.788	0.129	0.747	0.085	29	5	0.655	0.790	0.173	0.740		16	1				
Ld2_158	0.037	28	4	0.571	0.626	0.089	0.556	0.124	29	4	0.172	0.225	0.237	0.212							
Ld2_167	0	32	7	0.750	0.752	0.003	0.702	0.099	29	7	0.655	0.813	0.197	0.771		16	1				
Ld2_371	0.044	32	13	0.813	0.901	0.099	0.877									12 ^t	1				
Ld2_531	0.004	32	4	0.688	0.704	0.024	0.637		29	1											
Ld2_704	0.088	32	3	0.375	0.454	0.177	0.371	0.308*	29	13	0.414	0.796	0.485 ^s	0.765		15	1				
Mean	0.045	30.9	6.29	0.626	0.689	0.098	0.634	0.103	29.0	5.33	0.494	0.609	0.202	0.574							
Lo4_24		32	1					-0.038	29	3	0.172	0.163	-0.061	0.151	0	16	2	0.125	0.121	-0.034	0.110
LoIVVIV_10	0.741*	18 ^e	5	0.111	0.768	0.859 ^s	0.709							0.399*	16	10	0.375	0.901	0.592 ^s	0.860	
LoIVVIV_13		32	1						30	1				0.093	16	5	0.563	0.700	0.201	0.638	
LoIVVIV_15	0	30	2	0.267	0.235	-0.137	0.204	0.280*	29	6	0.310	0.561	0.451 ^s	0.516	0	16	4	0.688	0.603	-0.146	0.496
LoIVVIV_16	0	32	2	1.000	0.508	-1.000 ^s	0.375	0.293*	28	7	0.429	0.797	0.467 ^s	0.755	0	16	5	0.375	0.341	-0.104	0.317
LoIVVIV_17	0	32	2	0.313	0.268	-0.170	0.229	0	29	5	0.690	0.673	-0.026	0.608	0	16	2	0.125	0.121	-0.034	0.110
LoIVVIV_23	0	32	7	0.750	0.756	0.008	0.710	0.060	29	4	0.621	0.712	0.130	0.645	0.182	16	2	0.313	0.466	0.336	0.349
LoIVVIV_24	0.349*	32	3	0.188	0.395	0.529 ^s	0.334	0.031	29	7	0.655	0.710	0.078	0.641	0	15	4	0.600	0.561	-0.072	0.495
LoIVVIV_27		32	1						32	1						16	1				
LoIVVIV_28	0.757*	32	2	0.063	0.458	0.866 ^s	0.349	0.107	29	5	0.552	0.696	0.210	0.632	0.143	16	4	0.438	0.603	0.281	0.496
Mean	0	31.3	3.67	0.443	0.420	-0.100	0.381	0.032	29.0	4.80	0.538	0.591	0.066	0.535	0.052	15.9	3.50	0.403	0.440	0.054	0.376
Global mean	0.042	31.3	5.89	0.541	0.581	0.048	0.537	0.066	30.2	5.39	0.428	0.493	0.125	0.459	0.042	15.6	4.47	0.439	0.469	0.048	0.418

Table 4 Continued

Locus	<i>L.rodriquezii</i>							<i>L.pallida</i>						
	<i>Nf</i>	<i>n</i>	<i>Na</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>PIC</i>	<i>Nf</i>	<i>n</i>	<i>Na</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>PIC</i>
Ld19_003	0	16	2	0.125	0.121	-0.034	0.110		11	1				
Ld19_004														
Ld19_005	0.695*	16	4	0.125	0.718	0.831 ^s	0.636							
Ld19_021														
Ld19_025	0.036	16	4	0.625	0.694	0.102	0.612	0	11	3	0.455	0.385	-0.190	0.326
Ld19_027														
Ld19_032	0.030	16	3	0.625	0.685	0.091	0.590	0	8 ^E	2	0.625	0.458	-0.400	0.337
Ld19_033	0.456*	14	5	0.286	0.794	0.649 ^s	0.726							
Ld19_034		16	1					0.227	10	3	0.400	0.668	0.415	0.559
Ld19_038	0	16	5	0.813	0.732	-0.114	0.661	0	10	7	0.600	0.584	-0.029	0.536
Ld19_047	0.180*	16	6	0.500	0.742	0.333 ^s	0.680	0.342*	9	6	0.333	0.719	0.551 ^s	0.641
Ld19_052	0	14	5	0.786	0.754	-0.044	0.682							
Ld19_053								0	7 ^E	6	0.857	0.791	-0.091	0.701
Ld19_067	0.068	16	2	0.375	0.444	0.159	0.337	0	9	5	0.444	0.405	-0.103	0.368
Ld19_069	0	16	4	0.750	0.669	-0.125	0.582							
Ld19_071														
Ld19_074	0	16	5	0.875	0.726	-0.214	0.657	0	7 ^E	2	0.857	0.527	-0.714	0.370
Ld19_076	0	14	3	0.714	0.688	-0.040	0.589							
Ld19_080														
Ld19_082								0	7 ^E	3	0.571	0.473	-0.231	0.386
Mean	0.011	15.6	3.67	0.632	0.613	-0.024	0.536	0.057	10.0	4.50	0.475	0.511	0.023	0.447
CN466672	0	16	4	0.875	0.597	-0.489 ^s	0.510	0.154	11	2	0.364	0.519	0.310	0.373
CN467658		16	1						11	1				
AW401303														
Mean								0.154	11.0	2.00	0.364	0.519	0.310	0.373
Ld1_124	0	16	2	0.125	0.121	-0.034	0.110							
Ld2_148	0	16	4	0.500	0.427	-0.176	0.387	0.059	10	4	0.600	0.711	0.163	0.619
Ld2_158	0.035	14	2	0.429	0.476	0.103	0.354							
Ld2_167														
Ld2_371	0.035	14	2	0.429	0.476	0.103	0.354							
Ld2_531														
Ld2_704		16	1					0.149	5 ^E	3	0.400	0.600	0.360	0.466
Mean	0.018	15.0	2.50	0.371	0.375	-0.001	0.301	0.059	10.0	4.00	0.600	0.711	0.163	0.619
Lo4_24		16	1						11	1				
LoVVIV_10	0.077	14	3	0.429	0.519	0.179	0.427							
LoVVIV_13														
LoVVIV_15	0	16	4	0.625	0.556	-0.128	0.483	0	9	4	0.778	0.673	-0.167	0.565
LoVVIV_16	0.289	16	3	0.125	0.234	0.474	0.215	0	10	3	0.300	0.279	-0.080	0.247
LoVVIV_17		16	1						10	1				
LoVVIV_23	0.172	16	3	0.375	0.548	0.323	0.468	0	11	5	0.818	0.658	-0.259	0.581
LoVVIV_24		16	1					0.107	11	5	0.364	0.472	0.238	0.428
LoVVIV_27	0	16	2	0.500	0.484	-0.034	0.359	0.093	11	4	0.545	0.688	0.216	0.606
LoVVIV_28		16	1					0.120	11	2	0.364	0.485	0.259	0.356
Mean	0.108	15.6	3.00	0.411	0.468	0.163	0.390	0.053	10.5	3.83	0.528	0.543	0.035	0.464
Global mean	0.045	15.4	3.06	0.471	0.485	0.046	0.409	0.081	10.4	3.58	0.492	0.571	0.133	0.476

Null allele frequency (N_f) obtained with MICROCHECKER (Van Oosterhout et al., 2004), locus showing significant frequencies of null alleles are shown with *

n Number of genotyped individuals.

locus in which successful amplification was obtained in less than 80% of the individuals are shown by ‡

N_a number of alleles per locus, H_e expected heterozygosity (sensu Nei 1978), H_o observed heterozygosity obtained with GENEPOP.

F_{is} estimate of deviation from random mating obtained with GENEPOP (Rousset 2008). F_{is} values significantly different from zero are shown with §

PIC polymorphic information content obtained with CERVUS software (Marshall et al. 1998).

Locus retained as suitable polymorphic markers for future studies are shown in cells colored in light grey (i.e., polymorphic, that amplified in more than 80% of the individuals, no-significant N_f , no-significant F_{is}).

The mean values over loci were calculated over locus retained as suitable polymorphic markers.

No-colored cells in the table correspond to locus non retained for polymorphism.

Quatrième partie

La parthénogenèse géographique

Comme nous l'avons abordé dans l'introduction, nous observons chez de nombreuses espèces une variation du système de reproduction à travers leur aire de distribution. En particulier, l'évolution de la reproduction uniparentale en limite d'aire de distribution est observée chez de nombreuses espèces, qu'elle passe par l'autofécondation ou la parthénogenèse (Pannell, 2015; Tilquin et Kokko, 2016). Le motif géographique illustré par l'évolution de la reproduction asexuée en limite d'aire de distribution s'appelle la parthénogenèse géographique, pour lequel plusieurs hypothèses ont été mises en avant pour expliquer sa mise en place. Dans le cadre de ma thèse, nous avons étudié la validité de deux hypothèses à l'aide d'approches théoriques. Dans le chapitre 6 nous aborderons l'hypothèse selon laquelle la parthénogenèse géographique se met en place lorsqu'il existe une adaptation locale ainsi qu'une diminution de la densité des populations en direction des limites d'aire de distribution ("Hypothèse d'adaptation locale"). Dans le chapitre 7 nous aborderons l'hypothèse selon laquelle la parthénogenèse géographique se met en place dans une populations structurée lorsque les asexués sont moins affectés par la dépression de consanguinité ("Hypothèse de la dépression de consanguinité").

Chapitre 6

Hypothèse d'adaptation locale

Article associé : Fouqueau L. et Roze D. (2021). The evolution of sex along an environmental gradient. *Evolution*

L'hypothèse de l'adaptation locale propose que le bénéfice de la reproduction asexuée en limite d'aire de distribution viendrait du fait qu'elle permette aux populations périphériques de maintenir leur adaptation face à un afflux de migrants maladaptés (Peck et al., 1998); cette hypothèse est également avancée pour expliquer la prévalence de l'autofécondation en limite d'aire de distribution (Antonovics, 1968). Cette hypothèse suppose alors une hétérogénéité spatiale et une adaptation locale des populations le long de ce gradient environnemental. Au-delà de l'étude de l'émergence de la parthénogenèse géographique, nous nous sommes particulièrement intéressés aux effets relatifs de la sélection et de la migration sur le déséquilibre de liaison (*cf.* Encadré 6). Dans le cas d'un modèle de trait quantitatif dont l'optimum varie dans l'espace, il peut être démontré que la sélection stabilisante tend à générer un déséquilibre de liaison négatif tandis que la migration a un effet inverse. Il a notamment été démontré que ces deux forces s'annulent parfaitement dans le cas d'un espace unidimensionnel infini, lorsque la migration est homogène et l'optimum varie de façon linéaire dans l'espace (Felsenstein, 1977). Or le déséquilibre de liaison est un facteur important à prendre en compte pour comprendre les bénéfices de la reproduction sexuée par rapport à la reproduction

asexuée (Otto et Lenormand, 2002) : en effet, la recombinaison n'a d'effet qu'en présence de déséquilibre de liaison entre locus. Dans le but d'étudier l'effet de la variabilité spatiale, nous avons modélisé l'évolution d'un trait quantitatif soumis à une sélection stabilisante dont la valeur optimale varie de manière linéaire dans l'espace. Cet espace est défini comme un habitat à une dimension dans lequel les individus (haploïdes et hermaphrodites) peuvent migrer de manière équiprobable dans les deux directions. Les limites de l'aire de distribution ont été mises en place en faisant varier la capacité de milieu (K) dans l'espace. En effet, K reste égal à K_{max} en centre d'aire et diminue de façon linéaire en direction des deux extrémités. Nous avons tout d'abord considéré le cas où les individus sont sexués ou asexués (le mode de reproduction n'évolue pas) afin de comparer le degré d'adaptation et les composantes de la variance génétique à l'équilibre sélection-migration-dérive obtenus avec les deux systèmes de reproduction. En second lieu, nous avons considéré une population initialement sexuée dans laquelle des clones asexués peuvent apparaître. Dans le cas où le système de reproduction n'évolue pas (*i.e.* les individus sont entièrement sexués ou asexués), nous avons trouvé la même variance génétique à l'équilibre dans les deux systèmes de reproduction. Une prédiction analytique de la variance génétique à l'équilibre sélection-migration a été obtenue à l'aide d'une approche de génétique quantitative (Bulmer, 1985) et correspond précisément aux résultats des simulations. La variance génétique à l'équilibre sélection-migration prédite par Barton (2001*b*) est retrouvée lorsque la sélection est faible. Bien que les populations sexuées et asexuées présentent une variance génétique globalement similaire, nous avons néanmoins observés de légères différences (dans un sens ou dans l'autre selon les paramètres) dues à l'effet de la recombinaison chez les sexués (et donc à la présence de déséquilibres de liaison). Ainsi, bien que les populations soient globalement bien adaptées en centre de l'aire de distribution, les légères différences de variance génétique observées entre les deux systèmes de reproduction génèrent des différences en termes de fardeau de migration : le système de reproduction associé à une plus grande variance génétique sera associé au plus grand fardeau de migration (puisque nous considérons le cas d'une sélection stabilisante avec optimum constant dans le temps). La recombinaison est donc

avantageuse lorsqu'elle diminue la variance, situation qu'on observe lorsque les effets de la dérive locale sont relativement importants. En dehors de ce cas (*i.e.* lorsque la dérive locale est négligeable), la recombinaison a plutôt tendance à augmenter la variance, ce qui est désavantagé.

Encadré 6 : Décomposition de la variance génétique (Lynch et Walsh, 1998)

Dans le cas où l'on considère un trait quantitatif dont l'expression dépend de L loci bialléliques (allèle "0" ou allèle "1", ce dernier augmente la valeur du trait quantitatif d'une valeur α), il est possible de montrer que la variance génétique (V_G) peut être décomposée en deux termes :

$$V_G = \alpha^2 \sum_{i=1}^L p_i q_i + \alpha^2 \sum_{i \neq j} D_{ij} \quad (6.1)$$

La première composante à droite de l'équation est appelée la variance génique, qui dépend de la fréquence de chacun des deux allèles (par ex. p_i pour la fréquence de l'allèle "1" au locus i , et q_i pour l'allèle "0" au même locus). La deuxième composante correspond à la somme de toutes les paires de déséquilibres de liaison (D_{ij}).

Dans le cas des limites d'aires de distribution, le fardeau de migration est augmenté par l'afflux unidirectionnel de migrants qui présentent des phénotypes maladaptés. Ce phénomène favorise la propagation de clones asexués, dont l'avantage sera d'autant plus fort que le fardeau de migration est important. Ceci permet de maintenir un patron de parthénogenèse géographique lorsque la reproduction sexuée est favorisée en centre d'aire. Ceci s'observe également dans une population en expansion : les asexués sont très vite favorisés au niveau du front d'expansion. Ceci va par la suite freiner la vitesse d'expansion due à leur capacité plus réduite à répondre à une sélection directionnelle (ce qui est le cas lors de l'expansion).

Ce travail nous a permis de mieux comprendre l'effet des différents paramètres écologiques et génétiques (gradient environnemental, distance de migration, force de la sélection stabilisante et effet de la sélection aux différents locus) dans la sélection sur le mode de reproduction en centre et en limite d'aire. Il confirme également que la reproduction asexuée est souvent favorisée en limite d'aire ; néanmoins, nous avons généralement ob-

servé que les asexués ne sont majoritaires que dans une petite zone située à l'extrémité de l'aire de distribution.

The evolution of sex along an environmental gradient

Louise Fouqueau^{1,2} and Denis Roze^{1,2,3}

¹*Evolutionary Biology and Ecology of Algae, IRL 3614, CNRS, Station Biologique de Roscoff, Roscoff 29688, France*

²*Station Biologique de Roscoff, Sorbonne Université, Roscoff 29688, France*

³*E-mail: roze@sb-roscoff.fr*

Received September 22, 2020

Accepted March 28, 2021

Although temporally changing environments generally favor sex and recombination, the effects of spatial environmental heterogeneity have been less explored. In this article, we use a classical model of adaptation along with an environmental gradient to study the selective forces acting on reproductive mode evolution in the central and marginal parts of the distribution range of a species. The model considers a polygenic trait under stabilizing selection (the optimal trait value changing across space) and includes a demographic component imposing range limits. The results show that in the central part of the range (where populations are well adapted), recombination tends to increase the mean fitness of offspring in regimes where drift is sufficiently strong (generating a benefit for sex), while it has the opposite effect when the effect of drift stays negligible. However, these effects remain weak and are easily overwhelmed by slight intrinsic fitness differences between sexuals and asexuals. In agreement with previous results, asexuality may be favored in marginal populations, as it can preserve adaptation to extreme conditions. However, a substantial advantage of asexuality is possible only in conditions maintaining a strong maladaptation of sexuals at range limits (high effective environmental gradient, weak selection at loci coding for the trait).

KEY WORDS: Evolutionary quantitative genetics, geographic parthenogenesis, linkage disequilibrium, range margins, recombination.

Despite the many costs associated with sexual reproduction, exclusive asexuality is rare in the eukaryotic kingdom, at least among multicellular plants and animals: the proportion of obligate asexuals is thought to be of the order of 0.1% in animals, and less than 1% in angiosperms (Vrijenhoek 1998; Whitton et al. 2008). Interestingly, asexual lineages often present different geographical distributions than their closest sexual relatives, a phenomenon described as “geographic parthenogenesis” by Vandel (1928). In a number of cases, asexuals are found at higher latitudes or altitudes, or in environments qualified as extreme or marginal (Glesener and Tilman 1978; Lynch 1984; Bierzychudek 1985; Haag and Ebert 2004; Hörandl 2009). A large variety of patterns are observed, however, asexuals sometimes occupying a much wider geographic range than their sexual counterparts, possibly coexisting with them in part of the range (e.g., van Dijk 2003; Schmit et al. 2013). Several hypotheses have been proposed to explain these different distributions (Haag and Ebert

2004; Tilquin and Kokko 2016). Some are based on a direct selective advantage of uniparental reproduction, such as a better colonizing ability (Baker 1955; Cuellar 1994). Other involve spatial variation in the indirect benefits associated with sexual recombination, due to environmental heterogeneity: in particular, sex may be less advantageous in areas facing high rates of maladapted gene flow (Antonovics 1968; Peck et al. 1998), or where inbreeding is high due to frequent population bottlenecks (Haag and Ebert 2004), or where parasites or predators are less abundant (Glesener and Tilman 1978). Although these theories have hardly ever been tested empirically, the different distributions of sexual and asexual species represent an interesting avenue for exploring the possible benefits of sexual reproduction (Bell 1982; Tilquin and Kokko 2016).

Most theories on the evolutionary advantage of sex and recombination assume spatially homogeneous environments (Agrawal 2006; Otto 2009). Several models showed that

recombination may be favored because it increases genetic variation and therefore the rate of response to directional selection, whenever negative genetic associations (linkage disequilibria) exist within populations (i.e., when alleles increasing fitness tend to be associated with alleles decreasing fitness at other loci). Such negative associations may be generated by negative epistasis (a negative curvature of the fitness function, occurring in particular in most models of optimizing selection on quantitative traits, e.g., Maynard Smith 1980, 1988; Charlesworth 1993; Barton 1995; Kondrashov and Yampolsky 1996; Vanhoenacker et al. 2018). In that case, recombination tends to decrease the mean fitness of offspring in the short term, although it increases the rate of adaptation in a longer term (Barton 1995; Otto and Michalakis 1998; Otto and Lenormand 2002). Negative associations are also generated by stochastic effects occurring in finite populations (Hill and Robertson 1966; Felsenstein 1974), favoring sex and recombination in the absence of epistasis (e.g., Otto and Barton 1997, 2001; Barton and Otto 2005; Keightley and Otto 2006; Roze 2014).

In spatially heterogeneous environments, another possible source of linkage disequilibrium corresponds to the mixing between populations with different allele frequencies—for instance, due to spatial differences in selection (Barton and Gale 1993). In particular, if alleles *A* and *B* at two loci are more frequent in a given population while alleles *a* and *b* are more frequent in another, dispersal will tend to produce an excess of *AB*, *ab* combinations in both populations (relative to *Ab*, *aB* combinations). The effects of spatial heterogeneity on selection for recombination have been explored by Pylkov et al. (1998) and Lenormand and Otto (2000) (see also Charlesworth and Charlesworth 1979), using models representing discrete demes connected by dispersal. They showed that, with spatial differences in selection, recombination may increase the mean fitness of offspring (e.g., in the simple scenario mentioned above, if *Ab*, *aB* genotypes are fitter on average than *AB*, *ab* genotypes in both environments). As a consequence, recombination may be favored under wider ranges of parameters than in the absence of spatial heterogeneity, in particular when the strength of selection differs among demes (Lenormand and Otto 2000; Otto and Lenormand 2002; Otto 2009; see Agrawal 2009 for similar results on the benefits of segregation in diploids). These models have led to very important insights, but are not ideally designed to explore the spread of asexual mutants in sexual populations living along an environmental continuum, as they generally assume recombination modifier loci with small effects and consider either a two-deme population or the island model of population structure.

Models of continuous populations living along environmental gradients have been used to explore the causes of species' range limits (Kirkpatrick and Barton 1997; Barton 2001; Bridle et al. 2010; Polechová and Barton 2015; Polechová 2018). The general framework is based on models representing the evolution

of a polygenic, quantitative trait whose optimal value changes across space (Felsenstein 1977; Slatkin 1978; Barton 1999), to which a demographic component is added. The most commonly used scenario considers a one-dimensional habitat, with Gaussian stabilizing selection around a phenotypic optimum whose value changes linearly across space. In the case where all parameters (except the phenotypic optimum) stay constant over space, and neglecting the effects of drift and mutation, one can show that the loci coding for the trait should be at linkage equilibrium: stabilizing selection tends to produce negative genetic associations, whereas migration generates positive associations (as each location receives an excess of alleles increasing the trait from one direction, and an excess of alleles decreasing the trait from the other), and the two effects compensate exactly (Felsenstein 1977; Slatkin 1978; Polechová and Barton 2015). Therefore, one would expect that, in the absence of linkage disequilibrium, recombination should become neutral in this type of model. However, Felsenstein's result strictly holds in the case of an infinite, linear gradient, Gaussian stabilizing selection and no drift or mutation, and it is unclear how it may be affected by deviations from these idealized conditions. In particular, selective pressures acting on recombination may differ at the range margins, due to the asymmetric gene flow coming from central parts of the population and to stronger drift effects, preventing adaptation to marginal conditions. Under the assumptions of the infinitesimal model of quantitative trait variation, Peck et al. (1998) showed that asexual reproduction may be favored at the margins, because asexuality may maintain adaptation to extreme conditions in the face of a maladapted gene flow: this corresponds to one of the proposed hypotheses to explain geographic parthenogenesis. Ecological, demographic, and genetic parameters influencing adaptation at range limits (e.g., slope of the environmental gradient, dispersal distance of individuals, strength of selection relative to drift at loci involved in local adaptation) should affect the benefit of asexuals at range margins, but this has not been formally explored.

In this article, we extend previous models of quantitative trait evolution along environmental gradients to explore how environmental heterogeneity may affect reproductive mode evolution in central and marginal parts of the distribution range of a species. We first consider the cases of fully sexual and fully asexual populations to explore how the reproductive mode of organisms may affect the level of adaptation and components of genetic variance maintained within populations at equilibrium. In the second step, we explore how the different parameters of the model affect the spread of asexual mutants occurring in sexual populations. The results show that either sexual or asexual reproduction may be favored in the central part of the range depending on parameter values; however, the strength of indirect selection stays weak and is quickly overwhelmed by any direct fitness effect associated with the reproductive mode. By contrast, maladaptation at

Table 1. Main parameters of the model.

b	Slope of the environmental gradient
σ^2	Variance of the distance between parent and offspring
V_s	Strength of stabilizing selection
s	Strength of selection acting at each locus ($\frac{\alpha^2}{2V_s}$)
K_{\max}	Carrying capacity in the central part of the population
ω	Number of demes over which K decreases from K_{\max} to zero
r_m	Maximum per capita growth rate
L	Number of loci coding for the quantitative trait
n_d	Number of demes
c	Cost of sex

range margins tends to favor the local spread of asexual clones with fitter genotypes. This benefit of asexuals is stronger for parameter values leading to an important migration load at range limits (in particular, when the effect of drift is important at loci coding for the trait), and can maintain a pattern of geographical parthenogenesis when other indirect or direct forces maintain sex in the central part of the range. However, our results show that in this case, asexuals are generally restricted to small areas at the range margins.

Methods

GENERAL FRAMEWORK

Our multilocus individual-based simulation program (written in C++, and available from Zenodo) is based on Polechová and Barton's (2015) model of adaptation along an environmental gradient, to which variability in reproductive mode is added. We provide in this section a general description of the program (whose main parameters are summarized in Table 1), while more details can be found in the Supporting Information. The model represents a population inhabiting a one-dimensional habitat consisting of n_d demes connected by dispersal. Individuals are haploid and hermaphrodite; generations are discrete. In each generation, the number of female gametes produced by an individual is sampled from a Poisson distribution with parameter $W = e^r$, where r represents the Malthusian fitness of the individual and is the sum of two components: a density-dependent term $r_N = r_m(1 - \frac{N}{K})$, where N is the size of the local deme, K its carrying capacity, and r_m the maximum per capita growth rate, and a local adaptation component $r_z = -(z - \theta)^2 / (2V_s)$, where z represents the value of a phenotypic trait of the individual, θ the optimal value of the trait and V_s the strength of stabilizing selection ($r = r_N + r_z$). The trait z is coded by a finite number L of biallelic loci with two possible alleles (denoted as 0 and 1), allele 1 increasing the value of the trait by an amount α : the trait value is given by $z = \alpha \sum_{i=1}^L X_i$, where X_i equals 1 if the individual carries allele 1 at locus i , and 0 otherwise. Mutation occurs at a rate u per generation between the

two alleles at each locus (in both directions); the overall mutation rate on the trait is thus $U = uL$. The optimal trait value increases linearly across space: $\theta = bj + \theta_0$, where j is the deme number (from 1 to n_d) and b the slope of the environmental gradient, while θ_0 is set so that the optimal trait value is $\alpha L/2$ in the mid-point of the 1D-habitat (and is thus achieved in individuals carrying allele 1 at half of the loci coding for the trait). Individuals are haploid and produce gametes by mitosis; female gametes are fertilized by male gametes produced by individuals from the same deme, the contribution of each individual to the pool of male gametes being proportional to its fitness W (density dependence and local adaptation thus affect the overall reproductive output of each individual, through both male and female components). Gamete fusion occurs at random, including the possibility of selfing. Fertilization is immediately followed by meiosis to produce haploid juveniles (one per diploid zygote); we assume that the L loci coding for the trait are evenly spaced along a linear genome with map length R (average number of cross-overs at meiosis). Finally, juveniles disperse to neighboring demes according to a Gaussian dispersal kernel (discretized and truncated as explained in Appendix 3 of Polechová and Barton 2005), where σ^2 measures the variance of the distance between parent and offspring (individuals move to demes 1 or n_d if their dispersal distance would lead them to move beyond the metapopulation). We also considered a different life cycle in which dispersal occurs at the gametic stage, the different events thus occurring in the order selection \rightarrow dispersal \rightarrow recombination (rather than selection \rightarrow recombination \rightarrow dispersal), but both models yielded very similar results.

PREVIOUS RESULTS AND PARAMETERIZATION

Some of the main predictions of the model in the case of a sexual population can be found in Barton (2001) and Polechová and Barton (2015), and will be only briefly summarized here. When the environmental gradient is not too steep and genetic drift is not too strong (relative to selection) at loci coding for the trait, the population can adapt to the gradient and increase its range. In that case, a succession of clines form along space at loci coding for

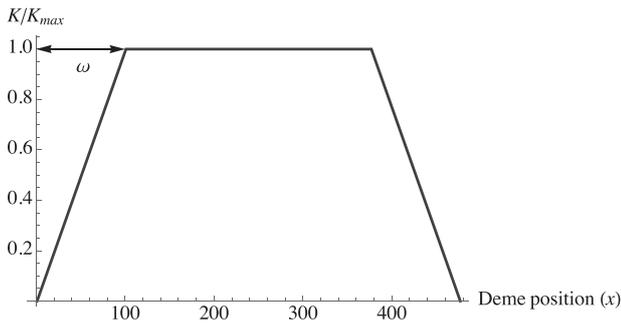


Figure 1. Variation of the carrying capacity K across space: K equals K_{\max} in the central part of the population, and decreases linearly toward zero at both extremities (over ω demes). The number of demes in the central part depends on the values of s and σ (see Methods).

the trait, so that the mean population phenotype \bar{z} matches the optimal phenotype in all locations. At each locus, selection pushes towards the fixation of the most common allele with a strength $s = \alpha^2 / (2V_s)$ while dispersal tends to homogenize allele frequencies between demes, the balance between these two forces maintaining clines of width $4\sigma / \sqrt{2s}$ (Barton 1999, 2001). Neglecting the effects of drift and mutation, one predicts that the different loci coding for the trait should be at linkage equilibrium (as the effect of stabilizing selection generating negative associations exactly compensates the effect of dispersal generating positive associations, e.g., Felsenstein 1977; Polechová and Barton 2015), and that the genetic variance V_g (the variance of z) equilibrates to $V_g = b\sigma\sqrt{V_s}$ in all places. This genetic variance corresponds to a “migration load” (reduction in mean fitness caused by maladapted immigrants) reducing the equilibrium deme size, given by

$$N_{\text{eq}} = K \left(1 - \frac{V_g}{2r_m V_s} \right) = K \left(1 - \frac{b\sigma}{2r_m \sqrt{V_s}} \right). \quad (1)$$

When the parameters stay constant over space, the population may expand indefinitely, as long as genetic variation is available (Barton 2001). A range limit may be generated if the effective environmental gradient steepens (in particular, if b or σ increase), or if the strength of drift relative to selection increases (in particular, if K or r_m decrease, Polechová and Barton 2015). In our model, we generate range limits by imposing a decrease in carrying capacity K at both extremities of the metapopulation: K stays equal to K_{\max} in the central part, and decreases linearly toward zero on both sides, over a distance corresponding to ω demes (see Fig. 1). This allows us to compare evolutionary patterns in the central part of the metapopulation (where $K = K_{\max}$) and in the margins (areas where K declines), in which gene flow is asymmetric (from more densely to less densely populated demes). We also used a model in which the range limits

were generated by decreasing the per capita growth rate r_m , but the results obtained were similar and will not be shown here.

The main parameters of the model are the slope of the environmental gradient b , the strength of stabilizing selection on the trait V_s , the strength of selection acting at each locus s when $\bar{z} = \theta$ (the effect of allelic change α being set to $\sqrt{2V_s s}$), the variance of the distance between parent and offspring σ^2 and the carrying capacity in the central part of the population K_{\max} (together with ω that determines the slope of K at the margins). Some of the other parameters are expected not to affect the evolutionary outcome, at least as long as they are sufficiently large: this is the case in particular for the total number of demes n_d , as long as it is large enough so that the amount of genetic variation maintained in the central part of the population is not affected by edge effects. For this, the program ensures that the overall range (number of demes) of the population is always at least 3 cline widths (see Supporting Information), while the number of demes in the central part (with $K = K_{\max}$) is at least 100. The program also adjusts the total number of loci affecting the trait (L) so that genotypes coding for the optimal trait value are possible in all demes. Because the average strength of linkage disequilibria is expected to depend on the harmonic mean recombination rate ρ_h between pairs of loci (e.g., Turelli and Barton 1990; Charlesworth 1993), the genome map length R is adjusted to ensure a given value of ρ_h (generally 0.35) using equation (A1) in Roze and Blanckaert (2014). Initialization is done as in Polechová and Barton (2015): the population initially occupies the central zone (where $K = K_{\max}$) and is well adapted in this area; it is then allowed to expand until it reaches its range limits (see Supporting Information for more details).

COMPONENTS OF THE GENETIC VARIANCE AND MIGRATION LOAD

We first considered separately the cases of obligately sexual and obligately asexual populations. Asexual populations follow the same life cycle as described above, except that haploid adults produce new individuals mitotically (apomixis). In both cases, the program records the mean trait value \bar{z} and genetic variance V_g in all demes. The genetic variance can be decomposed into two terms:

$$V_g = \alpha^2 \sum_{i=1}^L p_i q_i + \alpha^2 \sum_{i \neq j} D_{ij} \quad (2)$$

(e.g., Lynch and Walsh 1998), where the first term depends on the frequencies of alleles 1 and 0 at each locus i (denoted as p_i and q_i) and corresponds to the “genic” variance (denoted as $V_{g,0}$ thereafter), while the second (denoted as D thereafter) corresponds to the overall effect of linkage disequilibria between loci (D_{ij}) on the variance. Allele frequencies and V_g are measured at the

different steps of the life cycle in the different demes to quantify $V_{g,0}$ and D under the two different reproductive modes.

The genetic load corresponds to the reduction in the mean fitness of a population due to the presence of suboptimal genotypes, and is classically defined as $L = 1 - \bar{W}/W_{\max}$, where \bar{W} is the mean fitness and W_{\max} the fitness of an optimal genotype (e.g., Crow 1970). In our model, L is generated by recurrent mutation creating new genotypes (mutation load) and by the immigration of maladapted individuals from other demes (migration load); however, the contribution of mutation should stay negligible as long as U is small, and the migration load may thus be measured as

$$L_m = 1 - E \left[\exp \left(-\frac{(z - \theta)^2}{2V_s} \right) \right], \quad (3)$$

where E stands for the average over all individuals in a deme. When selection is weak ($V_g \ll V_s$), the average in equation (3) is approximately equal to $\exp[-V_g/(2V_s)] \times \exp[-(\bar{z} - \theta)^2/(2V_s)]$, showing that the load may be decomposed into two components: the effect of genetic variance V_g and the effect of displacements of the mean phenotype from the optimum (e.g., Lande and Shannon 1996). The migration load and its two components were measured in sexual and asexual populations at equilibrium, contrasting central and marginal populations.

In the second step, we considered the case of an initially sexual population, in which asexual mutants occur at a rate μ per generation (fixed to 10^{-3} ; the program also includes back mutations restoring sex, also at a rate μ ; see Supporting Information Methods). A direct cost (or benefit) of sex is introduced by multiplying the number of offspring produced by asexual females by a parameter c : $c = 1$ corresponds to the situation where sexuals and asexuals have the same baseline fitness (no cost of sex), while asexual mutants have a direct advantage when $c > 1$, and a disadvantage when $c < 1$. We assume that asexuals do not produce any male gamete (no contagious asexuality), and only produce offspring by apomixis. As for the load, the change in the frequency of sexuals (denoted p_{sex}) due to indirect selection can be decomposed into two terms, representing the effects of differences in genetic variance V_g and differences in mean phenotype \bar{z} between sexuals and asexuals (sometimes called the “short-term” and “long-term” effect of recombination, e.g., Charlesworth 1993; Barton 1995; Otto and Michalakis 1998; Agrawal 2006; Vanhoenacker et al. 2018). Based on previous works (Barton 1995; Vanhoenacker et al. 2018), these two components can be quantified as

$$S_{V_g} \approx -\frac{1}{2(V_g + V_s)} E[(X_{\text{sex}} - p_{\text{sex}})(z - \bar{z})^2] \quad (4)$$

$$S_{\bar{z}} \approx -\frac{\bar{z} - \theta}{V_g + V_s} E[(X_{\text{sex}} - p_{\text{sex}})(z - \bar{z})], \quad (5)$$

where X_{sex} equals 0 and 1 in asexual and sexual individuals, respectively. The program measures the moments appearing on the right-hand sides of equations (4) and (5) in the different demes, thus providing estimates of the relative strengths of the two components of indirect selection for sex (S_{V_g} and $S_{\bar{z}}$).

Results

ADAPTATION TO ENVIRONMENTAL HETEROGENEITY IN SEXUAL AND ASEQUAL POPULATIONS

We first consider the case of obligately sexual or asexual populations (without letting the reproductive mode evolve). In regimes where the population can adapt to the environmental gradient, the amount of genetic variation maintained at each location is predicted to increase with the slope of the gradient and with the dispersal distance of individuals, and to decrease with the strength of stabilizing selection (e.g., Barton 1999). Assuming that the mean phenotype matches the optimum everywhere and that selection acting on the trait is weak ($V_g \ll V_s$, so that differences in fitness between individuals remain small), the per-generation change in genetic variance due to stabilizing selection is $\Delta_{\text{sel}} V_g \approx -V_g^2/V_s$, while the change due to dispersal is $\Delta_{\text{disp}} V_g \approx (b\sigma)^2$ (Barton 1999). If linkage disequilibria stay negligible in sexual populations (so that the effect of recombination can be neglected), and if the mutational variance $V_m = \alpha^2 U$ is small relative to $(b\sigma)^2$, the equilibrium genetic variance is given by $\Delta_{\text{sel}} V_g \approx -\Delta_{\text{disp}} V_g$, leading to $V_g \approx b\sigma\sqrt{V_s}$. This shows that gene flow may substantially inflate the genetic variance, so that the hypothesis that $V_g \ll V_s$ may not necessarily hold. In that case, more accurate expressions can be obtained by assuming that the distribution of phenotypes in each location is approximately Gaussian: the change in V_g caused by selection then becomes $\Delta_{\text{sel}} V_g \approx -V_g^2/(V_g + V_s)$ (e.g., Bulmer 1985), so that the equilibrium value of V_g after dispersal, before selection is given by

$$V_{g, \text{aft disp}} \approx \frac{1}{2} \left[(b\sigma)^2 + b\sigma\sqrt{(b\sigma)^2 + 4V_s} \right] \quad (6)$$

while the variance after selection, before dispersal is

$$V_{g, \text{aft sel}} \approx V_{g, \text{aft disp}} - (b\sigma)^2, \quad (7)$$

the average between both quantities being $(b\sigma/2)\sqrt{(b\sigma)^2 + 4V_s}$ (and thus converging to $b\sigma\sqrt{V_s}$ when $(b\sigma)^2 \ll V_s$, so that $V_g \ll V_s$). Figure 2 shows that the predictions from equations (6) and (7) match our simulation results for all tested values of b , σ and V_g (this was verified for both sexual and asexual populations, as well as for the selection \rightarrow dispersal \rightarrow recombination life cycle). The same results are obtained for different strengths of selection per locus s , including values such that $N_{\text{eq}} s \ll 1$ (so that the effect of drift is strong relative to selection at each locus) and $N_{\text{eq}} s \gg 1$.

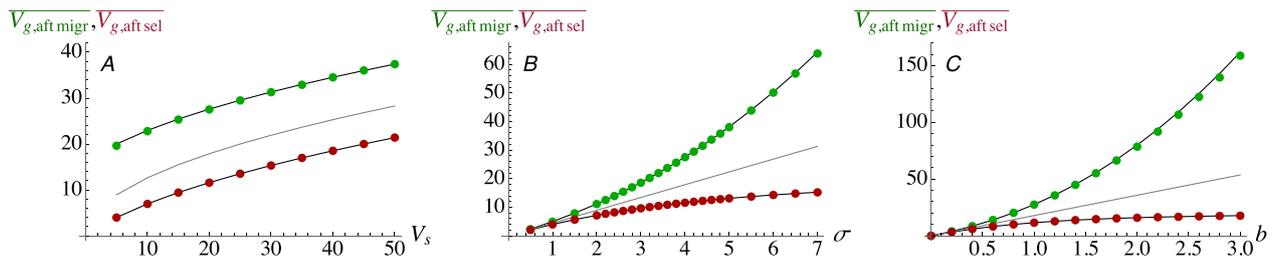


Figure 2. Average genetic variance V_g per deme after selection (red) and after migration (green) in the central part of the population, as a function of the strength of stabilizing selection V_s (A), the standard deviation of the distance between parent and offspring σ (B) and the slope of the environmental gradient b (C). The black curves correspond to the predictions from equations (6) and (7), and the gray curve to $b\sigma\sqrt{V_s}$. The dots correspond to simulation results in the case of a sexual population with $s = 0.001$, $K_{\max} = 500$, $\omega = 100$, $V_s = 20$ (in B, C), $\sigma = 4$ (in A, C), $b = 1$ (in A, B), $r_m = 1.1$, and $U = 10^{-3}$. Simulation results obtained with $s = 0.05$ for the same values of the other parameters, as well as results obtained in the case of an asexual population (for both $s = 0.001$ and $s = 0.05$) are undistinguishable on the scale of the figures and are thus not shown.

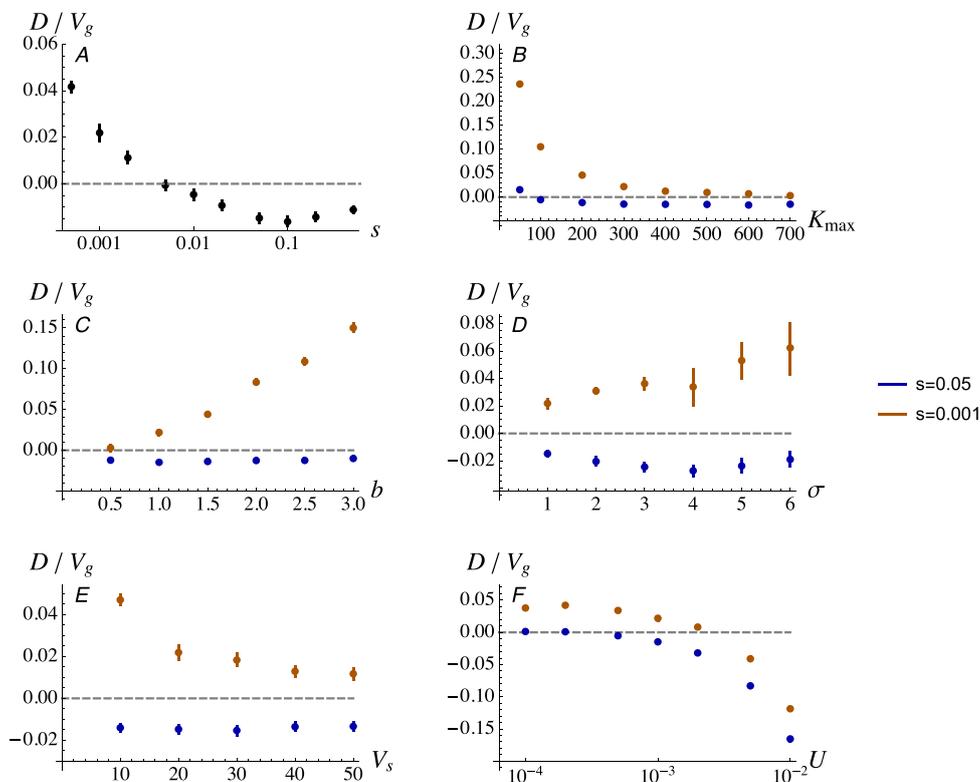


Figure 3. Contribution of linkage disequilibria to the genetic variance D/V_g (where D corresponds to the second term of eq. 2) at equilibrium in the central part of a sexual population, as a function of s (on a log scale), K_{\max} , b , σ , V_s and U (on a log scale). Default parameter values are $b = 1$, $V_s = 20$, $\sigma = 1$, $K_{\max} = 300$, $\omega = 100$, $r_m = 1.1$, and $U = 10^{-3}$.

Despite the fact that sexual and asexual populations display approximately the same amount of genetic variance at equilibrium, slight differences are observed. In particular, while the average variance usually matches very well the theoretical prediction in asexuals (except for high values of σ), sexuals may display slightly higher or lower V_g (Fig. S1). These differences are due to the effect of recombination: although linkage disequi-

libria are small at the time when recombination occurs, they may be slightly positive or negative depending on parameter values (Fig. 3). When linkage disequilibria are positive ($D > 0$), recombination tends to decrease V_g by reducing the second term of equation (2), while recombination has the opposite effect when $D < 0$. Figure 3A and B indicates that positive D arises when the per locus strength of selection s is small relative to the effect

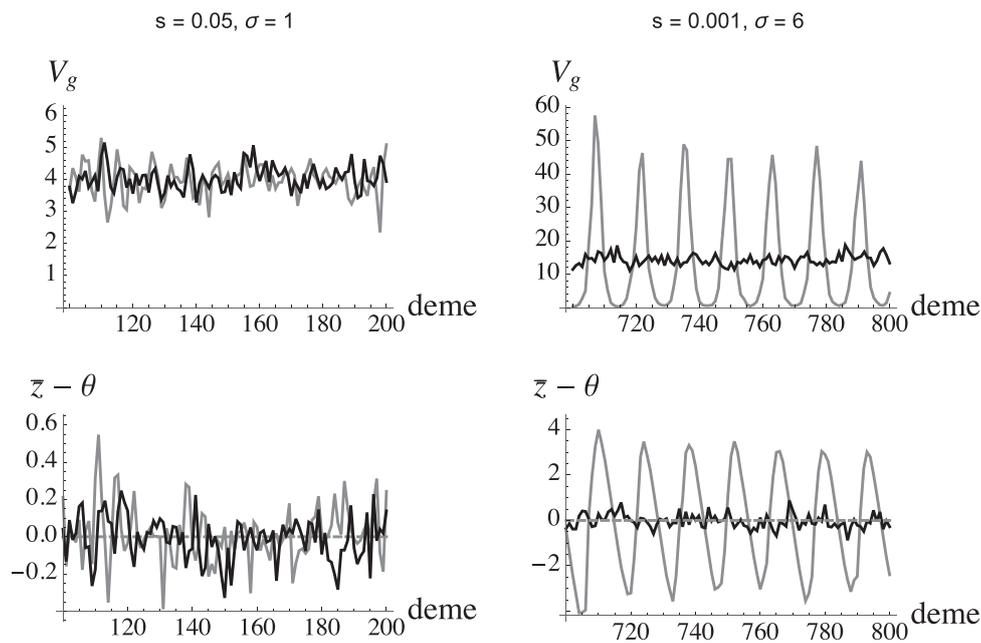


Figure 4. Genetic variance V_g and difference between the mean phenotype \bar{z} and the optimum θ (measured after selection) along space (in part of the central region of the population, where $K = K_{\max}$) in sexuals (black) and asexuals (gray). Parameter values are $b = 1$, $V_s = 20$, $K_{\max} = 300$, $\omega = 100$, $r_m = 1.1$, $U = 10^{-3}$, and $s = 0.05$, $\sigma = 1$ (left), $s = 0.001$, $\sigma = 6$ (right). A stable pattern of periodic oscillations along space occurs in asexual populations when σ is high and s is small.

of drift, while D becomes negative as deme size or s increases. Although we could not obtain an analytical expression for D at migration–selection–drift equilibrium, insights can be gained from quasi-linkage equilibrium results under weak selection: indeed, when D remains small and $V_g \ll V_s$, the change in D due to selection is approximately $-(V_{g,0})^2/V_s$ (e.g., Turelli and Barton 1990), while the change due to dispersal is $(b\sigma)^2$. As long as D remains small, and ignoring the effects of mutation and drift, $V_{g,0} \approx V_g \approx b\sigma\sqrt{V_s}$, so that the two effects compensate exactly (Felsenstein 1977; Polechová and Barton 2015). Mutation tends to increase the genic variance $V_{g,0}$, so that the effect of selection becomes stronger than the effect of dispersal, generating negative D (Slatkin 1978; Fig. 3F). By contrast, drift tends to decrease $V_{g,0}$, generating positive D . As shown in Figure 3, σ and V_s have only limited effects on the contribution of linkage disequilibria to V_g , while increasing b tends to increase the relative importance of positive D in the weak selection regime.

In asexuals, simulations indicate that while the genetic variance V_g remains constant over time, D tends to become more and more negative (while $V_{g,0}$ becomes more and more positive), due to the constant appearance of new genotypes carrying different combinations of compensatory mutations (the same effect is predicted to occur in the case of fully selfing populations, e.g., Lande 1977; Lande and Porcher 2015). Although the observed V_g matches well the theoretical prediction (eq. 6) when averaged over demes (Fig. S1), we observed that a stable pattern of peri-

odic oscillations of V_g and $\bar{z} - \theta$ sets up along the metapopulation for relatively low values of s and/or high values of σ (e.g., for $s = 0.001$ and $\sigma = 6$ in Fig. 4). This corresponds to a situation in which optimal genotypes are predominant only in some demes separated by a fixed distance: in those demes, $\bar{z} = \theta$ and V_g reach a minimal value, while the demes in between contain mixtures of maladapted immigrant genotypes, causing V_g to increase and \bar{z} to deviate from θ (in this situation, D is initially positive and becomes negative over time, as shown in Fig. S2). As shown in Figure S3, the amplitude of these oscillations increases as deme size decreases. This clustering of the phenotypic distribution of asexuals along an environmental gradient has already been shown by Polechová and Barton (2005) using a deterministic version of the same model (see also Champagnat and Méléard 2007), and is due to a structural instability of the smooth solution with constant V_g and $\bar{z} = \theta$ when the mutational variance is small (in other words, two asexual clones with very similar phenotypes cannot coexist in adjacent demes). Interestingly, in this regime the phenotypic distribution is multimodal and thus non-Gaussian in most of the demes, but the Gaussian approximation still provides a correct prediction of the average genetic variance over demes (Figs. 2, S1).

As shown in Figure 4, periodic fluctuations do not occur in the case of sexual populations: V_g stays approximately constant over space, for all tested parameter values. In both sexuals and asexuals, mean phenotypes usually stay close to the optimum

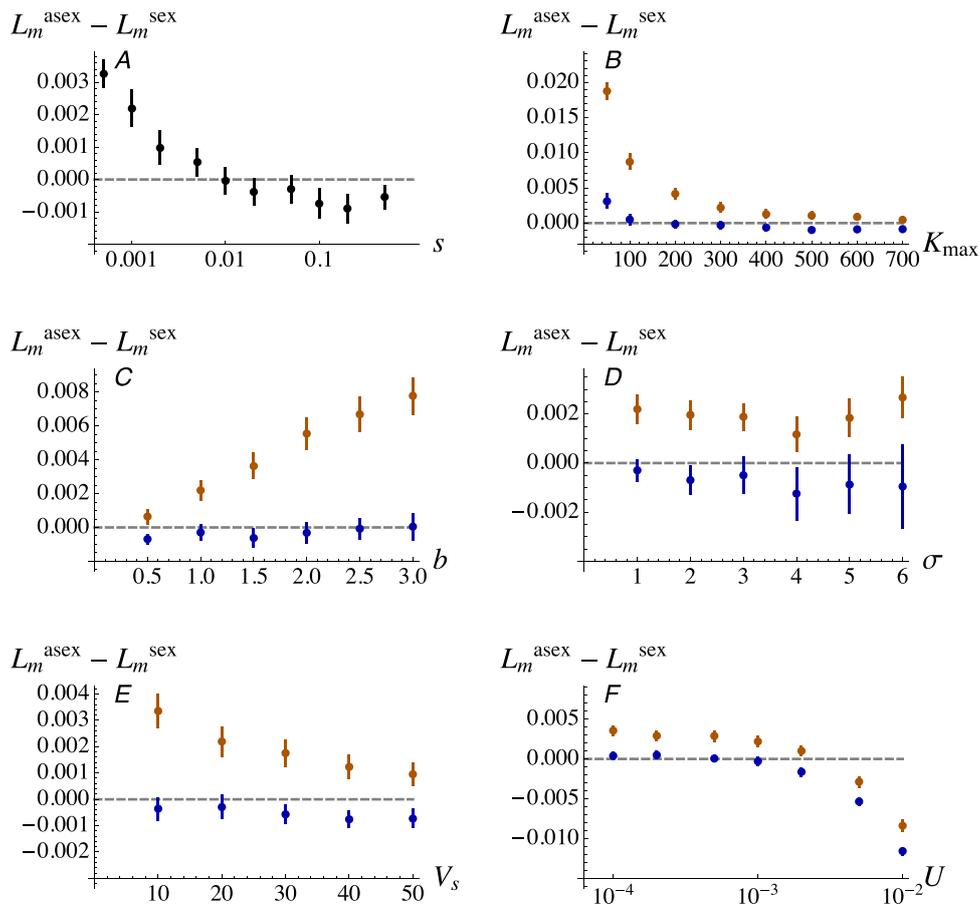


Figure 5. Difference in migration load L_m (measured by eq. 3) between asexual and sexual populations at equilibrium, in the central part of the distribution range, for the same parameter values as in Figure 3. The parameter region in which sexuals have a lower load ($L_m^{\text{asex}} - L_m^{\text{sex}} > 0$) corresponds to the parameter region in which $D > 0$ in sexuals (see Fig. 3).

in the central part of the population (although some deviations arise in the oscillating regime just described), so that the migration load is mostly generated by V_g . Therefore, sexuals have a slightly higher load than asexuals in the regime where $D < 0$ in sexuals (recombination increases V_g) and a slightly lower load in the regime where $D > 0$ (recombination decreases V_g ; see Fig. 5). However, the oscillations of V_g occurring in asexuals in the high σ /low s regime generate oscillations of the load, as shown in Figure S4.

At range margins, the lower population size causes a decrease in the genic variance $V_{g,0}$ in sexual populations. Interestingly, we generally observed that this decrease in $V_{g,0}$ is almost exactly compensated by an increase in D , so that V_g stays approximately constant in most of the range, and remains well predicted by equation (6) (see Fig. S5, for example). Moreover, Figure 6 shows that the mean phenotype tends to depart from the optimum at range limits (due to drift and to asymmetric gene flow from more densely populated demes), becoming an important component of the load (in particular when selection per locus s is weak, as shown in Figs. 6, S6, S7). Maladaptation at range limits is more

important in the case of asexual populations (Figs. 6, S6, S7), probably due to the increased effects of drift caused by interference between selected loci in the absence of recombination (e.g., Barton 2010). As a consequence, the species range tends to be smaller in asexuals than in sexuals (Fig. S8), the difference being again mostly marked when s is small. Despite the fact that purely asexual populations tend to suffer more from migration load at range limits, we will see that asexual mutants can nevertheless be favored at the range limits of sexual populations, because they are not affected by migration load in this case.

EVOLUTION OF REPRODUCTIVE MODE

When asexual mutants are introduced within sexual populations, we observed that in the absence of any direct fitness effect of the reproductive mode ($c = 1$), sexual reproduction stays predominant in the central part of the range for parameter values leading to a lower load in sexuals than in asexuals, while asexuality prevails for parameter values leading to a lower load in asexuals. In particular, Figure 7A shows that the frequency of sexuals (p_{sex}) stays high in the central part of the range when the per locus

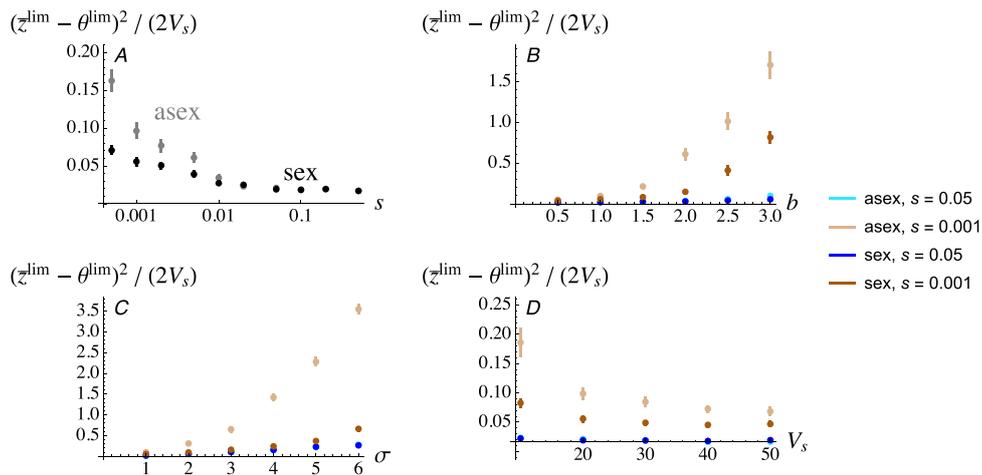


Figure 6. Squared difference between the mean phenotype and the optimum, scaled by $2V_s$ (corresponding to the effect of the deviation of the mean phenotype from the optimum on the migration load) at the margins of the distribution range, as a function of s , b , σ and V_s . Parameter values are the same as in Figures 3 and 5. Values are averaged over extreme demes whose size is comprised between 10 and 50 individuals. In the top left figure, black and gray dots correspond to sexuals and asexuals, respectively.

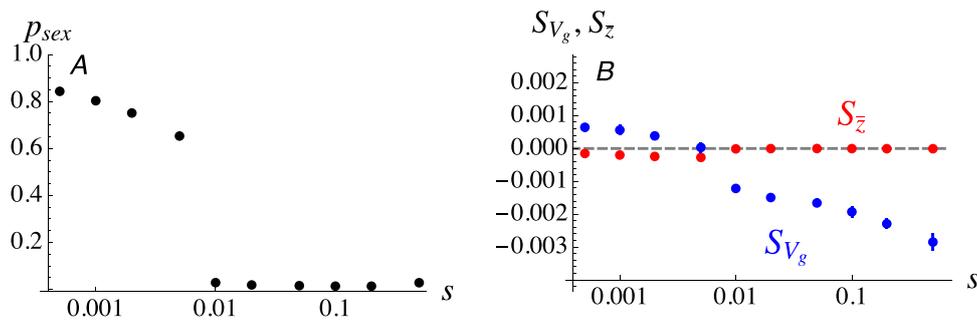


Figure 7. Left: mean frequency of sexuals at equilibrium in the central part of the distribution range as a function of the per-locus strength of selection s (on log scale), for the same default parameter values as in Figure 3, and $c = 1$ (no cost of sex). Right: the two components of selection for sex S_{V_g} (blue) and $S_{\bar{z}}$ (red), given by equations (4) and (5).

strength of selection s is small (leading to positive linkage disequilibria, Fig. 3), while asexual mutants invade at higher values of s (Fig. S9 shows that the effects of b , σ , and V_s on the frequency of sexuals can also be predicted from their effects on the relative migration load of sexuals and asexuals at equilibrium). However, in the parameter region where sex is favored (low s), asexuals are maintained at nonnegligible frequencies (e.g., $p_{\text{sex}} \approx 0.8$ for $s = 0.001$). This may be due to the fact that differences in mean fitness between sexual and asexual populations are weak, but also to the oscillations occurring in asexual populations in the low s regime (Fig. 4) which may favor asexuals over sexuals in certain demes. Figure 7B confirms that selection on the reproductive mode is mainly driven by the difference in genetic variance V_g between sexual and asexual populations (quantified by S_{V_g} , given in eq. 4), while the mean phenotype stays close to the optimum (on average) for both reproductive modes (leading to $S_{\bar{z}} \approx 0$). Differences in V_g and in the migration load between sexual and

asexual population stay relatively weak (Fig. 5), so that any direct fitness effect of the reproductive mode quickly prevails and leads to the near fixation of sexuals when $c < 1$ (direct cost of asexuality), and to the near fixation of asexuals when $c > 1$ (direct cost of sex; see Fig. 8).

By contrast, the evolution of reproductive mode at the range limits cannot be predicted from the migration load of purely sexual and purely asexual populations at equilibrium. Indeed, while purely asexual populations always suffer from a similar or higher load than sexual populations at range limits (Fig. S6), we observed that asexual clones may often spread in peripheral populations. When sex is maintained in the central part of the range (either due to a higher load in asexuals when $c \sim 1$ or to an intrinsic advantage of sexuals, i.e., $c < 1$), the asexual population maintained at range limits does not suffer from migration load (because immigrants coming from the central area are mostly sexual), leading to a stable pattern of geographic

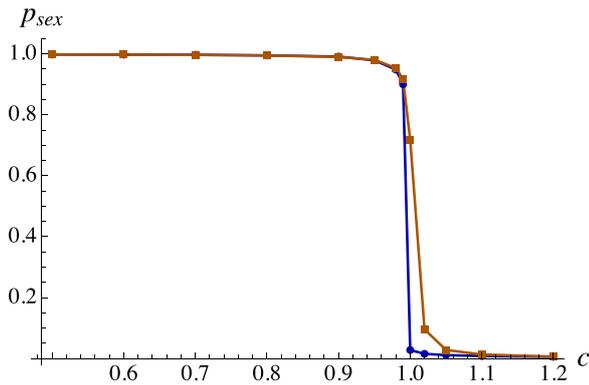


Figure 8. Mean frequency of sexuals at equilibrium in the central part of the distribution range as a function of the cost of sex c under strong ($s = 0.05$, blue) and weak selection ($s = 0.001$, brown). Default parameter values are as in Figure 3.

parthenogenesis. The spread of asexuals at range margins is due to the maladaptation of sexual populations in these areas, generating an advantage for locally adapted mutant clones: indeed, asexuals are favored because they can maintain phenotypes that are closer to the optimum ($S_z < 0$; see Fig. S10). This advantage of asexuals increases with the degree of maladaptation of sexuals, which (as shown by Polechová and Barton 2015) depends on the effective environmental gradient (proportional to $b\sigma/\sqrt{V_s}$) and on the effect of drift relative to selection at loci coding for the trait (see Fig. 9). For sufficiently strong values of $b\sigma/\sqrt{V_s}$ and sufficiently weak selection relative to drift at loci coding for the trait (low s), asexuality may thus be maintained at range limits despite an intrinsic advantage of sexuals ($c < 1$; see Figs. S11–S16 showing the abundance of sexuals and asexuals along space for different parameter values). In general, the maintenance of geographic parthenogenesis in the present model is only possible

for sufficiently weak selection at loci coding for the trait: under stronger selection (e.g., $s = 0.05$ in Figs. S15, S16), the benefit of asexuals at range limits stays weak and is easily overwhelmed by any advantage associated with sex (represented here by $c < 1$), while such an advantage of sex is necessary to maintain sexuals in the central part.

Finally, Figures S11–S16 show that the area in which asexuals are predominant at range limits (under conditions favoring sex in the central area) generally stays rather small. As shown in Figure 10A, decreasing the slope of the change in carrying capacity over space (by increasing ω) has little effect on the size of this area. Although we have seen that the advantage of asexuals at range limits increases with $b\sigma/\sqrt{V_s}$ (Fig. 9), Figure 10B shows that asexuals tend to be confined in a smaller area (measured in units of dispersal distance σ) as $b\sigma/\sqrt{V_s}$ increases. This is likely due to the fact that although a locally adapted clone may benefit from a stronger advantage when $b\sigma/\sqrt{V_s}$ is higher (due to the stronger maladaptation of sexuals), this benefit is quickly lost as individuals move to neighboring demes (because the effective environmental gradient is stronger).

Discussion

Temporal environmental change generally favors sex and recombination due to the fact that recombination increases the amount of genetic variation upon which directional selection can act (Charlesworth 1993; Barton 1995; Otto and Michalakis 1998; Otto 2009; Becks and Agrawal 2012). By contrast, the effect of spatial environmental change on selection for sex has been somewhat less studied. Pylkov et al. (1998) and Lenormand and Otto (2000) demonstrated that spatial variation in the direction or strength of selection may sometimes generate a short-term benefit for recombination (increase in mean fitness of

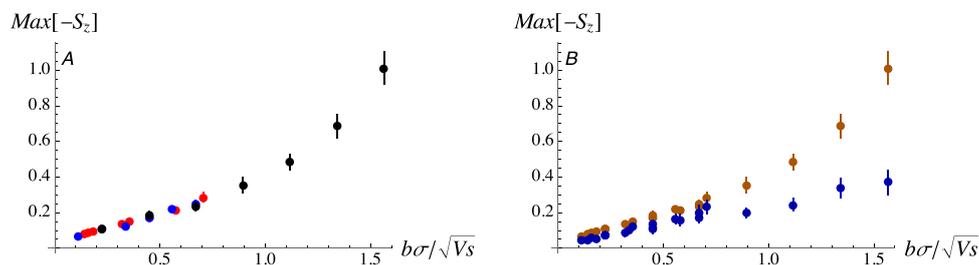


Figure 9. Maximum benefit of asexuals at range limits as a function of $b\sigma/\sqrt{V_s}$. The maximum value of $-S_z$ (given by eq. 5 and representing the benefit of asexuals due to the fact that their mean phenotype is closer to the optimum) was measured over all marginal populations (areas in which the carrying capacity decreases) during the first 1000 generations after asexual mutants are introduced. Dots show averages over 30 replicate simulations. In (A), default parameter values are as in Figure 3 (in particular, $\sigma = 1$, $b = 1$, $V_s = 20$) with $s = 0.001$. Black dots correspond to different values of σ (from $\sigma = 1$ to $\sigma = 7$), blue dots to different values of b (from $b = 0.5$ to $b = 3$) and red dots to different values of V_s (from $V_s = 2$ to $V_s = 50$). Brown dots in (B) correspond to the same results as in A ($s = 0.001$), while blue dots correspond to equivalent results obtained for $s = 0.05$ (and the same values of the other parameters). In both (A) and (B), parameter c was set to $c = 0.98$ (slight intrinsic advantage of sexuals, so that sex can be maintained in the central part of the range when $s = 0.05$).

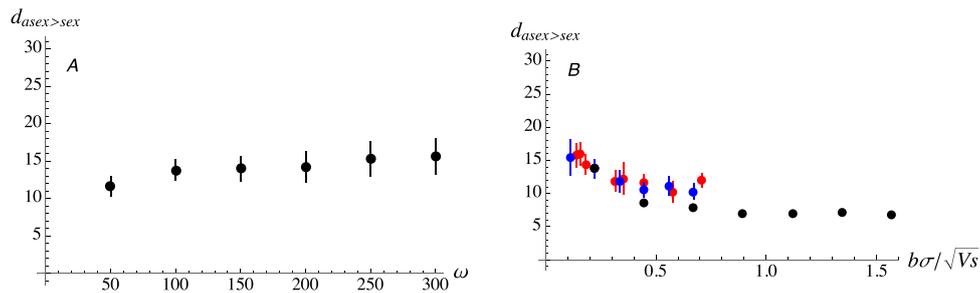


Figure 10. Scaled distance (number of demes divided by the standard deviation of the dispersal distance σ) over which the density of asexuals exceeds the density of sexuals at range limits. (A) As a function of the number of demes over which carrying capacity decreases (ω ; see Fig. 1). (B) As a function of $b\sigma/\sqrt{V_s}$ (colors have the same meaning as in Fig. 9A). Default parameter values are as in Figure 3 with $s = 0.001$ and $c = 1$ (no cost of sex).

recombinant offspring), while Peck et al. (1998) showed that asexuality may be favored at species range margins as it can preserve locally adapted genotypes. In this study, we used a classical model of evolution along an environmental gradient (Felsenstein 1977; Slatkin 1978; Barton 1999; Polechová and Barton 2015) to further explore the effects of spatial heterogeneity on reproductive mode evolution. We found that in situations where demes are locally adapted (i.e., when the average phenotype matches the local optimum), recombination either increases or decreases the mean fitness of offspring depending on the relative strengths of selection, mutation, and drift. While the effect of stabilizing selection generating negative linkage disequilibrium (LD) exactly compensates the effect of dispersal generating positive LD when mutation and drift are neglected (Felsenstein 1977; Polechová and Barton 2015), mutation tends to produce negative LD (Slatkin 1978) while drift generates positive LD (recombination being beneficial under positive LD as it tends to increase the proportion of locally adapted genotypes, and disadvantaged under negative LD). This leads to a benefit for sexual reproduction when deme size is sufficiently small, and when selection and mutation are sufficiently weak. However, in most cases the difference in mean fitness between sexuals and asexuals stays rather weak, so that indirect selection acting on the reproductive mode is easily overwhelmed by even slight direct costs or benefits associated with asexuality. This model therefore does not represent a realistic scenario for the evolutionary maintenance of costly sex within populations. However, it is interesting to note that while stabilizing selection generally favors asexuality in equilibrium populations living in homogeneous habitats (in the absence of mutational bias, e.g., Charlesworth 1993; Vanhoenacker et al. 2018), a spatial environmental gradient may erase this advantage of asexuals (at least in the central part of the species range), making it easier for sex to be favored through other mechanisms. Exploring the effects of selection, drift and dispersal on the sign and magnitude of linkage disequilibria (and the resulting strength of selection for sex and

recombination) under more general scenarios (including different forms of fitness function or nonlinear changes in phenotypic optimum over space) would be of interest, as they may generate stronger selection on recombination.

From an empirical perspective, a better understanding of the selective forces affecting the evolution of reproductive modes could be gained by measuring the effect of recombination on the mean and variance in fitness among offspring (e.g., Sharp and Otto 2016). These types of data remain scarce, however (Peters and Otto 2003; Becks and Agrawal 2011 and references therein) and to our knowledge, only one study used fitness measures obtained under natural conditions (Kelley et al. 1988). Based on our results and those of previous models (Felsenstein 1977; Lenormand and Otto 2000), it would be of particular interest to compare the effects of recombination on offspring fitness in populations subject to different forms of environmental heterogeneity. In particular, while recombination is expected to increase the variance in fitness and decrease mean fitness under spatially homogeneous stabilizing selection, these effects may vanish or even reverse in the case of populations living along environmental gradients. This could be done in principle by comparing the fitness distributions of sexually and asexually produced offspring in species using both reproductive modes (Kelley et al. 1988; Becks and Agrawal 2012), although the fact that sexually and asexually produced propagules are often not ecologically or physiologically equivalent represents a challenge for such experiments.

Our simulations of obligately asexual populations showed that in some regimes, adaptation cannot be maintained at all geographic locations (a result that was already obtained in previous numerical explorations of similar models, in particular, Polechová and Barton 2005; Champagnat and Méléard 2007). In such situations, the population consists of different subtypes adapted to specific locations separated by a more or less constant distance (which increases with the dispersal distance of individuals). As a consequence, the genetic variance and level of adaptation fluctuate along space in a periodic fashion (Fig. 4). Comparing the

patterns of adaptation along environmental gradients in sexual and asexual populations represents another possible direction for empirical studies, either by comparative analyses of natural populations or by using experimental evolution approaches. At range limits, our simulations indicate that obligately asexual populations generally suffer from a stronger migration load (caused by migration bias from more densely populated habitats) than obligately sexual populations, in particular when the strength of selection per locus is small. Similarly, Vanhoenacker et al. (2018) showed that mutational biases tend to have a stronger impact on the mutation load of asexual populations, due to the reduced efficiency of directional selection in asexuals. Extending our model to include a migration bias in the central part of the population (that may be caused by winds or ocean currents in natural habitats) could thus be of interest, as it may increase the strength of selection for sex.

Finally, our results confirm that the constant maladaptation of peripheral populations can favor the spread of asexual mutants adapted to these extreme environments, which may lead to a pattern of geographic parthenogenesis when sex is maintained in the central part of the range (either by direct or indirect selection). The strength of selection for asexuality correlates positively with the magnitude of the migration load in peripheral areas, which itself increases with the steepness of the environmental gradient (b), the variance of the dispersal distance (σ^2), and the strength of stabilizing selection ($1/V_s$), but decreases with the strength of selection per locus (s). This is consistent with the results obtained by Peck et al. (1998) using the infinitesimal model (extremely small strength of selection per locus), also showing patterns of geographic parthenogenesis in the presence of a direct fitness cost associated with asexuality. However, our results show that geographic parthenogenesis is difficult to maintain in this type of model when the strength of selection acting at loci involved in local adaptation is not sufficiently small. Furthermore, asexuality usually stays restricted to a small area at range limits where density is low. While this may be compatible with some of the reported cases of geographic parthenogenesis (although estimates of σ are rarely available), situations in which asexuals occupy a very large area (e.g., van Dijk 2003; Schmit et al. 2013) seem more difficult to explain with this type of hypothesis. Demographic advantages associated with uniparental reproduction (better colonizing ability, Baker 1955) may possibly explain such patterns in the case of recent geographic expansions: such benefits of asexuality could be incorporated in the model by considering dioecious or self-incompatible sexual organisms.

While changes in species ranges and evolutionary dynamics at population expansion fronts have been the subject of increased attention in a context of accelerating global change (e.g., Peischl et al. 2015; Gilbert et al. 2017; Williams et al. 2019), the selective pressures acting on the evolution of recombina-

tion or reproductive systems during range expansion remain little explored. Yet, shifts in reproductive system have profound demographic and genetic consequences that should in turn affect population expansion (Barrett et al. 2008). Preliminary results obtained using our simulation models indicate that asexual mutants may spread at expansion fronts due to the important migration load maintained in these areas, considerably slowing the expansion by reducing the adaptive potential of marginal populations. This question should be further explored under more general scenarios regarding population demography and the genetic architecture of fitness.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

LF and DR developed the simulation program, analyzed the results, and wrote the article.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Myriam Valero, Nick Barton, and two anonymous reviewers for helpful discussions and comments, the bioinformatics and computing service of Roscoff's Biological Station (Abims platform) for computing time, the Agence Nationale de la Recherche (project SexChange, ANR-14-CE02-001), the European Community (project MARFOR Biodiversa/004/2015) and Region Bretagne (ARED 2017 REEALG) for funding, and the Ecole Doctorale "Science de la Nature et de l'Homme, Ecologie et Evolution" for a Transhumance mobility grant to LF. The authors declare that they have no conflicts of interest concerning the present article.

DATA ARCHIVING

The code for the C++ simulation program is available on Zenodo (doi:10.5281/zenodo.4643637).

LITERATURE CITED

- Agrawal, A. F. 2006. Evolution of sex: why do organisms shuffle their genotypes?. *Curr. Biol.* 16:R696–R704.
- . 2009. Spatial heterogeneity and the evolution of sex in diploids. *Am. Nat.* 174:S54–S70.
- Antonovics, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations V. Evolution of self-fertility. *Heredity* 23:219–238.
- Baker, H. G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* 9:347–348.
- Barrett, S. C. H., R. I. Colautti, and C. G. Eckert. 2008. Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Mol. Ecol.* 17:373–383.
- . 1995. A general model for the evolution of recombination. *Genet. Res.* 65:123–144.
- . 1999. Clines in polygenic traits. *Genet. Res.* 74:223–236.
- . 2001. Adaptation at the edge of a species' range. Pp. 365–392 in J. Silvertown and J. Antonovics, eds. *Integrating ecology and evolution in a spatial context*. Blackwell, London.
- . 2010. Genetic linkage and natural selection. *Philos. Trans. R. Soc. (Lond.) B* 365:2559–2569.

- Barton, N. H., and K. S. Gale. 1993. Genetic analysis of hybrid zones. Pp. 13–45 in R. G. Harrison, ed. *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford Univ. Press, New York.
- Barton, N. H., and S. P. Otto. 2005. Evolution of recombination due to random drift. *Genetics* 169:2353–2370.
- Becks, L., and A. F. Agrawal. 2011. The effect of sex on the mean and variance of fitness in facultatively sexual rotifers. *J. Evol. Biol.* 24:656–664.
- . 2012. The evolution of sex is favoured during adaptation to new environments. *PLoS Biol.* 5:e1001317.
- Bell, G. 1982. *The masterpiece of nature*. Univ. of California Press, Berkeley, CA.
- Bierzychudek, P. 1985. Patterns in plant parthenogenesis. Pp. 197–217 in S. C. Stearns, ed. *The evolution of sex and its consequences*. Birkhauser, Basel.
- Bridle, J. R., J. Polechová, M. Kawata, and R. K. Butlin. 2010. Why is adaptation prevented at ecological margins? New insights from individual-based simulations. *Ecol. Lett.* 13:485–494.
- Bulmer, M. G. 1985. *The mathematical theory of quantitative genetics*. 2nd ed. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Champagnat, N., and S. Méléard. 2007. Invasion and adaptive evolution for individual-based spatially structured populations. *J. Math. Biol.* 55:147–188.
- Charlesworth, B. 1993. Directional selection and the evolution of sex and recombination. *Genet. Res.* 61:205–224.
- Charlesworth, D., and B. Charlesworth. 1979. Selection on recombination in clines. *Genetics* 91:581–589.
- Crow, J. F. 1970. Genetic loads and the cost of natural selection. Pp. 128–177 in K. Kojima, ed. *Mathematical topics in population genetics*. Springer, Berlin.
- Cuellar, O. 1994. Biogeography of parthenogenetic animals. *Biogeographica* 70:1–13.
- Felsenstein, J. 1974. The evolutionary advantage of recombination. *Genetics* 78:737–756.
- . 1977. Multivariate normal genetic models with a finite number of loci. Pp. 227–245 in E. Pollak, O. Kempthorne, and T. Bailey Jr., eds. *Proceedings of the international conference on quantitative genetics*. Iowa State Univ. Press, Ames, IA.
- Gilbert, K. J., N. P. Sharp, A. L. Angert, G. L. Conte, J. A. Draghi, F. Guillaume, A. L. Hargreaves, R. Matthey-Doret, and M. C. Whitlock. 2017. Local adaptation interacts with expansion load during range expansion: maladaptation reduces expansion load. *Am. Nat.* 189:368–380.
- Glesener, R. R., and D. Tilman. 1978. Sexuality and the components of environmental uncertainty: clues from geographic parthenogenesis in terrestrial animals. *Am. Nat.* 112:659–673.
- Haag, C. R., and D. Ebert. 2004. A new hypothesis to explain geographic parthenogenesis. *Ann. Zool. Fenn.* 41:539–544.
- Hill, W. G., and A. Robertson. 1966. The effect of linkage on limits to artificial selection. *Genet. Res.* 8:269–294.
- Hörandl, E. 2009. Geographical parthenogenesis: opportunities for asexuality. Pp. 161–1869 in I. Schoen, K. Martens, and P. van Dijk, eds. *Lost sex*. Springer, Amsterdam.
- Keightley, P. D., and S. P. Otto. 2006. Interference among deleterious mutations favours sex and recombination in finite populations. *Nature* 443:89–92.
- Kelley, S. E., J. Antonovics, and J. Schmitt. 1988. A test of the short-term advantage of sexual reproduction. *Nature* 331:714–716.
- Kirkpatrick, M., and N. H. Barton. 1997. Evolution of a species' range. *Am. Nat.* 150:1–23.
- Kondrashov, A. S., and L. Y. Yampolsky. 1996. Evolution of amphimixis and recombination under fluctuating selection in one and many traits. *Genet. Res.* 68:165–173.
- Lande, R. 1977. The influence of the mating system on the maintenance of genetic variability in polygenic characters. *Genetics* 86:485–498.
- Lande, R., and E. Porcher. 2015. Maintenance of quantitative genetic variance under partial self-fertilization, with implications for the evolution of selfing. *Genetics* 200:891–906.
- Lande, R., and S. Shannon. 1996. The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment. *Evolution* 50:434–437.
- Lenormand, T., and S. P. Otto. 2000. The evolution of recombination in a heterogeneous environment. *Genetics* 156:423–438.
- Lynch, M. 1984. Destabilizing hybridization, general purpose genotypes and geographic parthenogenesis. *Q. Rev. Biol.* 59:257–290.
- Lynch, M., and J. B. Walsh. 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Maynard, Smith J., 1980. Selection for recombination in a polygenic model. *Genet. Res.* 35:269–277.
- . 1988. Selection for recombination in a polygenic model—the mechanism. *Genet. Res.* 51:59–63.
- Otto, S. P. 2009. The evolutionary enigma of sex. *Am. Nat.* 174:S1–S14.
- Otto, S. P., and N. H. Barton. 1997. The evolution of recombination: removing the limits to natural selection. *Genetics* 147:879–906.
- . 2001. Selection for recombination in small populations. *Evolution* 55:1921–1931.
- Otto, S. P., and T. Lenormand. 2002. Resolving the paradox of sex and recombination. *Nat. Rev. Genet.* 3:252–261.
- Otto, S. P., and Y. Michalakis. 1998. The evolution of recombination in changing environments. *Trends Ecol. Evol.* 13:145–151.
- Peck, J. R., J. M. Yearsley, and D. Waxman. 1998. Explaining the geographic distributions of sexual and asexual populations. *Nature* 391:889–892.
- Peischl, S., M. Kirkpatrick, and L. Excoffier. 2015. Expansion load and the evolutionary dynamics of a species range. *Am. Nat.* 185:E81–E93.
- Peters, A. D., and S. P. Otto. 2003. Liberating genetic variance through sex. *BioEssays* 25:533–537.
- Polechová, J. 2018. Is sky the limit? On the expansion threshold of a species' range. *PLoS Biol.* 16:e2005372.
- Polechová, J., and N. H. Barton. 2005. Speciation through competition: a critical review. *Evolution* 59:1194–1210.
- , and N. H. Barton. 2015. Limits to adaptation along environmental gradients. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 112:6401–6406.
- Pylikov, K. V., L. A. Zhivotovsky, and M. W. Feldman. 1998. Migration versus mutation in the evolution of recombination under multilocus selection. *Genet. Res.* 71:247–256.
- Roze, D. 2014. Selection for sex in finite populations. *J. Evol. Biol.* 27:1304–1322.
- Roze, D., and A. Blanckaert. 2014. Epistasis, pleiotropy and the mutation load in sexual and asexual populations. *Evolution* 68:137–149.
- Schmit, O., S. N. S. Bode, A. Camacho, D. J. Horne, D. K. Lamatsch, K. Martens, M. J. F. Martins, T. Namiotko, G. Rossetti, J. Rueda-Sevilla, et al. 2013. Linking present environment and the segregation of reproductive modes (geographical parthenogenesis) in *Eucypris virens* (Crustacea: Ostracoda). *J. Biogeogr.* 40:2396–2408.
- Sharp, N. P., and S. P. Otto. 2016. Evolution of sex: using experimental genomics to select among competing theories. *BioEssays* 38:751–757.
- Slatkin, M. 1978. Spatial patterns in the distributions of polygenic characters. *J. Theor. Biol.* 70:213–228.
- Tilquin, A., and H. Kokko. 2016. What does the geography of parthenogenesis teach us about sex?. *Philos. Trans. R. Soc. (Lond.) B* 371: 20150538.
- Turelli, M., and N. H. Barton. 1990. Dynamics of polygenic characters under selection. *Theor. Popul. Biol.* 38:1–57.

- van Dijk, P. J. 2003. Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla*. *Philos. Trans. R. Soc. (Lond.) B* 358:1113–1121.
- Vandel, A. 1928. La parthénogenèse géographique. Contribution à l'étude biologique et cytologique de la parthénogenèse naturelle. *Bull. Biol. France Belg.* 62:164–281.
- Vanhoenacker, E., L. Sandell, and D. Roze. 2018. Stabilizing selection, mutational bias, and the evolution of sex. *Evolution* 72:1740–1758.
- Vrijenhoek, R. C. 1998. Animal clones and diversity. *BioScience* 48:617–628.
- Whitton, J., C. J. Sears, E. J. Baack, and S. P. Otto. 2008. The dynamic nature of apomixis in the angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* 169:169–182.
- Williams, J. L., R. A. Hufbauer, and T. E. Miller. 2019. How evolution modifies the variability of range expansion. *Trends Ecol. Evol.* 34:903–913.

Associate Editor: T. Connallon
Handling Editor: T. Chapman

Supporting Information

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

Figure S1. Difference between the average genetic variance V_g per deme observed in the simulations (in the central part of the population) and the theoretical prediction given by equation 6 (V_g^{th}), scaled by $2V_s$, in sexual and asexual populations.

Figure S2. Dynamics of the contribution of linkage disequilibria to the genetic variance (D , averaged over central demes) over time, in asexual populations with $s = 0.001$, $V_s = 20$, $\sigma = 4$, $b = 1$, $r_m = 1.1$, $K_{\text{max}} = 300$ (blue) and $K_{\text{max}} = 3,000$ (red).

Figure S3. Fluctuations of the genetic variance V_g over space in asexual populations, at generation 500,000 (same parameter values and colors as in Figure S2).

Figure S4. Variation of the migration load along space in sexuals (black) and asexuals (grey), for the same parameter values as in Figure 4.

Figure S5. Genetic variance V_g (blue), genic variance $V_{g,0}$ (green) and contribution of linkage disequilibria to the genetic variance $D = V_g - V_{g,0}$ (black) along a sexual metapopulation with $s = 0.001$, $b = 1$, $V_s = 20$, $\sigma = 4$, $K_{\text{max}} = 500$, $\omega = 100$, $r_m = 1.1$ and $U = 10.3$.

Figure S6. Difference in migration load L_m between asexual and sexual populations at equilibrium, in the margins of the distribution range, as a function of s , b , σ and V_s (default parameter values are as in Figures 3 and 5; blue: $s = 0.05$, brown: $s = 0.001$).

Figure S7. Difference between the average genetic variance V_g per deme observed in the simulations and the theoretical prediction given by equation 6 (V_g^{th}), scaled by $2V_s$, in sexual and asexual populations, and at the edges of the distribution range of the population (values are averaged over demes in which population size is comprised between 10 and 50 individuals).

Figure S8. Difference in the range size of asexual and sexual populations at equilibrium (defined as the length of the area over which deme size is higher than 10 individuals), for the same parameter values as in Figures 3, 5 and 6.

Figure S9. Left: mean frequency of sexuals at equilibrium in the central part of the distribution range as a function of b , σ and V_s , for the same default parameter values as in Figure 3, and $c = 1$ (no cost of sex).

Figure S10. The spread of asexuals at range limits is driven by $S_{\bar{z}}$: the orange curve shows the frequency of asexuals over time (after the preliminary generations) averaged over 20 demes at one of the range limits, while the blue and red curves show the two components of selection for sex S_{V_g} (blue) and $S_{\bar{z}}$ (red).

Figure S11. Number of sexual (black) and asexual (grey) individuals per deme at the left limit of the population range (averaged over the last 20,000 generations of the simulation), for different values of the cost of sex c (note that $c < 1$ generates an intrinsic advantage for sexuals).

Figure S12. Number of sexual (black) and asexual (grey) individuals per deme at the left limit of the population range: same as Figure S11 with $V_s = 2$ (stronger selection on the trait).

Figure S13. Number of sexual (black) and asexual (grey) individuals per deme at the left limit of the population range: same as Figure S11 with $b = 3$ (stronger environmental gradient).

Figure S14. Number of sexual (black) and asexual (grey) individuals per deme at the left limit of the population range: same as Figure S11 with $\sigma = 6$ (higher dispersal distance).

Figure S15. Number of sexual (black) and asexual (grey) individuals per deme at the left limit of the population range, for $c = 0.98$ and different values of s (strength of selection at loci coding for the trait).

Figure S16. Same as Figure S15 for $V_s = 2$ (stronger selection on the trait).

Supplementary Methods

Chapitre 7

Hypothèse sur la dépression de consanguinité

1 Introduction

Dans la partie précédente, nous avons étudié la validité de l'hypothèse mise en avant par Peck et al. (1998) pour expliquer l'émergence de la parthénogenèse géographique. Cette dernière suggère que l'asexualité est bénéfique en limite d'aire de distribution puisqu'elle permet de maintenir des génotypes adaptés à des conditions extrêmes. Bien que nous ayons pu valider cette hypothèse à l'aide d'un modèle classique de stepping-stone (ou *pas japonais*) avec changement linéaire de l'optimum phénotypique, celle-ci reste valable dans une gamme de paramètres restreinte (lorsque la dérive génétique est forte ou lorsque la sélection et la mutation sont faibles) et nécessite souvent un faible coût ou bénéfice du sexe (Fouqueau et Roze, 2021). De plus, quel que soit l'avantage des asexués en limite d'aire de distribution, le nombre de demeures où les asexués sont effectivement majoritaires reste limité. Ainsi, ces résultats suggèrent que ce type de modèle ne permet pas d'expliquer les cas où les asexués occupent un plus large espace (van Dijk, 2003; Schmit et al., 2013). Ce dernier modèle prenait en considération des individus haploïdes, dans lesquels le sexe joue un rôle à travers la recombinaison. Dans le cas des individus

diploïdes, le sexe joue un rôle supplémentaire via la ségrégation, que nous définissons ici comme l'ensemble du processus allant de la séparation des chromosomes homologues lors de la méiose, jusqu'à la fécondation des gamètes qui rétablit la diploïdie. Dans le cas des organismes diploïdes, nous allons voir comment le mode de reproduction peut jouer sur le degré d'hétérozygotie des individus.

Les populations en limite d'aire de distribution sont souvent présentes de manière plus fragmentées et maintenues par des phénomènes d'extinction-recolonisation (Kawecki, 2008). De manière générale, les caractéristiques démographiques associées aux populations marginales réduisent la taille efficace de ces populations, qui seront ainsi plus sujettes à la dérive génétique. Ceci peut notamment induire une diminution de la diversité génétique (Glémin et al., 2003; Whitlock, 2004), ou encore être à l'origine d'une augmentation du taux de consanguinité des populations, pouvant conduire à une diminution de la valeur sélective moyenne des individus, en particulier lorsque la "purge par dérive" est inefficace (Glémin, 2003). Dans ce cadre, Haag et Ebert (2004) ont proposé que la reproduction asexuée serait favorisée en limite d'aire de distribution puisqu'elle permet d'éviter la dépression de consanguinité (générée par la structure spatiale). Cependant, la consanguinité peut également permettre une purge plus efficace des allèles délétères (Kirkpatrick et Jarne, 2000), ce qui a notamment été observé dans les populations situées sur les fronts d'expansion (Pujol et al., 2009). Par conséquent, il n'est pas évident que l'augmentation de la consanguinité défavorise toujours la reproduction sexuée. En particulier, Haag et Roze (2007) ont montré que le fardeau de mutation à l'équilibre est plus élevé en population asexuée qu'en population sexuée lorsque le degré de structuration spatiale est suffisamment fort.

Les pressions sélectives jouant sur le mode de reproduction (sexué ou asexué) par l'intermédiaire de son effet sur le degré d'hétérozygotie à un locus sélectionné ont été explorées par Otto (2003) et Roze et Michod (2010) dans le cas de populations sans structure spatiale. Dans leur modèle, Otto (2003) et Roze et Michod (2010) prennent deux locus en considération :

- un locus A sous sélection, avec deux allèles a et A (Tableau 2.1) ;

1. Introduction

- un locus M appelé “modifieur” du taux de sexe, faisant varier la proportion des descendants produits par reproduction sexuée. Deux allèles m et M ségrégent également à ce locus, l’allèle m augmentant de $\delta\sigma$ la proportion de descendants produite de manière sexuée.

Afin de comprendre les résultats de Otto (2003) et Roze et Michod (2010), nous utiliserons le coefficient de consanguinité F (Wright, 1951), défini comme :

$$F = \frac{p_{aa} - p_a^2}{p_A p_a} = \frac{p_{AA} p_{aa} - (p_{Aa}/2)^2}{p_A p_a} \quad (7.1)$$

pour le locus A, avec p_{XX} qui représente la fréquence du génotype XX et p_X la fréquence de l’allèle X . D’après la première partie de l’équation, F mesure la différence entre la fréquence observée d’un génotype donné au locus A et sa fréquence prédite à l’équilibre de Hardy-Weinberg (abrégié en “HW” ci-après). D’après la seconde partie de l’équation, F mesure la différence entre la fréquence des homozygotes (génotypes AA et aa) et la fréquence des hétérozygotes (génotype Aa). Comme tout coefficient de corrélation, F peut varier entre -1 et +1. Lorsque $F = 0$, les allèles s’associent au hasard (équilibre de HW). Quand $F = 1$, la corrélation est totale et la population est entièrement constituée d’homozygotes tandis que quand $F = -1$, les homozygotes sont absents de la population. Bien que cette corrélation génétique soit appelée coefficient de consanguinité, un écart par rapport à l’équilibre de HW peut résulter d’effets sélectifs en absence d’identité par descendance (ou de dérive génétique).

Considérons le cas d’une sélection purifiante agissant sur une mutation délétère présente au locus A. Les valeurs sélectives associées à chaque génotype sont données dans le Tableau 2.1. L’allèle a , lorsqu’il est présent à l’état hétérozygote, diminue la valeur sélective de hs (avec h le coefficient de dominance et s le coefficient de sélection, les deux coefficients variant entre 0 et 1) et de s lorsqu’il est présent à l’état homozygote.

Otto (2003) a étudié l’effet de la sélection sur le taux de sexe dans le cas d’une population de taille infinie en utilisant un modèle dont je vais résumer une partie des résultats. Ses travaux montrent en particulier que la sélection purifiante génère une

Génotype	AA	Aa	aa
Valeur sélective	1	$1 - hs$	$1 - s$

Table 7.1 – Valeur sélective associée à chaque génotype au locus A. Ici, l’allèle a est considéré comme délétère et diminue la valeur sélective de hs lorsqu’il est présent à l’état hétérozygote, et de s lorsqu’il est présent à l’état homozygote. h est le coefficient de dominance et s la force de la sélection qui agit sur cet allèle délétère.

déviations par rapport à l’équilibre de HW dès lors qu’un coefficient de dominance, ι (éq. 7.2), défini comme un écart par rapport à un mode de sélection multiplicatif, est différent de 0. Ainsi, la sélection génère un $F < 0$ dès lors que $\iota < 0$ (éq. 8, Otto 2003) ce qui est équivalent à $h < 1/(1 + \sqrt{1 - s})$ (Chasnov, 2000).

$$\begin{aligned}
 \iota &= W(AA)W(aa) - (W(Aa))^2 \\
 &= (1 - s) - (1 - hs)^2 \\
 &= -s(1 - 2h + h^2s)
 \end{aligned}
 \tag{7.2}$$

avec $W(XX)$ la valeur sélective du génotype XX .

Autrement dit, lorsque la valeur sélective des hétérozygotes est plus élevée que celles des homozygotes sur une échelle multiplicative ($\iota < 0$), la sélection induit un excès d’hétérozygotes (Figure 7.1), qui pourra être maintenu d’une génération à l’autre lorsque la reproduction est partiellement (ou totalement) clonale. Ceci aura pour conséquence de diminuer la variance de valeur sélective et de masquer les mutations délétères à l’état hétérozygote, rendant la sélection moins efficace. Ainsi, à l’équilibre, une population composée d’individus asexués sera associée à un fardeau de mutation plus élevé (et donc une valeur sélective amoindrie) par rapport à une population sexuée. Cependant, cette différence de fardeau entre les sexués et les asexués reste extrêmement faible, à l’exception du cas où h tend vers 0 (Chasnov, 2000).

Ces résultats permettent de distinguer des effets à *court* et *long* terme : dans le cas où $\iota < 0$, les hétérozygotes sont associés à une valeur sélective plus élevée que celles des homozygotes (Figure 7.1A). Par la ségrégation, la reproduction sexuée va re-générer

1. Introduction

des homozygotes, ce qui induit une valeur sélective plus faible parmi les descendants produits (coût à court terme de faire du sexe). Cependant, l'augmentation de la variance qu'a générée la ségrégation va permettre une meilleure sélection contre l'allèle délétère, et ainsi, à l'équilibre, les sexués seront associés à un fardeau de mutation plus faible (bénéfice à long terme). Au contraire, lorsque $\iota > 0$, les hétérozygotes sont associés à une valeur sélective plus faible que la moyenne des homozygotes (Figure 7.1B). La sélection va donc favoriser les homozygotes (ce qui génère un $F > 0$). Par la ségrégation, les sexués vont créer des hétérozygotes (coût à court terme) et va faire obstacle à la purge des mutations délétères (coût à long terme) : ainsi, dans le cas où $\iota > 0$, la reproduction sexuée n'est jamais avantageée. Par contre, lorsque $\iota < 0$, la reproduction sexuée est défavorisée à court terme (car elle réduit la valeur sélective moyenne des descendants) mais favorisée à long terme (car elle augmente l'efficacité de la sélection). Dans ce cas, Otto (2003) montre que le sexe peut être favorisé par son effet à long terme seulement si ι n'est pas trop négatif (sans quoi l'effet à court terme qui défavorise le sexe est trop important). Le signe de ι dépendant de s et de h (eq. 7.2), le sexe est favorisé seulement lorsque h est légèrement inférieur à 0.5 dans le cas où s est faible, mais la gamme de valeurs que peut prendre h augmente avec s (pour $s = 1$, h peut varier d'environ 0.3 à 1, *c.f.* Figure 7.1, Otto, 2003). Enfin, Otto (2003) montre que la valeur de F (qui génère la sélection indirecte sur l'évolution du sexe) à l'équilibre est proportionnel à ιp_a (avec p_a la fréquence de l'allèle délétère a), et reste donc faible lorsque l'allèle délétère reste en faible fréquence.

Lorsque nous considérons le cas d'une population finie, un autre effet s'ajoute à celui de la sélection : la dérive génétique. Dans ce cadre, Roze et Michod (2010) ont montré que la dérive génétique tend également à générer un excès d'hétérozygotes (et ce, même en l'absence de sélection) et que cet effet peut être plus fort que celui généré par la sélection. En effet, à l'équilibre, l'effet de la dérive sur la valeur de F est d'environ $-1/(2N\sigma)$, dès lors que σ , le taux de sexe initial, n'est pas trop faible (Roze et Michod, 2010). Un résultat quasiment identique peut être obtenu à partir du modèle neutre de coalescence de Hartfield et al. (2016). Ceci montre que l'effet de la dérive sur F peut

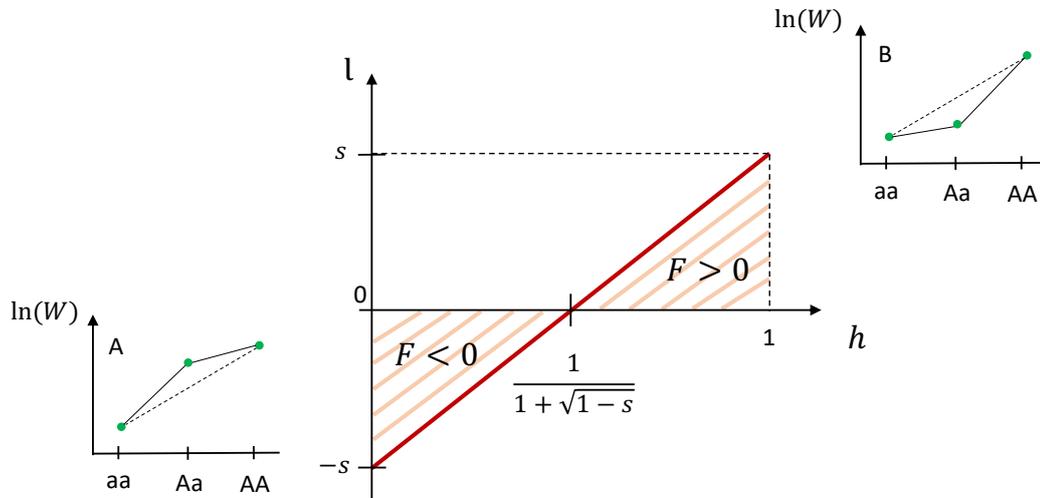


Figure 7.1 – La sélection génère une déviation par rapport à l'équilibre de HW dès lors que le coefficient de dominance calculé à l'échelle multiplicative (ι) est différent de 0. Les homozygotes ont une moins bonne valeur sélective que les hétérozygotes (*i.e.* $\iota < 0$, Figure **A**) lorsque $h < 1/(1 + \sqrt{1 - s})$. Dans ce cas, la sélection va générer un excès d'hétérozygotes, ce qui va rendre le coefficient de consanguinité F négatif (eq. 7.1). De la même manière, les homozygotes ont une meilleure valeur sélective que les hétérozygotes (*i.e.* $\iota > 0$) lorsque $h > 1/(1 + \sqrt{1 - s})$, ce qui génère un excès d'homozygotes ($F > 0$).

être plus important que l'effet de la sélection puisque ce dernier est, comme nous l'avons vu plus haut, proportionnel à la fréquence de l'allèle délétère.

Ces résultats semblent conforter l'hypothèse de Haag et Ebert (2004), car nous pourrions nous attendre à ce que dans le cas d'une population subdivisée, une forte dérive intradème génère un excès d'hétérozygotes important (à l'intérieur des dèmes), qui favorisera généralement le sexe via l'effet à court terme (sauf quand les mutations délétères sont peu récessives et/ou ont un très fort effet sur la valeur sélective). Cet effet à court terme correspond à l'effet de dépression de consanguinité dont souffrent les individus produits par reproduction sexuée, plus homozygotes que les individus produits par reproduction asexuée. Cependant, les résultats obtenus par Balloux et al. (2003) sur le F_{IS} à l'équilibre dans un modèle en îles et dans une population partiellement clonale jettent un doute sur cette interprétation.

Le F_{IS} (pour *individu* et *sous-population*) est l'une des F -statistiques définies par

1. Introduction

Wright (1951) et correspond au coefficient F à l'échelle intradème. De manière similaire, Wright (1951) définit le F_{IT} (pour *individu* et *total*) mesurant un écart par rapport à l'équilibre de HW mesuré au niveau de la population totale. Si tous les dèmes échangent un grand nombre de migrants à chaque génération, ils auront tendance à s'homogénéiser et se comporteront comme une unique population. A ce moment-là, le F_{IS} et le F_{IT} seront équivalents. En revanche, si les dèmes sont partiellement isolés, les deux indices seront différents puisque l'ensemble des dèmes (ou métapopulation) sera en moyenne différent d'un dème pris au hasard. Wright (1943) a montré que l'écart par rapport à l'équilibre de HW au niveau de la population totale (F_{IT}) peut être séparé en des effets intrapopulationnels (F_{IS}) et des effets interpopulationnels (F_{ST} , pour *sous-population* et *total*), selon la relation :

$$1 - F_{IT} = (1 - F_{IS})(1 - F_{ST}) \quad (7.3)$$

Suite à la formulation de Wright (1951), différentes définitions ont été proposées pour chacune des F -statistiques. Une des définitions est basée sur les probabilités d'identité par descendance entre différentes paires de gènes. Deux gènes sont dits identiques par descendance lorsqu'aucune mutation ne s'est produite sur les branches menant à leur ancêtre commun. À l'aide de cette définition, Balloux et al. (2003) montrent que dans le cas du modèle en île infini (nombre infini de dèmes), aucun excès d'hétérozygotes n'est attendu à l'intérieur des dèmes, même lorsque le nombre d'individus par dème est faible et lorsque la population est majoritairement asexuée. En effet, d'après leurs travaux, le F_{IS} ne devient négatif que lorsque le nombre de dèmes est fini et le taux de sexe proche de zéro. Il semble donc que les pressions sélectives jouant sur l'évolution du taux de sexe par son effet sur l'hétérozygotie puissent différer en population structurée par rapport aux modèles à une seule population : la validité de l'hypothèse suggérée par Haag et Ebert (2004) devient alors moins triviale.

L'objectif de cette partie est d'étudier la validité de l'hypothèse de Haag et Ebert (2004), en utilisant conjointement une approche analytique basée sur un modèle en îles

infini et une approche de simulation. Dans cette partie, contrairement à la précédente, nous ne distinguerons pas le centre et les limites d’aire de distribution mais nous étudierons l’effet du degré de structuration spatiale d’une population sur l’évolution du mode de reproduction. Ce travail n’étant pas encore achevé, je ne présenterai ici que des résultats préliminaires.

2 Modèle

2.1 Cycle de vie

Nous considérons un modèle en îles infini, dans lequel les individus adultes sont diploïdes et portent deux locus A et M. Nous considérons des générations non chevauchantes : en début de génération, chacun des dèmes contient N individus adultes diploïdes (*cf.* Tableau 7.2 pour une vue d’ensemble des paramètres du modèle) qui sont ensuite soumis à la sélection selon leur génotype au locus A. Tout comme Otto (2003) et Roze et Michod (2010), deux allèles a et A ségrègent à ce locus, et la valeur sélective de chacun des génotypes est donnée dans le Tableau . Nous supposons un taux de mutation μ de A vers a et un taux de mutation ν de a vers A . Le locus M est un locus modifieur du taux de sexe, c’est-à-dire qu’il régit la proportion de descendants produite de manière sexuée et asexuée. Deux allèles m et M sont présents à ce locus, et les génotypes MM , Mm et mm produisent respectivement une proportion σ , $\sigma + h_M\delta\sigma$ et $\sigma + \delta\sigma$ de descendants de manière sexuée : h_M représente le coefficient de dominance et $\delta\sigma$ l’effet du modifieur.

Dans le cas de la reproduction sexuée, les gamètes sont produits par méiose. Une recombinaison a lieu entre les locus A et M avec une probabilité r . Les gamètes sont ensuite libérés dans le dème parental et nous supposons une rencontre aléatoire des gamètes au sein de chaque dème. Dans notre modèle, la reproduction asexuée correspond à de la reproduction clonale (apomixie) : ainsi, le descendant sera génétiquement identique au parent. Par la suite, les juvéniles nouvellement produits restent au sein du même dème avec une probabilité $1 - d$ et migrent vers un autre dème avec une probabilité d . Dans notre cas, nous supposons une “*soft selection*”, autrement dit, tous les dèmes contribuent

2. Modèle

n_d	Nombre de dèmes (dans les simulations)
N	Nombre d'individus dans chaque dème
h	Coefficient de dominance
s	Force de sélection contre l'allèle délétère a
μ	Taux de mutation <i>avant i.e.</i> $A \rightarrow a$
ν	Taux de mutation <i>arrière i.e.</i> $a \rightarrow A$
σ	Taux de sexe initial
h_M	Coefficient de dominance au locus modifieur
$\delta\sigma$	Effet du modifieur (allèle M) sur le taux de sexe
d	Taux de dispersion
r	Taux de recombinaison entre les locus A et M

Table 7.2 – Paramètres du modèle.

de la même façon au pool de migrants (indépendamment de la valeur sélective moyenne du dème). Enfin, N individus sont échantillonnés au hasard parmi les juvéniles dans chacun des dèmes afin de former les adultes de la génération suivante. Nous pouvons noter que le modèle est déterministe (nombre de dèmes infini) et qu'il n'y a donc pas de dérive à l'échelle de la population totale ; cependant, la dérive agit à l'intérieur de chacun des dèmes. Des équations de récurrences décrivant les changements des fréquences alléliques et des différents types d'associations génétiques peuvent être obtenues à l'aide du formalisme multilocus que nous allons maintenant décrire.

2.2 Formalisme multilocus

L'état de la métapopulation peut être caractérisé au moyen de fréquences alléliques et d'associations génétiques (Barton et Turelli, 1991; Kirkpatrick et al., 2002 et voir Roze et Rousset, 2008; Roze, 2009 pour l'extension au cas d'une population structurée).

Pour cela, nous définissons une variable indicatrice $X_{a(ij1)}$ qui est égale à 1 si l'individu j présent dans le dème i porte l'allèle a au locus A sur l'haplotype 1 (qui peut être l'haplotype hérité par la "mère" ou par le "père"), et égale à 0 sinon. Nous pouvons définir le même type de variable indicatrice pour le deuxième haplotype au locus A ($X_{a(ij2)}$), ainsi que pour les deux haplotypes au locus M ($X_{m(ij1)}$ et $X_{m(ij2)}$ qui sont égales à 1 s'ils portent l'allèle m). Il est possible d'obtenir la fréquence de l'allèle a chez l'indi-

vidu j en moyennant les variables indicatrices associées aux deux haplotypes, à savoir : $X_{a(ij)} = \frac{1}{2} (X_{a(ij1)} + X_{a(ij2)})$. La fréquence de l'allèle a au sein du dème i est donnée par $p_{a(i)} = \mathbb{E}_j [X_{a(ij)}]$ où $\mathbb{E}_j[x]$ correspond à la moyenne de x sur l'ensemble des individus j présents dans le dème i . De la même façon, la fréquence de l'allèle a à l'échelle de la métapopulation est définie comme $p_a = \mathbb{E}_i[p_{a(i)}]$, où $\mathbb{E}_i[x]$ correspond maintenant à la moyenne de x sur l'ensemble des dèmes i .

Afin d'obtenir les associations génétiques, nous définissons les variables centrées $\zeta_{a(ij1)}$ et $\zeta_{a(ij2)}$:

$$\zeta_{a(ij1)} = X_{a(ij1)} - p_a, \quad \zeta_{a(ij2)} = X_{a(ij2)} - p_a \quad (7.4)$$

L'association génétique $D_{\mathbb{U}}$ (où \mathbb{U} est un ensemble de locus, qui peut être par exemple $ma, mm, mmaa$ etc.) est définie comme la moyenne d'un produit de variables centrées : $D_{\mathbb{U}} = \mathbb{E}[\zeta_{\mathbb{U}(ij)}]$, avec $\zeta_{\mathbb{U}(ij)} = \prod_{k \in \mathbb{U}} \zeta_{k(ij)}$. Dans notre cas, comme nous considérons des individus diploïdes, il est nécessaire de suivre les associations génétiques de type $D_{\mathbb{U}, \mathbb{V}}$ (où \mathbb{V} représente également un ensemble de locus qui peut être le même, ou non) qui représentent l'association entre les allèles de l'ensemble \mathbb{U} présents sur l'un des deux haplotypes, et les allèles de l'ensemble \mathbb{V} présents sur l'autre haplotype. Par exemple, $D_{ma} = \frac{1}{2} \mathbb{E}_{i,j} [(X_{m(ij1)} - p_m)(X_{a(ij1)} - p_a) + (X_{m(ij2)} - p_m)(X_{a(ij2)} - p_a)]$, tandis que $D_{m,a} = \frac{1}{2} \mathbb{E}_{i,j} [(X_{m(ij1)} - p_m)(X_{a(ij2)} - p_a) + (X_{m(ij2)} - p_m)(X_{a(ij1)} - p_a)]$. Ces associations seront différentes de 0 dès lors qu'un des deux allèles au locus M tend à être associé à un des allèles au locus A (sur le même haplotype dans le cas de D_{ma} et sur deux haplotypes différents dans le cas de $D_{m,a}$). Du fait de la structure spatiale, nous aurons également des associations de type $D_{\mathbb{U}/\mathbb{V}} = \mathbb{E}_{i,j \neq k} [\zeta_{\mathbb{U}(ij)} \zeta_{\mathbb{V}(ik)}]$ qui mesurent l'association entre les allèles de l'ensemble \mathbb{U} et les allèles de l'ensemble \mathbb{V} présents chez deux individus distincts (j et k) présents dans *le même dème* i . On peut également définir des associations de type $D_{\mathbb{U}/\mathbb{V}}$, représentant l'association entre les gènes de l'ensemble \mathbb{U} et les gènes de l'ensemble \mathbb{V} dans deux individus tirés avec remise dans chaque dème. Avec N individus par dème, deux individus tirés avec remise dans chaque dème peuvent

2. Modèle

être le même individu avec une probabilité $1/N$ et deux individus différents avec une probabilité $(1 - 1/N)$. Dans le cas où l'on tire le même individu, nous devons distinguer le cas où on tire le même haplotype, du cas où on tire les deux haplotypes différents (ces événements sont équiprobables). Ainsi, nous pouvons récrire les associations avec remise en fonction d'associations sans remise :

$$D_{\mathbb{U}/\mathbb{V}} = \frac{D_{\mathbb{U}\mathbb{V}} + D_{\mathbb{U},\mathbb{V}}}{2N} + \left(1 - \frac{1}{N}\right) D_{\mathbb{U}/\mathbb{V}} \quad (7.5)$$

Par exemple, $D_{m/a} = (D_{ma} + D_{m,a})/(2N) + (1 - 1/N)D_{m/a}$. Dans le cas du modèle en îles infini, les associations alléliques entre deux individus présents dans deux dèmes distincts (qu'on pourrait noter $D_{\mathbb{U}/\mathbb{V}}$) sont indépendantes. Par conséquent, $D_{\mathbb{U}/\mathbb{V}} = D_{\mathbb{U}}D_{\mathbb{V}}$ (par exemple $D_{ma/ma} = (D_{ma})^2$).

Enfin, les associations présentant des indices répétés (comme D_{mmaa}) peuvent être exprimées en fonction d'associations sans indice répété en utilisant la formule de Kirkpatrick et al. (2002) :

$$D_{lA} = p_l q_l D_A + (1 - 2p_l) D_{lA} \quad (7.6)$$

Cette simplification est possible car $X_{l(ij)}^2 = X_{l(ij)}$ (puisque $X_{l(ij)}$ est égale à 0 ou 1). Ainsi, $(X_{l(ij)} - p_l)^2 = X_{l(ij)} - 2X_{l(ij)}p_l + p_l^2 = (1 - 2p_l)X_{l(ij)} + p_l^2 = (1 - 2p_l)\zeta_{l(ij)} + p_l q_l$ avec $q_l = 1 - p_l$. Finalement, il est important de remarquer qu'à partir de la définition des associations génétiques, l'association $D_{\mathbb{U},\mathbb{V}}$ est identique à l'association $D_{\mathbb{V},\mathbb{U}}$. Cette identité s'applique à l'ensemble des associations que nous venons de voir ($D_{\mathbb{U}/\mathbb{V}} = D_{\mathbb{V}/\mathbb{U}}$; $D_{\mathbb{U}/\mathbb{V}} = D_{\mathbb{V}/\mathbb{U}} \dots$).

Les méthodes décrites dans Roze et Rousset (2008) et Roze (2009) permettent d'obtenir des équations de récurrences décrivant les effets de la sélection, la recombinaison, la dispersion et de la dérive locale sur les fréquences alléliques et les associations génétiques. Des exemples de calcul dans le cadre du présent modèle sont donnés dans les Annexes S9 et S10.

2.3 Modèle de simulation

Le programme de simulation, écrit en C++, représente l'évolution du taux de sexe dans un modèle en îles fini et a pour objectif d'étudier la validité de nos approximations analytiques. Dans ce modèle, il existe n dèmes occupés par N individus diploïdes portant les locus A et M. Au cours de la simulation, la fréquence de chacun des dix génotypes est mesurée après chaque étape du cycle de vie dans chacun des dèmes. Ces fréquences génotypiques nous permettent ensuite d'obtenir les fréquences alléliques et les associations génétiques à l'échelle du dème et de la métapopulation (Annexe S11). Nous fixons initialement $p_m = 0.5$ et $p_a = 0$, autrement dit, les allèles m et M sont présents avec les mêmes fréquences mais l'allèle délétère a est initialement absent de la population. Chaque génotype est initialisé à l'équilibre de HW et la dérive génétique est représentée dans chaque dème par un tirage dans une loi multinomiale (Annexe S11). Les autres étapes du cycle de vie sont prises en compte de la même manière que dans le modèle analytique. Le nombre de générations préliminaires est fixé à 100, après quoi les fréquences alléliques et les associations génétiques sont calculées toutes les 25 générations jusqu'à atteindre un certain nombre de mesures (généralement fixé à 30 000 000). Au cours de la simulation, si p_m passe en-dessous de 0.05 ou au-dessus de 0.95, la population est ré-initialisée. Les valeurs des fréquences alléliques et des associations génétiques seront ensuite moyennées parmi toutes les mesures. Plus de détails sur le modèle de simulation peuvent être trouvés dans l'Annexe S11.

3 Résultats

Dans nos calculs, nous supposons s , $\delta\sigma$, p_a et $1/N$ d'ordre ϵ , avec ϵ qui représente une petite quantité, et $\delta\sigma \ll \sigma$ (voir Annexe S9 pour plus de détails sur l'origine et le choix des approximations).

3. Résultats

3.1 Excès d'hétérozygotie au locus sélectionné

Comme nous l'avons vu en introduction, l'écart par rapport à l'équilibre de HW à l'intérieur des dèmes est mesuré par le F_{IS} qui peut être défini en termes de probabilités d'identité par descendance :

$$F_{IS} = \frac{Q_0 - Q_1}{1 - Q_1} \quad (7.7)$$

où Q_0 et Q_1 correspondent aux probabilités d'identité par descendance entre les deux allèles d'un même individu (Q_0) et entre deux allèles tirés dans deux individus différents d'un même dème (Q_1 , Rousset, 2004; Cockerham, 1969). De la même manière, nous pouvons définir F_{IS}^R tel que :

$$F_{IS}^R = \frac{Q_0 - Q_1^R}{1 - Q_1^R} \quad (7.8)$$

où Q_1^R correspond à la probabilité d'identité par descendance entre deux gènes tirés avec remise dans un même dème. Le F_{IS}^R est donc affecté par la taille de l'échantillon contrairement au F_{IS} . Dans le modèle en îles infini, les probabilités de coalescence peuvent être reliées aux associations génétiques selon les relations :

$$Q_0 = \frac{D_{a,a}}{pq_a} \quad Q_1 = \frac{D_{a/a}}{pq_a} \quad Q_1^R = \frac{D_{a/\hat{a}}}{pq_a} \quad (7.9)$$

avec $pq_a = p_a q_a$. Ainsi, en appliquant les équations 7.7 et 7.8, nous pouvons obtenir les coefficients F_{IS} et F_{IS}^R en fonction des associations génétiques :

$$\begin{aligned} F_{IS} &= \frac{D_{a,a} - D_{a/a}}{pq_a - D_{a/a}} \\ F_{IS}^R &= \frac{D_{a,a} - D_{a/\hat{a}}}{pq_a - D_{a/\hat{a}}} \end{aligned} \quad (7.10)$$

Les dénominateurs de F_{IS} et F_{IS}^R sont positifs quelles que soient les valeurs de paramètres car les associations génétiques ($D_{a/a}, D_{a/\hat{a}}$) sont plus faibles en valeur absolue que la variance génétique au locus A ($p_a q_a$). Ce résultat peut être retrouvé à partir des équations 7.7 et 7.8 puisque les probabilités d'identité par descendance étant par

définition inférieures à 1, $1 - Q_1 \geq 0$ (de même pour $1 - Q_1^R$). Les signes de F_{IS} et F_{IS}^R dépendent dès lors du signe du numérateur, à savoir : $D_{a,a} - D_{a/a}$ pour le F_{IS} et $D_{a,a} - D_{a/\hat{a}}$ pour F_{IS}^R . Nous verrons par la suite que la quantité $D_{a,a} - D_{a/\hat{a}}$ joue un rôle important dans notre modèle car elle représente une source de sélection indirecte jouant sur le modifieur du taux de sexe. Dans le cadre de ce chapitre, nous nous concentrerons donc principalement sur la différence $D_{a,a} - D_{a/\hat{a}}$.

Dans le cas neutre ($s = 0$), nous obtenons à l'équilibre $D_{a,a} = D_{a/\hat{a}}$ et donc $F_{IS}^R = 0$ quelles que soient les valeurs de paramètres, tandis que F_{IS} est d'environ $1/(2N - 1)$, en accord avec les résultats de Balloux et al. (2003), lorsque le nombre de dèmes tend vers l'infini. D'après ce résultat, le F_{IS} ne dépend que de la taille des dèmes et reste toujours légèrement positif.

Dans le cas où s est différent de 0, nous obtenons des valeurs distinctes pour $D_{a,a}$ et $D_{a/\hat{a}}$ à l'équilibre, à partir des équations de récurrence sur ces associations :

$$D'_{a,a} = (1 - \sigma)(1 - s)D_{a,a} + \sigma(1 - 2sh)D_{a/\hat{a}} - s(1 - 2h)(pq_a)^2 \quad (7.11)$$

$$D'_{a/\hat{a}} = (1 - d)^2(1 - 2sh)D_{a/\hat{a}} + \frac{paqa}{2N} \quad (7.12)$$

avec D'_X qui représentent les associations à la génération suivante.

En considérant s, σ et d d'ordre ϵ , nous avons :

$$D_{a,a} - D_{a/\hat{a}} \approx -\frac{spq_a}{4N(d + hs)(s + \sigma)} - \frac{s(1 - 2h)(pq_a)^2}{(s + \sigma)} \quad (7.13)$$

Une expression plus précise pour $D_{a,a} - D_{a/\hat{a}}$ peut être obtenue à partir des équations de récurrence (Annexe S9). D'après cette équation, la sélection tend à générer un $D_{a,a} - D_{a/\hat{a}}$ négatif (Figure 7.2), via deux effets. Le premier effet (d'ordre $1/N \times p_a$) découle du fait que la sélection n'agit pas de la même manière sur les associations génétiques (ou les probabilités d'identités par descendance) intervenant dans F_{IS}^R (éq. 7.10). Cet effet génère un excès d'hétérozygotes quelles que soient les valeurs de s et de h (Figure 7.2). Une

3. Résultats

plus forte dérive génétique ($1/N$) va avoir tendance à renforcer cet effet, tandis que la dispersion (d) va avoir un effet inverse (Figures 7.2 et 7.3). Le deuxième effet correspond à celui décrit par Otto (2003) dans le cas d'une population panmictique et infinie (second terme de l'équation 7.13) : la sélection génère un excès d'hétérozygotes lorsque ceux-ci ont une meilleure valeur sélective que les homozygotes (c'est-à-dire lorsque $h < 1/2$ quand s est faible). Cet effet est proportionnel à $(p_a q_a)^2$, et par conséquent sera négligeable par rapport au premier dès lors que p_a est suffisamment faible (Figure 7.3). Ceci est le cas lorsque le taux de mutation μ est suffisamment faible, mais son effet devrait augmenter dès lors que μ augmente, puisque la fréquence à l'équilibre d'un allèle délétère dans une population structurée est proportionnelle à μ/s (Roze, 2015). Néanmoins l'attendu analytique ne prédit souvent qu'un effet mineur du terme en $(p_a q_a)^2$ pour $\mu = 0.0001$ (au-delà duquel le taux de mutation ne paraîtrait plus réaliste, Lynch et al., 2016), ce qui est validé par les résultats de simulations (en particulier pour N grand, Figure 7.3). Finalement, bien que la dispersion tende à diminuer le premier effet (éq. 7.13), $D_{a,a} - D_{a/a}$ reste légèrement négatif : nous prédisons ainsi un F_{IS}^R négatif quelle que soit la valeur de h .

3.2 Sélection au locus modifieur

Notre modèle n'incluant pas de coût ni de bénéfice direct associé au sexe, le changement de fréquence au locus modifieur sera uniquement induit par des effets de sélection indirecte, impliquant des associations génétiques avec le locus sélectionné. À l'aide du formalisme multilocus, le changement en une génération de la fréquence de l'allèle m est donné par :

$$\Delta p_m \approx -sh(D_{ma} + D_{m,a}) - s(1 - 2h)D_{ma,a} \quad (7.14)$$

une expression plus précise de Δp_m peut être retrouvée dans l'Annexe S9.

Δp_m dépend ainsi d'associations génétiques mesurées entre deux allèles (D_{ma} et $D_{m,a}$) et entre trois allèles ($D_{ma,a}$). Dans cette expression, D_{ma} mesure l'association entre un allèle au locus modifieur et un allèle au locus sous sélection présents sur le même

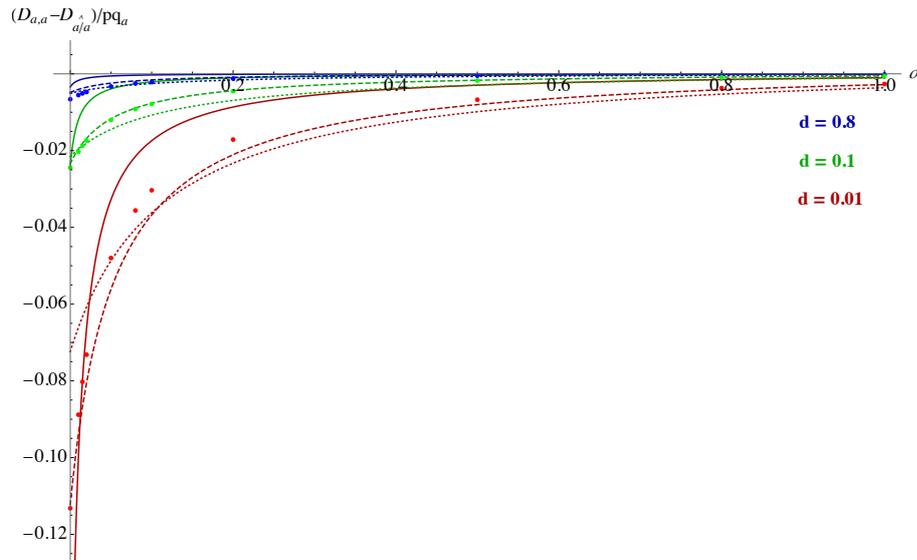


Figure 7.2 – $(D_{a,a} - D_{a/\hat{a}}) / (pq_a)$ en fonction du taux de sexe (σ) pour différentes valeurs de taux de dispersion (d) et de sélection (s). En trait plein pour $s = 0.01$, avec des tirets pour $s = 0.05$ et en pointillé pour $s = 0.1$. L'équation 27 de Roze (2015) est utilisée pour la valeur de p_a à l'équilibre (dans le cas où il n'y a qu'un locus, *i.e.* $I_3 = 0$). Les autres valeurs de paramètres sont $h = 0.25$, $N = 100$, $\mu = 10^{-5}$ et $\nu = 10^{-6}$. Les points correspondent aux résultats de simulation obtenus pour $s = 0.05$ et $\delta\sigma = 0$.

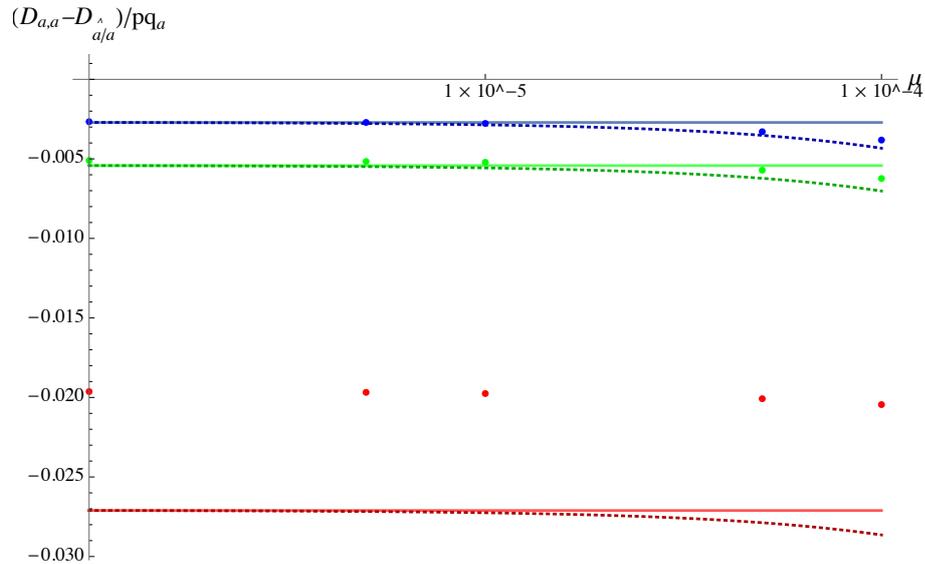


Figure 7.3 – $(D_{a,a} - D_{a/\hat{a}}) / (pq_a)$ en fonction du taux de mutation *avant* (μ) lorsque l'on prend en compte (tiret) ou non (trait plein) l'effet de la sélection sur l'excès d'hétérozygotes décrit par Otto (2003) dans le cas d'une population panmictique et infinie (deuxième terme de l'équation 7.13). Les points correspondent aux résultats de simulation et les couleurs à différentes tailles de population : 100 (rouge), 500 (vert) et 1000 (bleu). Les attendus analytiques fonctionnent mieux dans le cas où N est grand, comme supposé dans les approximations. Les valeurs de paramètres sont $d = 0.01$, $\sigma = 0.1$, $h = 0.25$, $\nu = 10^{-6}$ et $s = 0.02$. Les mêmes valeurs de paramètres sont utilisées pour le modèle de simulation et nous supposons, tout comme pour la Figure 7.2, que $\delta\sigma = 0$.

3. Résultats

haplotype d'un même individu, tandis que $D_{m,a}$ mesure la même association entre les deux haplotypes du même individu. Ces associations seront négatives si l'allèle m tend à être associé avec l'allèle A , ou de la même manière si l'allèle M tend à être associé avec l'allèle a . À l'opposé, elles seront positives si l'allèle m (ou M) tend à être associé avec l'allèle a (ou A). $D_{ma,a}$ mesure l'association génétique entre un allèle présent au locus M et les deux allèles du locus A chez le même individu. Cette association est négative si l'allèle m tend à être associé à des hétérozygotes au locus A et est positive si l'allèle m tend à être associé à des homozygotes. Les deux termes de l'équation 7.14 correspondent, respectivement, aux effets à long et à court terme.

Pour comprendre le signe que prend Δp_m selon les gammes de paramètres, nous allons maintenant étudier les signes respectifs des associations génétiques à trois allèles ($D_{ma,a}$, générant l'effet à court terme) et à deux allèles (D_{ma} et $D_{m,a}$, générant l'effet à long terme). Pour cela, nous allons nous placer dans les conditions de QLE (ou "quasi-équilibre de liaison") qui dans notre cas consiste à supposer que $\delta\sigma \ll \sigma, r$, afin de résoudre les équations de récurrence régissant les associations génétiques (Annexe S9 pour plus de détails). De plus, dans le but de simplifier les équations, nous considérerons seulement le cas où le modificateur du taux de sexe est additif ($h_M = 1/2$).

Les calculs détaillés dans l'Annexe S9 nous permettent d'obtenir l'expression suivante pour $D_{ma,a}$ au QLE :

$$D_{ma,a} \approx \frac{\delta\sigma}{(s + \sigma)} \left[-pq_m(D_{a,a} - D_{a\hat{a}}) - D_{ma,ma} + (1 - r)D_{ma\hat{m}a} + D_{ma\hat{m},a} + rD_{m,a\hat{m},a} \right] \quad (7.15)$$

avec $pq_m = p_m q_m$. Une expression pour $D_{ma,a}$ en fonction des paramètres peut être obtenue en remplaçant les valeurs des associations génétiques intervenant dans l'équation par leurs valeurs à l'équilibre (éq. S10.16, Annexe S10).

D'après l'équation 7.15, le signe de $D_{ma,a}$ dépend des associations génétiques mesurées au niveau d'un locus ($D_{a,a}$ et $D_{a\hat{a}}$) et celles mesurées entre deux locus ($D_{ma,ma}$, $D_{ma\hat{m}a}$, $D_{ma\hat{m},a}$ et $D_{m,a\hat{m},a}$). Un résultat analogue est obtenu par Roze et Michod

(2010) dans le cas d'une unique population de taille finie (éq. B2 de Roze et Michod, 2010). Les associations mesurées au niveau d'un locus interviennent de la même façon que dans le F_{IS}^R (cf. "Excès d'hétérozygotie au locus sélectionné"). Or comme nous l'avons vu précédemment, nous prédisons généralement un excès d'hétérozygotes à l'intérieur de chaque dème ($F_{IS}^R < 0$), puisque $D_{a,a} - D_{a\hat{a}} < 0$. Dans cette situation, les individus portant l'allèle m vont recréer des homozygotes au locus A par l'effet de la ségrégation. Tandis que les individus portant l'allèle M , faisant moins de sexe que les individus portant l'allèle m , auront tendance à rester associés à des hétérozygotes au locus A. Cet effet (m avec homozygotes au locus A ; M avec hétérozygotes au locus A) génère donc un $D_{ma,a} > 0$. L'équation 7.15 montre que $D_{ma,a}$ est également généré par des associations à deux locus, qui sont à leur tour générées par la structure spatiale. En effet, la structure spatiale génère une corrélation d'homozygotie entre les locus, représentée par l'association $D_{ma,ma}$: on peut montrer que cette association est égale à $\phi_{ma} p_m q_m p_a q_a$, où ϕ_{ma} est la probabilité d'identité par descendance conjointe des deux gènes du locus M et des deux gènes du locus A d'un même individu. Les individus homozygotes mm auront donc tendance à être également homozygotes (aa ou AA) au locus sélectionné (de même, les homozygotes MM au premier locus auront tendance à être aa ou AA au deuxième locus). Cependant, le fait que les individus mm se reproduisent davantage par reproduction sexuée que les individus MM aura tendance à générer un excès relatif d'hétérozygotes Aa au sein des individus portant l'allèle m (par les événements de reproduction sexuée entre individus $mmaa$ et $mmAA$) : ceci correspond au terme en $-\delta\sigma D_{ma,ma}$ de l'équation 7.15, générant un $D_{ma,a}$ négatif (c'est à dire une association entre l'allèle m et l'hétérozygotie au locus A).

Par ailleurs, la structure spatiale génère également une variance du déséquilibre de liaison à l'intérieur des dèmes (du fait de la dérive intradème). Dans le cas neutre, le déséquilibre de liaison moyen est nul, et cette variance du déséquilibre de liaison

3. Résultats

intradème s'écrit :

$$\frac{1}{4}E_{i,j,k} \left[\left[(X_{m(ij1)} - p_{m(i)}) (X_{a(ij1)} - p_{a(i)}) + (X_{m(ij2)} - p_{m(i)}) (X_{a(ij2)} - p_{a(i)}) \right] \right. \\ \left. \times \left[(X_{m(ik1)} - p_{m(i)}) (X_{a(ik1)} - p_{a(i)}) + (X_{m(ik2)} - p_{m(i)}) (X_{a(ik2)} - p_{a(i)}) \right] \right] \quad (7.16)$$

la moyenne étant prise sur tous les dèmes i et toutes les paires possibles d'individus j et k de chaque dème, incluant $j = k$. En développant, on peut montrer que cette expression est équivalente à $D_{ma/\widehat{ma}} - 2D_{ma/\widehat{m/a}} + D_{m/\widehat{m/a/a}}$. Cependant, $D_{ma/\widehat{m/a}}$ et $D_{m/\widehat{m/a/a}}$ sont négligeables au premier ordre en $1/N$, et la variance du déséquilibre de liaison intradème est donc à peu près égale à $D_{ma/\widehat{ma}}$. Cette variance du déséquilibre de liaison signifie que les gamètes portant l'allèle m pourront avoir tendance à porter l'allèle a dans certains dèmes (où le déséquilibre de liaison est positif) et l'allèle A dans d'autres dèmes (où le déséquilibre de liaison est négatif). Dans les deux cas, deux gamètes m fusionnant dans un dème lors d'un événement de reproduction sexuée auront tendance à porter le même allèle au locus A. De la même façon, deux gamètes M tirés dans un même dème auront également tendance à porter le même allèle au locus A, mais le fait que les individus portant l'allèle m investissent plus dans la reproduction sexuée et produisent donc davantage de gamètes aura tendance à générer une association entre l'allèle m et l'homozygotie au locus A (par la fusion entre gamètes m portant le même allèle au locus A). Cet effet est représenté par le terme de la deuxième ligne de l'équation 7.15, générant un $D_{ma,a}$ positif (l'équation 7.15 montre que cet effet ne dépend pas uniquement de l'association $D_{ma/\widehat{ma}}$ mais également de $D_{ma/\widehat{m,a}}$ et $D_{m,a/\widehat{m,a}}$, du fait que ces associations soient mesurées chez les parents et que les deux gènes présents dans un gamète étaient portés par des chromosomes différents du parent s'il y a eu recombinaison). Par ailleurs, on peut montrer que cet effet de la variance du déséquilibre de liaison est toujours plus important en valeur absolue que l'effet du $D_{ma,ma}$ décrit au paragraphe précédent : par conséquent, l'effet de l'ensemble des associations à deux locus apparaissant dans l'équation 7.15 est de générer une association entre l'allèle m et l'homozygotie au locus A ($D_{ma,a}$ positif). On peut noter que cet effet joue même en

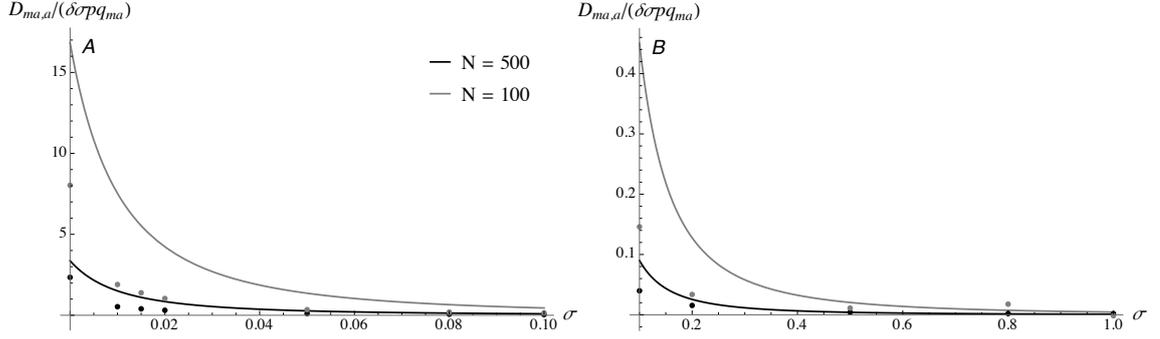


Figure 7.4 – Comparaison des résultats de simulations et des attendus analytiques (éq. 7.15) pour les valeurs de $D_{ma,a}$ pour $N = 100$ (gris) et $N = 500$ (noir). Les lignes correspondent aux prédictions analytiques et les points aux résultats du modèle de simulation. Les valeurs de paramètres sont $r = 0.1$, $s = 0.02$, $h = 0.25$, $d = 0.01$ et $h_m = 1/2$. Pour le modèle de simulation, nous avons fixé les mêmes valeurs de paramètres et $\delta\sigma = 0.01$. **A.** Résultats obtenus lorsque le taux de sexe (σ) varie de 0 à 0.1 et **B.** lorsqu’il varie de 0.1 à 1.

absence de sélection au locus A ($s = 0$).

De manière générale, les associations génétiques à deux locus ont une contribution quasiment identique à celle générée par les associations à un locus. D’après ces résultats, nous prédisons que $D_{ma,a}$ est positif (Figure 7.4), ce qui montre d’après l’équation 7.14 que l’effet à court terme défavorise toujours le sexe dans le cas de mutations partiellement récessives ($h < 0.5$). Les attendus analytiques se rapprochent des résultats de simulations plus N et σ sont grands (Figure 7.4), ce qui est en accord avec les hypothèses prises en compte dans le modèle analytique ($1/N$ d’ordre ϵ et $\delta\sigma \ll \sigma$, Annexe S9).

De la même manière, nous obtenons les expressions suivantes pour D_{ma} et $D_{m,a}$:

$$D_{ma} \approx \frac{1}{(r\sigma + sh)} \left[r\sigma D_{m,a} - s(1-h)D_{ma,a} \right] \quad (7.17)$$

$$D_{m,a} \approx \frac{\delta\sigma}{(\sigma + sh)} \left[-D_{ma,m} + D_{ma}\hat{m} + D_{m,a}\hat{m} \right] - \frac{s(1-h)}{(\sigma + sh)} D_{ma,a} \quad (7.18)$$

D’après les équations 7.17 et 7.18, nous prédisons que $D_{ma} + D_{m,a} < 0$ (éq. 7.14).

3. Résultats

Ce résultat est généré par deux effets : le premier provient de $D_{ma,a}$ et le deuxième des associations de type $D_{ma,m}$, $D_{ma/\hat{m}}$ et $D_{m,a/\hat{m}}$ (éq. 7.18). Comme nous l'avons vu plus haut, nous avons une association positive entre l'allèle m et les homozygotes au locus A (*i.e.* $D_{ma,a} > 0$) ce qui génère $D_{ma} < 0$ et $D_{m,a} < 0$ (éqs. 7.17, 7.18). En effet, l'augmentation de la variance de la valeur sélective (par une augmentation de l'homozygotie) générée par l'allèle m va permettre une meilleure purge des mutations délétères et, ainsi, l'allèle m aura tendance à être associé à l'allèle bénéfique au locus A : D_{ma} et $D_{m,a}$ auront donc des signes opposés à celui de $D_{ma,a}$. Cet effet est amplifié lorsque r et σ diminuent, puisqu'autrement la reproduction sexuée (via la recombinaison et la ségrégation) va venir casser l'association créée entre l'allèle m et l'allèle A. Le deuxième effet implique les associations $D_{ma,m}$, $D_{ma/\hat{m}}$ et $D_{m,a/\hat{m}}$ qui sont négatives quelles que soient les valeurs de paramètres, $D_{ma,m}$ étant la plus importante en valeur absolue. Comme le montre l'Annexe S10, ces trois associations sont à leur tour générées par l'effet de la sélection au locus A et par la structure de population. En particulier, le déséquilibre d'identité (corrélation d'homozygotie entre locus) et l'effet de la sélection génèrent un $D_{ma,m}$ négatif, c'est-à-dire que l'allèle délétère a tend à être plus fréquent parmi les hétérozygotes au locus M que parmi les homozygotes. Ceci vient du fait que les homozygotes au locus M ont tendance à être également homozygotes au locus A, conduisant à une meilleure purge de l'allèle délétère dans la sous-population homozygote au locus M que dans la sous-population hétérozygote. L'équation 7.18 montre que ce $D_{ma,m}$ négatif couplé à l'effet du modifieur tend à générer un $D_{m,a}$ positif, c'est-à-dire une association positive entre l'allèle m et l'allèle a sur les deux haplotypes différents d'un même individu. En effet, nous venons de voir que l'allèle a est plus fréquent dans les individus Mm , et moins fréquent dans les individus mm et MM . Or, les individus Mm ont davantage d'échanges sexuels avec les individus mm qu'avec les MM (puisque l'allèle m augmente le taux de sexe). Ceci va donc avoir tendance à générer une association positive entre m et a .

Les associations $D_{ma/\hat{m}}$ et $D_{m,a/\hat{m}}$ sont générées par la variance entre dèmes (due à la dérive intradème) de D_{ma} et $D_{m,a}$. En effet, nous avons vu plus haut que la dérive

gène une variance du déséquilibre de liaison : dans certains dèmes m sera (par hasard) associé à a ($D_{ma} > 0$), dans d'autres à A ($D_{ma} < 0$). Lorsque m est associé à a , il tend à diminuer en fréquence (puisque a est délétère), tandis que lorsque m est associé à A , il tend à augmenter en fréquence : ceci génère une corrélation négative entre la valeur de D_{ma} dans le dème et la fréquence de m dans ce même dème. On peut montrer que l'association $D_{ma/\hat{m}}$ (négative à l'équilibre) représente cette corrélation négative. L'équation 7.18 montre que le $D_{ma/\hat{m}}$ négatif couplé à l'effet du modifieur tend à générer un $D_{m,a}$ négatif. En effet, lorsque m est associé à a , il tend à être plus rare dans le dème. Comme m est plus rare, après reproduction sexuée un allèle m aura plus de chances de se retrouver associé à M (qui tend à être plus fréquent), et donc à A (puisque M est associé à A). Dans le cas contraire (m associé à A), après reproduction sexuée un allèle m aura plus de chances d'être associé à un autre allèle m (puisque m tend à être plus fréquent), et donc encore une fois à A . Faire du sexe est donc bénéfique en moyenne puisque cela tend à augmenter son association avec le meilleur allèle A , et l'allèle m (qui augmente le taux de sexe) profite davantage de cet effet. Ce même mécanisme stochastique d'avantage du sexe a été décrit par Roze (2014) dans le cas d'une population haploïde de taille finie. Cependant, l'analyse de notre modèle diploïde montre que l'effet du $D_{ma,m}$ (générant un $D_{m,a}$ positif) est généralement plus fort que l'effet de $D_{ma/\hat{m}}$ et $D_{m,a/\hat{m}}$ (générant un $D_{m,a}$ négatif) : par conséquent, l'effet global de $D_{ma,m}$, $D_{ma/\hat{m}}$ et $D_{m,a/\hat{m}}$ est dans la plupart des cas de produire un $D_{m,a}$ positif (qui tend à défavoriser le sexe, Figure 7.5A). Cet effet est contre-balancé par celui du $D_{ma,a}$ qui (comme le montrent les équations 7.17 et 7.18) génère des associations D_{ma} et $D_{m,a}$ négatives. Ce dernier effet étant généralement plus fort, $D_{ma} + D_{m,a}$ sera le plus souvent négatif (sauf pour des fortes valeurs de s), et l'effet à long terme favorisera donc le sexe.

D'après les résultats présentés ci-dessus, les effets à court et long terme intervenant dans le changement de fréquence au locus M (éq. 7.14) ont des signes opposés. $D_{ma,a}$ a tendance à être positif (l'effet à court terme défavorise le sexe), tandis que $D_{m,a} + D_{ma}$ a tendance à être négatif (l'effet à long terme favorise le sexe) : le signe de Δp_m dépend alors de leur importance relative. Dans le cas où $s \ll \sigma$, il est possible de montrer

3. Résultats

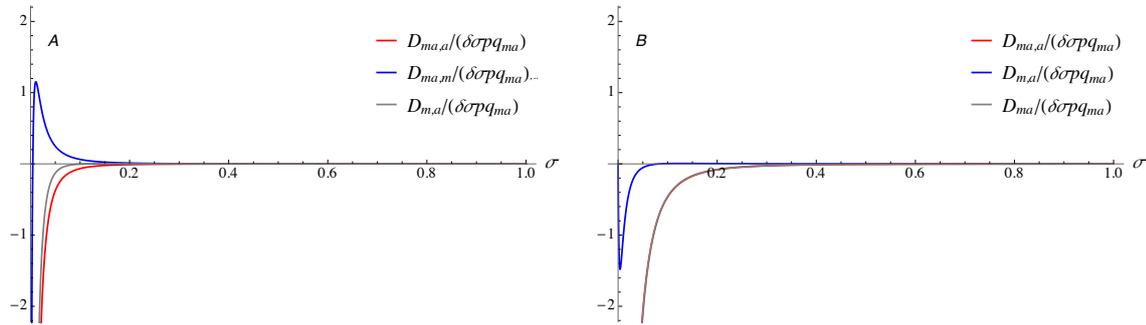


Figure 7.5 – A. Contributions de $D_{ma,a}$ (rouge) et des associations $D_{ma,m}$, $D_{ma,\hat{m}}$ et $D_{m,a/\hat{m}}$ (bleu) sur $D_{m,a}$ (gris) **B.** Contributions de $D_{ma,a}$ (rouge) et $D_{m,a}$ (bleu) sur D_{ma} (gris). De même que pour la Figure 7.4, toutes les associations sont divisées par $\delta\sigma pq_{ma}$. Les courbes correspondent aux prédictions analytiques, les points aux résultats de simulations. Les valeurs de paramètres pour le modèle analytique et de simulation sont identiques à celles utilisées pour la Figure 7.4.

que les associations correspondant à l'effet à long terme ont des valeurs plus faibles en valeur absolue que l'effet à court terme et peuvent ainsi être négligées. Dans ce cas, on prédit que le sexe est globalement défavorisé lorsque $h < 1/2$ et favorisé sinon (Figure 7.6A). Quand σ diminue, l'importance relative du terme $D_{m,a} + D_{ma}$ (correspondant au bénéfice à long terme) augmente : le sexe est favorisé pour une plus grande gamme de valeurs de h . D'après ces résultats, on prédit globalement un faible taux de sexe à l'ESS lorsque h est proche de 0, et un taux de sexe de 1 lorsque $h > 1/2$ (Figure 7.6B). Pour $h < 1/2$, le taux de sexe à l'ESS sera d'autant plus important que h se rapproche de $1/2$, que s augmente et que r diminue puisque ces conditions augmentent l'importance relative de l'effet à long terme. Il est intéressant de faire le parallèle entre le signe de Δp_m et sh , correspondant à la force de la sélection agissant contre l'allèle délétère : à mesure que le produit sh augmente, l'effet à court terme devient négligeable par rapport à l'effet à long terme (en particulier D_{ma}). En effet, pour un s donné, plus la valeur de h augmente, plus la valeur de σ pour laquelle $\Delta p_m = 0$ (c'est-à-dire lorsqu'on se place sur la courbe) augmente, de même quand on augmente s pour un h donné (Figure 7.6A). Lorsqu'on extrapole notre modèle à un génome entier, le taux de recombinaison moyen

entre les locus sera important et peut être considéré comme étant proche de 0.5 (“Haldane mapping function”, Haldane, 1919). L’augmentation du taux de recombinaison diminue légèrement les gammes de valeurs pour lesquelles le taux de sexe est favorisé (Figures 7.6C, 7.6D), puisque là-encore, une augmentation de r diminue l’importance relative des effets à long terme.

Quant à l’effet de la structure de population sur le bénéfice du sexe, il peut être étudié en regardant l’effet du taux de dispersion d sur le taux de sexe à l’équilibre. Précédemment, nous avons vu que d tend à diminuer $D_{a,a} - D_{a/a}$ puisque la dispersion va avoir tendance à diminuer la probabilité de coalescence entre les gènes homologues, du fait qu’elle mélange les individus provenant de dèmes distincts (Figure 7.2). De manière plus générale, la dispersion a tendance à diminuer toutes les associations génétiques intervenant dans les équations à l’équilibre associées à $D_{ma,a}$, D_{ma} et $D_{m,a}$, réduisant donc l’importance des effets à court et long terme. Du fait que la dispersion diminue l’ensemble des associations génétiques, son effet reste négligeable par rapport à l’effet du taux de sexe initial ou de la force de la sélection agissant contre l’allèle délétère (sh , Figure 7.7). Ainsi, le taux de dispersion ne change pas de manière notable le taux de sexe à l’ESS.

3. Résultats

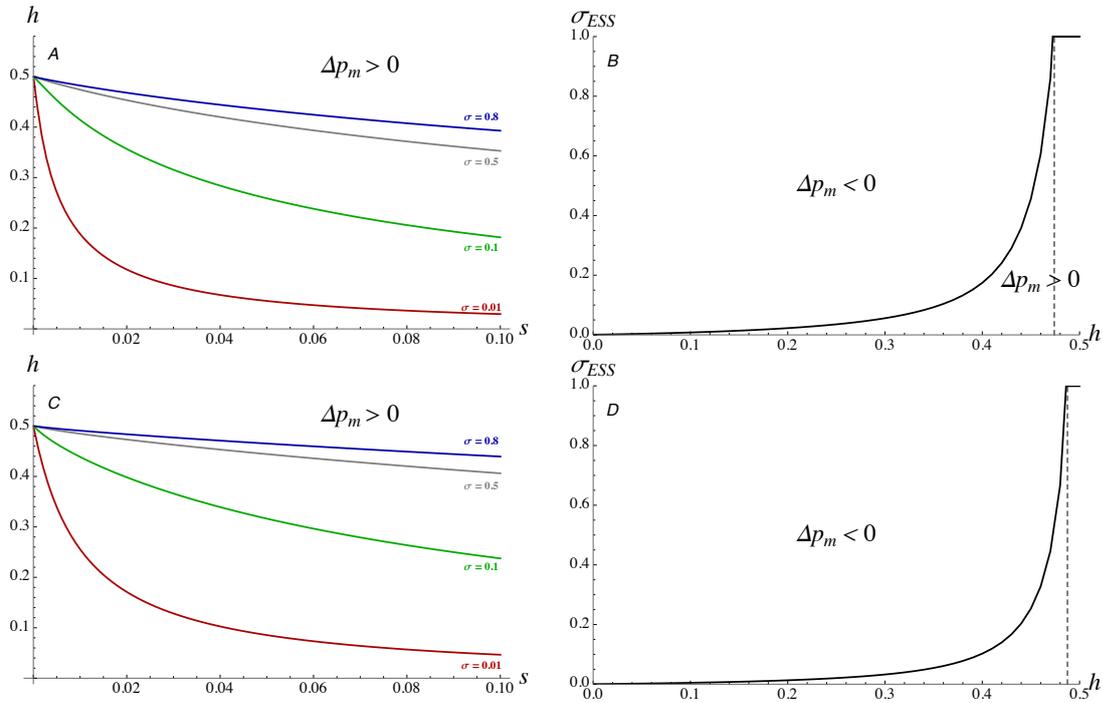


Figure 7.6 – A. Gammes de valeurs de s (en abscisse) et de h (en ordonnée) pour lesquelles le changement de fréquence d'un modifieur du taux de sexe est différent de 0. $\Delta p_m > 0$ au dessus de chaque courbe, correspondant à différentes valeurs du taux de sexe initial (σ). Plus σ augmente, plus la gamme de valeurs de s et h pour lesquelles $\Delta p_m > 0$ diminue. **B.** Taux de sexe à l'équilibre (σ_{ESS}) en fonction du coefficient de dominance h de l'allèle délétère. Lorsque $h > 1/2$, $\sigma_{ESS} = 1$. Les figures **C.** et **D.** représentent les résultats obtenus lorsque $r = 0.5$, permettant de visualiser ce qu'on obtiendrait lorsqu'on extrapole le modèle à un génome entier. Les valeurs des autres paramètres (qui ne varient pas dans la figure) sont : $r = 0.1$, $h = 0.25$, $d = 0.01$, $N = 100$ et $h_m = 1/2$ pour les figures A et B. Dans la figure B, s est fixé à 0.02. Pour les figures C et D, les paramètres ont les mêmes valeurs à l'exception de $r = 0.5$.

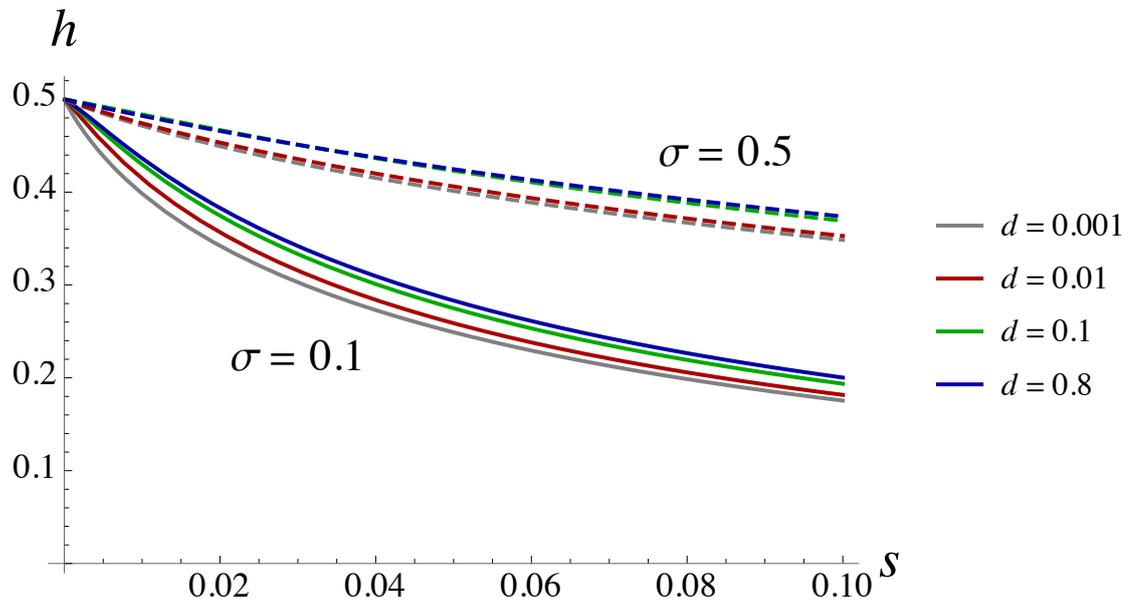


Figure 7.7 – Effet du taux de dispersion sur la valeur du changement de fréquence d'un modifieur du taux de sexe selon le taux de sexe initial ($\Delta p_m > 0$ au dessus de chaque courbe). En trait plein pour $\sigma = 0.1$ et en pointillé pour $\sigma = 0.5$. Les valeurs des autres paramètres sont : $r = 0.1$, $N = 100$ et $h_m = 1/2$.

4 Discussion

L'environnement marginal, généralement synonyme de limite d'aire de distribution, est associé à de nombreuses caractéristiques (environnement peu stable, fortes pressions abiotiques, peu de ressources etc., Tilquin et Kokko, 2016) induisant de fortes contraintes pour les populations qui s'y trouvent. Par ailleurs, la densité de population est généralement plus faible qu'en centre d'aire de distribution (Kawecki, 2008), pouvant conduire à la fixation de mutations délétères par dérive. Dans ce cadre, Haag et Roze (2007) ont comparé le fardeau de mutation à l'équilibre entre populations sexuées et asexuées, avec et sans structure de population. Leurs résultats montrent que dans un modèle avec structure de population, le fardeau de mutation est généralement plus important chez les asexués que chez les sexués. Cependant, ce résultat s'inverse dans les régimes où la sélection devient inefficace par rapport à la dérive : en particulier, dans le cas de populations de très petite taille et dans le cas de populations subdivisées avec une forte proportion de dèmes qui s'éteignent à chaque génération (taux d'extinction de 0.8 à 1, Figure 8 de Haag et Roze (2007)). Néanmoins, les arguments fondés sur le fardeau génétique ne sont généralement pas suffisants pour prédire comment un gène modifiant le taux de reproduction évolue dans ces situations (Barton, 1995*a*; Otto, 2003).

Les modèles avec modifieur du taux de sexe permettent d'explorer dans quelles conditions un système de reproduction sera favorisé (ou non), en suivant la fréquence d'un allèle qui modifie la proportion des descendants produits par ce système de reproduction. Dans les modèles avec individus diploïdes, l'effet de la reproduction sexuée sera de casser les associations génétiques mises en place au niveau d'un locus ou entre locus (par la ségrégation et la recombinaison), tandis que les asexués reproduiront le génotype parental de manière quasi-identique. Cette différence fondamentale entre les deux systèmes de reproduction génère un effet à court terme, lié à la différence de valeur sélective moyenne parmi les descendants issus des deux systèmes de reproduction, et un effet à long terme, lié au fardeau de mutation associé à chaque système de reproduction. Les précédents modèles, développés dans le but d'étudier le bénéfice de la reproduction sexuée parmi des

individus diploïdes, ont considérés une unique population (Otto, 2003; Roze et Michod, 2010). Lorsque la population est de taille infinie, le sexe est favorisé seulement lorsque $F < 0$, c'est-à-dire lorsque ι (représentant l'écart par rapport à un mode de sélection multiplicatif) est négatif (Otto, 2003). Cependant, lorsque le signe de ι devient trop négatif, le sexe est désavantagé par son effet à court terme : ainsi, le sexe est favorisé dans des gammes de paramètres restreintes. La prise en compte d'une taille finie permet d'assouplir ces conditions (Roze et Michod, 2010), du fait que la dérive génétique génère un excès d'hétérozygotes dont l'effet est plus important que celui décrit par Otto (2003). Ce chapitre se place en continuité de ces précédents modèles, en considérant l'évolution de la fréquence d'un allèle modifieur qui augmente (d'une petite quantité) la proportion de descendants produits de manière sexuée dans un modèle en île infini.

En premier lieu, nous nous sommes intéressés à l'excès d'hétérozygotes via le coefficient F_{IS}^R , qui diffère légèrement du F_{IS} du fait qu'il dépend de la probabilité de coalescence entre deux allèles pris chez deux individus tirés avec remise plutôt que sans remise (ce qui est le cas du F_{IS}). Nous pouvons néanmoins comparer les résultats obtenus pour le F_{IS}^R avec ceux attendus d'après la littérature. Dans le cas d'une unique population de taille finie, la dérive tend à générer un excès d'hétérozygotes qui sera d'autant plus élevé que la fréquence des événements de reproduction sexuée est faible (Roze et Michod, 2010; Hartfield et Glémin, 2016). Lorsque la population est subdivisée, la dispersion qui a lieu entre dèmes a tendance à contrebalancer l'effet de la dérive (Figure 7.2) et l'annule totalement dans le cas neutre et lorsque le nombre de dèmes est infini (car $D_{a,a} = D_{a/a}$, éq. 7.10). Ce dernier résultat peut être mis en parallèle avec les résultats obtenus par Balloux et al. (2003) dans le cas neutre avec structure de population : un excès d'hétérozygotes est observé seulement lorsque le nombre de dèmes est fini et que le taux de sexe tend vers 0. Nos résultats montrent néanmoins que même lorsque le nombre de dèmes est infini, un excès d'hétérozygotes intradème est obtenu en présence de sélection. Ainsi, l'excès d'hétérozygotie qui joue un rôle important dans le bénéfice du sexe, dépend d'une relation enchevêtrée entre la sélection, la dérive génétique, la dispersion et le nombre de dèmes.

4. Discussion

Dans le cas des mutations faiblement délétères (s faible), nous prédisons un taux de sexe intermédiaire voire faible lorsque $h < 1/2$, et un taux de sexe de 1 lorsque $h > 1/2$. Ce résultat est similaire à celui obtenu par Roze et Michod (2010), dans le cas où la conversion génique est nulle, bien que la structure de population semble légèrement diminuer le taux de sexe évolutivement stable (σ_{ESS}) pour une valeur de h donnée (pour $h = 0.4$, $\sigma_{ESS} \approx 0.16$ dans notre cas, tandis que $\sigma_{ESS} \approx 0.2$ dans le cas d'une unique population de taille finie, Figure 3 de Roze et Michod (2010)). Cette légère différence peut provenir de l'excès d'hétérozygotie observé au sein d'une population donnée (ou dème) qui est plus important dans le cas d'une unique population de taille finie qu'en présence de structure de population. En effet, en présence de structure de population, l'excès d'hétérozygotie provient principalement de la sélection qui agit de manière distincte sur les associations génétiques $D_{a,a}$ et $D_{a/\hat{a}}$, tandis que l'effet décrit par Otto (2003) reste négligeable et l'effet de la dérive génétique (décrit par Roze et Michod (2010)) est contrebalancé par la dispersion qui fait tendre F_{IS}^R vers 0 en absence de sélection (et donc $D_{a,a} - D_{a/\hat{a}}$, éq. 7.10). Néanmoins, il est difficile de prédire l'effet exact de $D_{a,a} - D_{a/\hat{a}}$ sur le taux de sexe, puisqu'il agit sur l'effet à court et long terme (ce dernier via $D_{ma,a}$, éqs. 7.15 et 7.18). Une autre différence observée par rapport aux résultats de Roze et Michod (2010) est l'effet de l'association $D_{ma,m}$ sur $D_{m,a}$: dans notre cas, l'allèle délétère a a tendance à être associé aux hétérozygotes au locus M ($D_{ma,m} < 0$), ce qui contribue à générer une association positive entre l'allèle m et l'allèle a ($D_{m,a} > 0$) et à défavoriser le sexe à long terme. Au contraire, dans un modèle à une seule population, l'allèle a a tendance à être présent dans des individus homozygotes au locus M ($D_{ma,m} > 0$), générant une association négative entre allèles m et a ($D_{m,a} < 0$) qui favorise le sexe. Malgré ces différences, l'effet de la structure de population ne semble que légèrement modifier les résultats obtenus dans le cas d'une unique population de taille finie. En effet, l'effet du taux de migration n'a qu'un effet mineur sur les gammes de paramètres dans lesquelles le sexe est favorisé (Figure 7.7). Globalement, pour des valeurs de h réalistes ($h = 0.15 - 0.35$, Manna et al., 2011), nous prédisons à l'ESS un taux de sexe nul voire très faible.

Cette partie n'étant pas encore achevée, plusieurs résultats qui en émergent restent à être approfondis. Il est d'abord nécessaire de comprendre d'où provient la différence entre les résultats de simulations et les attendus analytiques, comme nous l'avons observé sur l'effet de la mutation (Figure 7.3), ainsi que sur les valeurs des associations génétiques (Figure 7.4). En particulier, il serait intéressant d'étudier l'effet des différents paramètres (notamment N et σ , comme discuté pour les Figures 7.3 et 7.4) sur la précision des approximations analytiques. De nombreuses perspectives pourraient ensuite découler de ce modèle. Tout d'abord, les organismes vivants sont constitués d'un génome portant plusieurs dizaines de milliers de locus, or notre modèle ne considère qu'un locus sous sélection. Un moyen de se rapprocher de modèles plus réalistes est d'extrapoler le résultat du modèle à deux locus à un ou plusieurs chromosomes, qui peut être effectué en intégrant le résultat de notre modèle le long d'un génome. Les résultats préliminaires indiquent que le σ_{ESS} ainsi obtenu est souvent assez proche de ce qu'on obtient en supposant une recombinaison libre entre locus. En effet, les gammes de valeurs de h et s dans lesquelles le sexe est favorisé lorsque $r = 0.5$ ne changent que légèrement par rapport au cas où $r = 0.1$ (Figure 7.6). Il semble toutefois nécessaire de vérifier ces attendus à l'aide de simulations multilocus (qui peuvent être inspirés des modèles de Roze (2009) et Roze et Michod (2010)) afin de valider ou non ces prédictions. L'extrapolation à un plus grand nombre de locus posera inévitablement la question de l'interférence entre locus, un effet considéré comme majeur sur le bénéfice de la reproduction sexuée (Hill et Robertson, 1966; Felsenstein, 1974). La prise en compte de l'interférence entre locus pourrait permettre d'augmenter le taux de sexe à l'équilibre même dans le cas des mutations faiblement délétères, puisqu'il est attendu que l'efficacité de la sélection chez les asexués soit grandement réduite par les interactions entre locus (Keightley et Otto, 2006). Dans ce cadre, il serait intéressant d'étudier son importance relativement à l'effet lié à la ségrégation au niveau d'un locus que nous avons vu dans ce modèle. Une autre perspective serait de prendre en compte l'extinction des dèmes tel qu'effectué par Haag et Roze (2007). L'extinction de dèmes pourrait augmenter l'importance de l'effet à long terme du moment que le taux d'extinction n'est pas trop grand (Haag et Roze, 2007),

4. Discussion

néanmoins il peut également augmenter l'effet à court terme, due à la recolonisation des dèmes par un nombre restreint d'individus (en particulier lorsqu'eux-même proviennent d'un nombre limité de dèmes). Néanmoins, nous avons vu dans ce chapitre que l'approche analytique que nous avons emprunté implique de supposer N grand (Annexe S9). Ainsi, il ne semble pas évident d'obtenir des prédictions analytiques simples dans une situation où les dèmes sont de petite taille. Finalement, dans le cadre de ce modèle, nous avons fait l'hypothèse que l'effet du modifieur est faible ($\delta\sigma \ll \sigma$). Nous pourrions prendre en compte un effet plus important du modifieur (comme effectué dans la partie précédente avec l'apparition de mutants asexués) qui pourrait augmenter l'effet à long terme, et donc les gammes de paramètres qui favorisent le sexe. Enfin, nous avons considéré ici un modèle statique dans lequel le nombre et la taille des dèmes sont constants. L'étude des situations plus dynamiques, comme le cas d'une population en expansion, pourrait nous amener à des résultats distincts quant au bénéfice de la reproduction sexuée.

Cinquième partie

Discussion Générale

Comme nous l'avons vu à travers ce manuscrit, différentes approches ont été empruntées au cours de cette thèse dans le but de prédire la pérennité et la résilience des populations isolées et marginales face à un changement environnemental. Pour cela, une approche empirique a été appliquée sur l'espèce d'algue brune *Laminaria digitata*, afin d'identifier les facteurs historiques ainsi que les facteurs liés à la connectivité pour comprendre et prédire le potentiel adaptatif des populations. L'approche théorique a été menée dans le but de comprendre l'émergence de la parthénogenèse géographique, selon deux hypothèses qui reposent sur différentes caractéristiques liées aux populations marginales. Dans le cadre de cette conclusion, nous allons brièvement revenir sur les conclusions majeures des chapitres afin de faire le lien entre ces différentes approches.

Étude sur la diversité et la différenciation génétique : identification des populations isolées et marginales

Dans le premier chapitre nous avons tenté d'identifier les refuges glaciaires de *L. digitata* (durant la dernière période glaciaire, ou "Last Glacial Maximum", il y a 60 000 ans) par l'étude de la différenciation génétique et de la distribution de la diversité génétique à travers des populations échantillonnées sur l'ensemble de son aire de distribution actuelle. Cette étude nous a permis d'identifier deux refuges glaciaires, déduits du fait que les populations s'y trouvant sont associées à une forte et unique diversité génétique, comme attendu selon Hampe et Petit (2005). Cette forte diversité génétique peut être à l'origine d'un fort potentiel adaptatif, expliquant les résultats obtenus à partir des expériences en jardin commun, démontrant une adaptation de la population de Quiberon (Sud Bretagne) face à des hausses de températures (Chapitre 2, correspondant à Liesner et al., 2020). D'après les études sur la structure génétique, les populations du Nord du Royaume-Uni apparaissent plus proches génétiquement des populations du Nord de l'Europe, suggérant que les populations du Nord du Royaume-Uni seraient responsables de la colonisation des habitats situés plus au Nord, inhabités durant la dernière période glaciaire car fortement glacés (Assis et al., 2018). Cette hypothèse est confortée par

l'étude effectuée dans le chapitre 2 (Liesner et al., 2020), montrant effectivement une structure hiérarchique avec deux clades distincts entre le Nord et le Sud de l'Europe.

Bien que la mise en place d'un patron d'adaptation locale repose sur la présence d'une variabilité génétique pré-existante, elle dépend également de l'importance des flux de gènes reliant les populations soumises à différentes conditions environnementales : comme nous l'avons vu dans l'introduction, l'adaptation locale dépend d'un équilibre entre sélection et dispersion. Ainsi, dans le travail de Liesner et al. (2020), nous avons suggéré que la légère divergence phénotypique observée parmi les populations étudiées à l'échelle de l'Europe aurait pu être facilitée par la séparation phylogéographique, ainsi que par la faible connectivité entre les clades Nord et Sud.

Le lien entre adaptation et connectivité peut également être retrouvé à l'échelle de la Bretagne : l'amplitude et la moyenne thermique varie grandement le long des côtes bretonnes, avec des températures pouvant excéder 21°C en limite d'aire Sud, contrairement à l'Ouest et au Nord de la Bretagne où les températures n'excèdent jamais 18°C (Figure 1C de Liesner et al., 2020 et voir Figure 1B de Gallon et al., 2014). Ainsi, une dispersion des populations de l'Ouest ou du Nord de la Bretagne vers les populations situées plus au Sud pourrait contraindre l'adaptation de ces dernières à une hausse de température. Néanmoins, les résultats issus des simulations sur la connectivité et de détection des migrants de première génération suggèrent que la dispersion va plutôt du Sud vers le Nord (Chapitre 3), ce que l'on peut comprendre à partir des principaux courants océanographiques discutés dans Ayata et al. (2010). Les simulations nous ont également permis de valider le fait que les plus grandes probabilités de connectivité se trouvent entre les populations formant un cluster génétique. Cette observation s'applique en particulier aux populations situées en limite d'aire Sud (Quiberon, Houat, Hoedic, Belle-île), faisant face à des hausses de température de la même ampleur (Chapitre 3). La dispersion entre populations sujettes aux mêmes conditions environnementales permettrait d'augmenter la diversité génétique locale tout en conservant les génotypes adaptés aux conditions extrêmes, favorisant ainsi la résilience des populations de *L. digitata* au Sud de l'aire de distribution (comme discuté dans Bridle et al., 2009; Sexton et al., 2011).

La distance géographique correspond au facteur environnemental expliquant au mieux la différenciation génétique chez *L. digitata* à une large échelle géographique (Chapitre 3). Ce résultat correspond aux attendus de l'isolement par la distance, démontré à plusieurs reprises chez cette espèce (Billot et al., 2003; Valero et al., 2011; Robuchon et al., 2014*b*; Neiva et al., 2020), comme chez d'autres espèces d'algues brunes (Tatarenkov et al., 2007 et Durrant et al., 2014, mais voir Grulois et al., 2011; Thibaut et al., 2016; Guzinski et al., 2018). Cependant, selon l'hypothèse d'isolement par la distance, les populations échantillonnées autour des îles (éloignées de la côte à plus de 25-50km pour certaines) devraient être particulièrement différenciées, or les résultats sur la connectivité, la structure ainsi que la diversité génétique suggèrent plutôt l'inverse. En effet, les populations situées autour des îles sont associées à des faibles valeurs de différenciation génétiques et des forts indices de diversité génétique, dont les valeurs sont comparables à celles obtenues pour les populations centrales situées dans un continuum d'habitats le long de la côte.

Contrairement aux populations des îles, certaines populations présentes le long de la côte peuvent être isolées par différentes barrières à la dispersion. Bien que les résultats relatifs à l'effet des courants marins sur l'isolement des populations de la baie de Saint-Malo (suggéré par Billot et al., 2003 et Robuchon et al., 2014*b*) semblent contrastés, l'effet des courants océaniques sur la différenciation génétique entre populations situées le long de la côte semble majeur. Ainsi, bien que l'isolement par la distance puisse expliquer la différenciation génétique à une grande échelle, les résultats découlant de ce chapitre montrent que les courants interviennent dans la différenciation à une échelle géographique plus fine (comme observé chez différentes espèces d'algues brunes : Alberto et al., 2011; Reynes et al., 2021; Nicastro et al., 2020, et notamment chez *L. digitata* : Brennan et al., 2014).

Outre l'effet des courants marins, l'objectif du chapitre 3 était également de quantifier l'importance de la discontinuité de l'habitat, prise en compte comme la proportion de la distance entre chaque paire de populations occupée par un substrat rocheux. Les résultats statistiques montrent que ce facteur n'explique que très peu de variance, ce qui peut être

lié au fait que la profondeur du substrat rocheux n'a pas été prise en compte dans nos analyses. Sachant que l'habitat de *L. digitata* est situé sur une zonation assez précise au niveau de l'estran (Figure 12), il serait donc intéressant de pouvoir approfondir les analyses en prenant en compte la présence de substrats rocheux situés dans la zonation de *L. digitata*. En effet, nous pouvons imaginer que même si une spore recrute sur un substrat rocheux après la "phase vagabonde" (Ronce, 2007), il est possible que la spore ne puisse pas se développer en dehors de sa zonation, du fait d'un manque de luminosité ou encore de la compétition avec d'autres espèces de laminaires (*e.g.* *L. hyperborea*, *cf.* Figure 12) : la spore se trouve en dehors de sa niche écologique. Malgré la prise en compte de la zonation sur la présence de substrats rocheux, il est possible que nous ne soyons pas en mesure de distinguer l'effet de l'isolement par la discontinuité de l'habitat de l'isolement par la distance géographique, en particulier pour la population de Wissant (Chapitres 3 et 4), comme pour la population d'Helgoland (Chapitres 2 et 4).

Le très fort isolement géographique et génétique des populations de Wissant et de Helgoland s'accompagnent d'une diversité génétique plus faible que celle observée dans les autres populations isolées ainsi que dans les populations marginales (Chapitre 2, bien que moins marqué dans le Chapitre 4). Les effets de la dérive génétique y sont donc potentiellement plus importants, et pourraient se traduire par une diminution de leur potentiel adaptatif. Cependant, une de ces deux populations (Helgoland) ne montre pas de vulnérabilité adaptative pour le caractère phénotypique de réponse au stress thermique étudié dans le chapitre 2. Pour expliquer ce dernier résultat, nous avons proposé que l'adaptation face à ces hautes températures aurait pu être sélectionnée lors de la colonisation de cette zone géographique suite à la dernière période glaciaire. Néanmoins la validité de cette hypothèse repose sur le fait que la diversité génétique a été importante par le passé, ce qui implique que cette population était moins isolée (en termes de discontinuité de l'habitat) et/ou qu'elle a été colonisée par différentes populations sources (modèle de "migrant pool", *e.g.* depuis les deux refuges glaciaires, Chapitre 1). Quoi qu'il en soit, il semble important d'avoir accès aux suivis de température, et ce, au moins depuis plusieurs décennies, afin de mieux distinguer la validité des hypothèses

proposées dans le chapitre 2.

À partir des premiers chapitres de ce manuscrit (Chapitres 2, 3 et 4), nous avons pu identifier des populations isolées, situées en centre d'aire de distribution et associées à une diversité génétique plus faible que les populations marginales. Le fait que les populations marginales soient associées à une diversité génétique plus élevée peut être lié au fait que - contrairement aux populations isolées - de rares événements de dispersion provenant de populations plus lointaines permettent d'augmenter la diversité génétique locale (Chapitre 4 pour Belle-île). Ces résultats peuvent alors suggérer que les populations marginales sont moins vulnérables que les populations isolées, puisque de forts effets de dérive génétique peuvent induire de la dépression de consanguinité parmi ces dernières, à l'origine d'une diminution de la densité de population, comme observée pour *Wissant* et *Helgoland* (Araújo et al., 2016). Néanmoins, une hausse graduelle de la température ainsi que l'augmentation des fréquences de vagues de chaleur (Filbee-Dexter et al., 2020) peuvent représenter une sélection particulièrement drastique pour *L. digitata*, espèce originellement adaptée à de basses températures (*cf.* Introduction). En effet, bien que les sporophytes puissent survivre à des températures excédant légèrement 21°C, l'expérience en jardin commun démontre la mortalité de tous les sporophytes après cinq jours à 23°C (Liesner et al., 2020). Bien que les banques de gamétophytes permettraient de régénérer la forêt d'algue (comme discuté dans le Chapitre 4, et récemment par Coleman et al., 2020), le fait que leur fertilité soit contrainte au-delà de 18°C (Martins et al., 2017) jette un doute sur cette possibilité.

Dans ces conditions, un changement de système de reproduction peut être avantageux : une oogone fertile pourra laisser des descendants sans qu'aucune anthéridie proche ne soit fertile en même temps. Néanmoins les parthénosporophytes de *L. digitata* excèdent rarement 5 à 6 cm (obs. personnelle) et sont associés à une longévité très courte (Kain, 1979). Ainsi, l'apparition des spores diploïdes comme observée par Oppliger et al. (2014) à Quiberon peut être un autre moyen pour survivre dans ces conditions extrêmes. En effet, l'autopolyploïdie (duplication du génome entier qui ne découle pas d'une hybridation) est généralement associée à une plus grande vigueur chez les plantes, bien que

leur fertilité et leur taux de croissance semble affaibli (Sattler et al., 2016). Afin d’approfondir l’émergence éventuelle de la parthénogenèse géographique chez *L. digitata*, il semble important de continuer à étudier le devenir de ces gamétophytes diploïdes en laboratoire. En particulier, il serait intéressant d’étudier leur capacité à devenir fertile, produire des gamètes, ou encore à former des parthénosporophytes comme observé chez les espèce d’algue brune du genre *Ectocarpus* (Bothwell et al., 2010).

Le dernier paragraphe nous amène à un autre aspect étudié au cours de ma thèse, dans lequel je me suis intéressée aux changements des systèmes de reproduction à travers l’aire de distribution. Dans la partie empirique comme théorique, je me suis notamment intéressée à l’indice F_{IS} dans les différentes populations (partie empirique) ou à l’échelle d’une métapopulation (partie théorique). Cet indice est largement utilisé dans la littérature empirique pour en déduire l’écart des fréquences alléliques par rapport à la panmixie afin d’en tirer des conclusions sur le système de reproduction des individus. Cependant, plusieurs complications découlent de l’utilisation de cet indice : un écart par rapport à la panmixie peut être dû à la présence de sous-structure, ou encore à l’immigration et dépend grandement du nombre d’allèles présents dans la population. Les analyses temporelles (Chapitre 4) comme les suivis démographiques (Annexe S6) montrent l’importance de réaliser une analyse temporelle conjointement aux analyses sur le nombre d’allèles, la richesse allélique ou la proportion des locus à l’état homozygote/hétérozygote, pour en déduire des informations sur le système de reproduction à partir de données génétiques.

La parthénogenèse géographique

Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer le maintien de systèmes de reproduction distincts dans différentes zones de l’aire de distribution d’une même espèce. Deux hypothèses sur la parthénogenèse géographique ont été explorées dans les chapitres 6 et 7 au moyen d’approches théoriques. Dans le premier modèle théorique, nous avons considéré un environnement hétérogène dans l’espace mais constant dans le temps au sein de chaque population. Dans le but de comprendre l’émergence de la parthénogenèse géographique, nous avons distingué le centre des limites d’aire de distribution au niveau

desquelles la densité des populations diminue. À partir de ce modèle, nous avons vu qu'il était nécessaire que le déséquilibre de liaison soit positif en centre d'aire pour que la reproduction sexuée y soit favorisée (un prérequis pour observer la parthénogenèse géographique). En effet, lorsque le déséquilibre de liaison est positif, la recombinaison va diminuer la variance génétique, à l'origine d'une augmentation de la valeur sélective moyenne parmi les sexués (principe de réduction, comme discuté dans l'introduction ; et voir Encadré 6 pour le lien entre variance génétique et déséquilibre de liaison). Dans notre modèle, l'origine du déséquilibre de liaison est principalement causée par la dérive génétique. Ce dernier résultat peut paraître contradictoire avec les modèles discutés dans l'introduction. Cependant ce résultat provient du fait que l'effet de la sélection stabilisante sur le déséquilibre de liaison est fonction de la quantité de variance génétique au sein de la population (Encadré 6), dont la valeur est amoindrie en présence de dérive génétique (Chapitre 6). Bien que nous ayons tenté d'approfondir l'effet de la dérive sur la variance génétique à l'aide des modèles de diffusion (Encadré 3) appliqués sur les équations de clines (Nagylaki, 1978), les équations devenant très vite compliquées, l'observation de l'effet de la dérive a été effectuée à l'aide des simulations (Figure 3 de Fouqueau et Roze, 2021). La différence de valeur sélective entre sexués et asexués reste néanmoins très faible en centre d'aire. Ainsi, la prise en compte de faibles effets du système de reproduction agissant directement sur la valeur sélective prend rapidement le dessus (Figure 8 de Fouqueau et Roze, 2021). Cependant ce modèle a permis de mettre en évidence que le gradient environnemental peut éliminer le désavantage associé au sexe qu'on trouve généralement dans les modèles de sélection stabilisante (à l'équilibre), et met ainsi en lumière une situation dans laquelle les asexués sont associés à une variance génétique plus élevée par rapport aux sexués, résultat rarement discuté dans les modèles théoriques.

D'après ce premier modèle, la parthénogenèse géographique est observée lorsque des mutants asexués maintenant des génotypes localement adaptés sont favorisés en limite d'aire, alors que le sexe est maintenu en centre d'aire, par sélection directe (avantage intrinsèque des sexués) ou indirecte (qui reste faible dans ce modèle). Cependant, l'avantage

des mutants asexués en limite d'aire reste souvent faible, et par conséquent le motif de parthénogenèse géographique est maintenu dans des gammes de paramètres restreintes, les asexués ou les sexués devenant majoritaires sur l'ensemble de l'aire de distribution en dehors de ces gammes. Il pourrait toutefois être intéressant de prendre en compte des facteurs plus réalistes pouvant favoriser la reproduction sexuée en centre d'aire (*e.g.* changement de l'optimum phénotypique dans le temps). Ceci pourrait éventuellement permettre la mise en place de la parthénogenèse géographique sur un plus grand éventail de valeurs (notamment en ce qui concerne le coût du sexe, Figure 8 de Fouqueau et Roze, 2021).

Dans le deuxième modèle théorique, nous avons étudié l'effet de la dépression de consanguinité (généralement attendue dans les populations marginales, *cf.* Introduction) dans une population structurée sur le bénéfice de la reproduction asexuée. D'après les résultats de ce modèle, nous avons constaté que pour des gammes de paramètres réalistes (mutations délétères partiellement récessives, avec des coefficients de dominance, h , de l'ordre de 0.2 - 0.3) la structuration spatiale désavantage la reproduction sexuée via l'effet de la dépression de consanguinité (Figure 7.6 du Chapitre 7). Ce résultat va en faveur de l'hypothèse proposée par Haag et Ebert (2004) sur la parthénogenèse géographique, selon laquelle les asexués seraient avantagés dans les populations marginales présentant un fort degré de structuration spatiale. Contrairement au modèle précédent ("Hypothèse d'adaptation locale"), nous n'avons pas distingué le centre des limites d'aires. Néanmoins, comme dans le modèle précédent, il est nécessaire qu'un autre mécanisme favorise et maintienne la reproduction sexuée en centre d'aire de distribution pour expliquer le maintien de la parthénogenèse géographique. Il serait intéressant d'explorer ce scénario plus en détail en considérant une métapopulation avec un plus fort degré de structuration au niveau des populations marginales (causé, par exemple, par des tailles de populations plus faibles ou à des processus d'extinction-recolonisation).

Nous avons précédemment abordé l'étude d'Oppliger et al. (2014), dans laquelle les auteurs suggèrent un phénomène de parthénogenèse géographique chez *L. digitata*, suite à l'observation de spores diploïdes dans une des populations marginales. Bien que

cette hypothèse nécessite d'être validée, il est intéressant de faire le parallèle avec les hypothèses que nous avons explorés. Pour que l'hypothèse étudiée dans le chapitre 6 puisse s'appliquer, il est nécessaire qu'il y ait un biais migrationnel du centre vers les limites et qu'il existe une adaptation locale à travers l'espace. Bien que nous ayons pu mettre en évidence l'adaptation locale face à la température à l'aide des expériences en jardin commun (Chapitre 2), il ne semble pas qu'il y ait de biais migrationnel du centre vers les limites (du moins au niveau de la limite Sud, Chapitre 3). Pour que l'hypothèse étudiée dans le chapitre 7 puisse s'appliquer, il est nécessaire qu'il y ait une dépression de consanguinité importante dans les populations marginales. Les suivis démographiques effectués à Quiberon montrent que la richesse allélique ainsi que le F_{IS} diminuent dans le temps, suggérant une augmentation de l'homozygotie par fixation des allèles (Annexe S6). De plus, la comparaison de la densité de spores entre Quiberon et deux autres populations de la côte Nord montrent que la densité de spores est significativement plus faible dans la population marginale (Oppliger et al., 2014), et les suivis sur l'âge des individus montrent que la longévité des sporophytes à Quiberon ne va que rarement au-delà de 3 ans, contrairement au site de Perharidy (Roscoff), au sein duquel nous trouvons très fréquemment des individus de 3 à 4 ans (obs. personnelle). Bien que ces résultats empiriques peuvent refléter un stress intrinsèque lié à la hausse de température, ils pourraient également suggérer la présence de dépression de consanguinité. Il serait donc intéressant d'obtenir des résultats plus détaillés sur la dépression de consanguinité à Quiberon, en mesurant des traits liés à la valeur sélective chez des descendants issus de différents types de croisements (Charlesworth et Willis, 2009). Outre le fait que ce type d'expérience permettrait de valider ou non l'hypothèse sur la dépression de consanguinité chez *L. digitata*, il permettrait également de valider ou non l'hypothèse selon laquelle les cycles de vie haplo-diplontique représentent un moyen de purger les mutations délétères s'exprimant durant la phase haploïde (Otto et Marks, 1996).

Les travaux que j'ai effectué au cours de ma thèse ont permis de mettre en évidence le fait que différents systèmes de reproduction peuvent être favorisés à travers les aires de distribution. Au delà de ces travaux, l'étude sur la variation des systèmes de reproduction

à travers l'espace nous emmène sur une perspective de mes travaux de thèse : l'expansion des populations.

Perspectives

Les sujets relevant de la phylogéographie, des espèces invasives ou encore des effets du changement climatique impliquent le déplacement de l'aire de distribution et donc l'expansion des populations. Comprendre les processus écologiques et évolutifs qui se déroulent durant les changements d'aires de distribution représente un enjeu important sachant qu'ils s'opèrent déjà chez de nombreuses espèces (Parmesan et Yohe, 2003; Hill et al., 1999). Dans le cadre du réchauffement climatique, il est clair que les déterminants majeurs de la survie des espèces passent par une adaptation (comme nous l'avons longuement étudié à travers les études sur la diversité génétique dans les chapitres empiriques), ainsi qu'à la capacité des espèces à suivre leur niche écologique à travers l'espace (Burton et al., 2010). Dans ce cadre, l'étude des conséquences des systèmes de reproduction sur l'expansion des aires de distribution offre de nombreuses possibilités d'étude.

Dans le cadre de ma thèse, j'ai eu la possibilité d'aborder ce sujet par les simulations effectuées dans le chapitre 6. Les résultats de simulations montraient que dans les gammes de paramètres favorisant la parthénogenèse géographique, les asexués occupaient rapidement les fronts d'expansion de la population, diminuant grandement la vitesse d'expansion du fait qu'ils s'adaptent moins rapidement (en accord avec Behrman et Kirkpatrick, 2011). À partir de ces résultats, il serait possible de distinguer plusieurs effets en lien avec les systèmes de reproduction. Tout d'abord, il serait intéressant de prendre en compte l'avantage que confère la reproduction uniparentale pour coloniser un nouveau milieu, en permettant aux individus de se reproduire en absence de partenaire (assurance de reproduction). Cet effet pourrait être pris en compte au moyen d'un modèle de simulation similaire à celui présenté dans le chapitre 6, dans lequel on y distinguerait des individus mâles et femelles, plutôt que de considérer des individus hermaphrodites. Cet effet permettrait sans doute d'augmenter la vitesse d'expansion chez les asexués, se rapprochant alors des conclusions obtenus par Calvez et al. (2020). Une

autre possibilité serait d'explorer l'évolution conjointe du système de reproduction et de la dispersion, sachant la sélection accrue sur la distance de dispersion sur les fronts de colonisations (Travis et Dytham, 2002; Phillips et al., 2008; Hughes et al., 2007; Burton et al., 2010; Thomas et al., 2001). On pourrait par exemple considérer un modèle dans lequel les propagules dispersifs pourraient être produits par un mode de reproduction différent des propagules non-dispersifs (par exemple, dans de nombreuses espèces pouvant se reproduire de façon sexuée ou asexuée, les formes de dispersion sont produites par reproduction sexuée, Gerber et Kokko, 2018).

Au delà des effets du système de reproduction que nous venons d'évoquer, il serait important d'étudier les conséquences génétiques des systèmes de reproduction sur les fronts d'expansion. Dans le cas où la reproduction asexuée est favorisée en limite d'aire de distribution, on s'attend à une accumulation de mutations délétères puisque la diminution de la recombinaison à travers le génome réduit la taille efficace (Charlesworth, 2009). Il est donc attendu que l'effet de la dérive génétique soit plus forte parmi les asexués, favorisant alors la fixation d'allèles délétères selon le processus du cliquet de Muller. Dans ce cadre, Foutel-Rodier et Etheridge (2020) montrent que la vitesse d'expansion peut être grandement ralentie au fur et à mesure que le fardeau de mutation augmente sur les fronts d'expansion occupés par des individus asexués : l'expansion dépend alors des individus situés en centre d'aire de distribution - associés à un fardeau de mutation plus faible - qui viennent occuper les fronts de colonisation par dispersion depuis le centre d'aire. Pour étudier cet effet, nous pourrions imaginer un modèle de trait quantitatif (tel que dans le Chapitre 6), auquel on pourrait ajouter des locus où se produisent des mutations inconditionnellement délétères.

Outre les perspectives théoriques sur le lien entre système de reproduction et expansion des populations, il serait intéressant d'étudier l'effet du changement climatique sur l'aire de distribution de *L. digitata*. À l'Est de l'Atlantique, les travaux de Assis et al. (2017) prédisent l'extinction des populations de *L. digitata* aujourd'hui situées depuis la Bretagne jusque dans la Mer du Nord ; et l'expansion au niveau du Groenland jusqu'en Sibérie d'ici à 2090 - 2100 (Figure 1 de Assis et al., 2017). Outre le fait qu'il semble

important de continuer à suivre les populations situées en Bretagne pour pouvoir mieux intervenir pour des aspects de conservation, la compréhension des processus intervenant dans les habitats colonisés semblent également indispensable. Par exemple, les coefficients de marnage diminuant au fur et à mesure que l'on se rapproche du Pôle Nord, la différence de zonation entre *L. digitata* et *L. hyperborea* diminue, pouvant conduire à l'hybridation entre les deux espèces dont les conséquences restent encore à être étudiées. Outre les aspects d'hybridation, les habitats nouvellement colonisés peuvent être déjà occupés par d'autres espèces de laminaires (*e.g. Hedophyllum nigripes*), pouvant alors contraindre l'expansion de *L. digitata*.

Annexes

Annexes S1

**Figures et tableaux supplémentaires
de Neiva et al. (2020)**

Supplementary Table S1. Primer sequences and amplification details of amplified microsatellite markers.

	<i>Motif</i>	<i>Primers 5' - 3'</i>	<i>Mg (mM)</i>	<i>T_a (°C)</i>	<i>t_e (s)</i>	<i>Cycles (n)</i>	<i>Source</i>
Lo4-24	(TC) ₉	F: ACGCTGTGGGTACAT R: CATTTCCTTTACCGCTATC	2	50	45	35X	Coelho et al. 2014
LoIVVIV-17	(ACC) ₁₆	F: ATACTCCTGGGCCGGTTACT R: CGAGGGTGGGAGTAGTGGT	2	60	45		
LoIVVIV-23	(AAC) ₁₄	F: AGAAAAAGCCTGCCGTGAC R: CAGCCTGGAGCTTTCGAT	2	60	45		
LoIVVIV-24	(GTT) ₁₇	F: AAGTTTCGTCTCCGTTTCCTC R: TTAACGTTCTGTGCACCGTAG	2	60	45		
LoIVVIV-27	(CTGT) ₁₁	F: GACTGCCCTTTGATTTTGA R: AATGGTGTCTGACTTGGGTTG	2	60	45		
LoIVVIV-28	(ATCC) ₁₆	F: CACCAAGCTTGATTGGTTGA R: TCGTGAGGTTATCGTGGTGA	2	60	45		
Ld148	(CAA) ₃ CAT(CA) ₆ A(CGACAA) ₂ (CAA) ₇ (CGA) ₂ (CAA)	F: TGGCGTGTTCCCTGATATG R: TTTCTTGCTAGGCCTCTCTGG	2	TD60*/55	TD45/60	TD5X/30X	Billot et al. 1998
Ld158	(AC) ₁₁	F: CGACTAGAAGGGAGCGAGAA R: CGTTTTTGCGCCTAACGTAT	2	TD60*/55	TD45/60		
Ld167	(CAA) ₂ CGA(CA) ₃ CAG(CAA) ₆	F: CGGACTCGATTTTAGCGATGGG R: TCGGAAGCACGTGTTCTGTAT	2	TD60*/55	TD45/60		
Ld371	(TTG)TG(TTG) ₁ TTT(TTG) ₂	F: TACATGCCTCGTGTCTTTTGTGCG R: AGGAAAAAGCGGTGCAGTATTA	2	TD60*/55	TD45/60		
Ld531	(ATT) ₈ (CTT) ₃ T(CTT)	F: TACTAACCATTGTTTGTGTGC R: CGACGTGGTCTTGTTCATC	2	TD60*/55	TD45/60		
Ld704	(TC) ₁₂ CC(TC) ₃ (TA) ₄ AA...(TC) ₈	F: GTCACAAGTAGGTGTTAAAAG R: CTGTGGTGTCTTTCGTCTCC	2	TD60*/55	TD45/60		

Note:

*TD: in the touchdown PCR cycles decreases 1°C per cycle

Supplementary Table S2. Calibration of the Roscoff and CCMAR genotyping data. For each loci, the correspondence between called alleles in Roscoff and CCMAR data-sets is provided. In bold alleles scored in both populations in the calibration panel (23 individuals) that were used to determine the regression lines and extrapolate other alleles. In red extrapolated alleles present only in the populations genotyped at CCMAR.

	Roscoff/final dataset	CCMAR data-set
Lo4-24	220	223
Lo4-24	222	225
Lo4-24	224	227
Lo4-24	226	230
Lo4-24	228	232
Lo4-24	234	
LoIVVIV-17	102	
LoIVVIV-17	164	168
LoIVVIV-17	174	
LoIVVIV-17	177	
LoIVVIV-17	180	183
LoIVVIV-17	183	186
LoIVVIV-17	186	189
LoIVVIV-17	189	192
LoIVVIV-17	192	
LoIVVIV-17	195	
LoIVVIV-23	207	207
LoIVVIV-23	289	289
LoIVVIV-23	292	292
LoIVVIV-23	295	
LoIVVIV-23	298	
LoIVVIV-23	301	301
LoIVVIV-23	304	304
LoIVVIV-23	307	307
LoIVVIV-23	310	310
LoIVVIV-23	313	313
LoIVVIV-23	316	317
LoIVVIV-23	319	
LoIVVIV-24	298	302
LoIVVIV-24	304	
LoIVVIV-24	307	
LoIVVIV-24	310	312
LoIVVIV-24	313	315
LoIVVIV-24	316	318
LoIVVIV-24	319	322
LoIVVIV-24	322	325
LoIVVIV-24	325	328
LoIVVIV-24	328	
LoIVVIV-24	331	
LoIVVIV-24	334	
LoIVVIV-24	337	339
LoIVVIV-27	201	205
LoIVVIV-27	205	208
LoIVVIV-28	190	
LoIVVIV-28	194	
LoIVVIV-28	198	202
LoIVVIV-28	202	206
LoIVVIV-28	206	210
LoIVVIV-28	210	
LoIVVIV-28	212	216
LoIVVIV-28	214	218
LoIVVIV-28	216	220
LoIVVIV-28	218	
LoIVVIV-28	228	232

Ld148	168	168
Ld148	177	
Ld148	180	
Ld148	183	
Ld148	186	186
Ld148	189	189
Ld148	192	191
Ld148	195	194
Ld148	198	197
Ld148	207	206
Ld148	216	214
Ld148	222	
Ld158	218	
Ld158	236	
Ld158	238	237
Ld158	240	239
Ld158	242	241
Ld158	244	243
Ld158	246	145
Ld158	252	
Ld158	254	253
Ld167	146	
Ld167	152	150
Ld167	155	
Ld167	158	156
Ld167	164	162
Ld167	167	
Ld167	170	168
Ld167	171	
Ld167	173	171
Ld167	176	174
Ld167	179	
Ld167	182	180
Ld167	188	186
Ld167	189	189
Ld167	191	
Ld167	194	192
Ld167	197	195
Ld167	200	198
Ld371	111	
Ld371	114	
Ld371	117	116
Ld371	120	119
Ld371	123	123
Ld371	126	126
Ld371	129	129
Ld371	132	132
Ld371	135	135
Ld371	138	139
Ld371	141	142
Ld371	144	146
Ld371	147	150
Ld371	151	153
Ld371	153	156
Ld371	156	159
Ld371	159	
Ld371	162	
Ld371	165	
Ld371	168	
Ld371	171	
Ld371	174	178
Ld371	177	
Ld531	230	
Ld531	233	235
Ld531	236	239
Ld531	239	242
Ld531	242	245

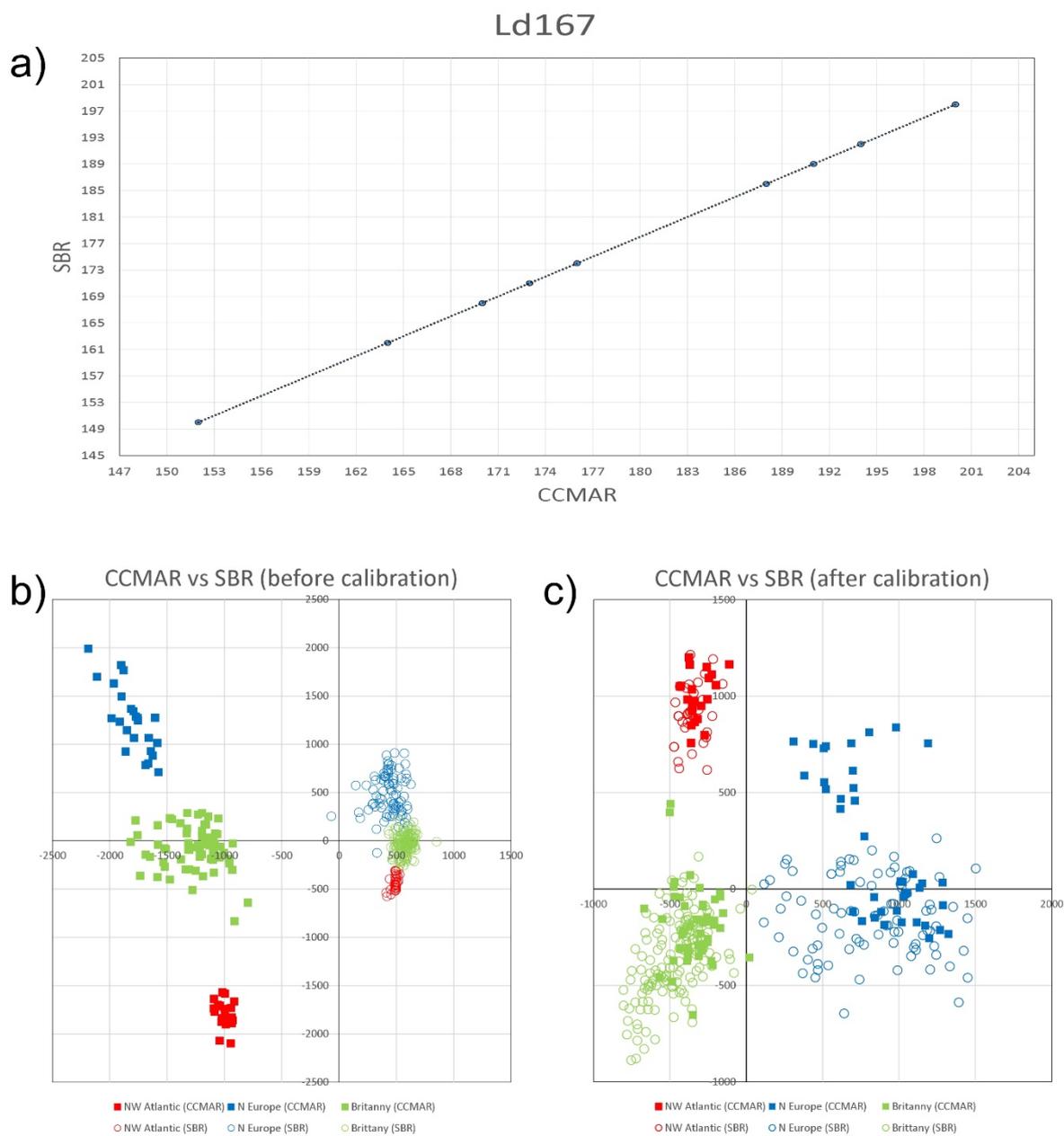
Ld531	245	248
Ld531	304	
Ld531	316	
Ld704	233	
Ld704	242	
Ld704	273	273
Ld704	284	
Ld704	286	286
Ld704	288	288
Ld704	290	290
Ld704	292	292
Ld704	294	294

Supplementary Table S3. Bottleneck results. Heterozygosity excess and mode-shift distribution analyses of bottleneck signature for each region of *Laminaria digitata*, based on multi-locus genotypes.

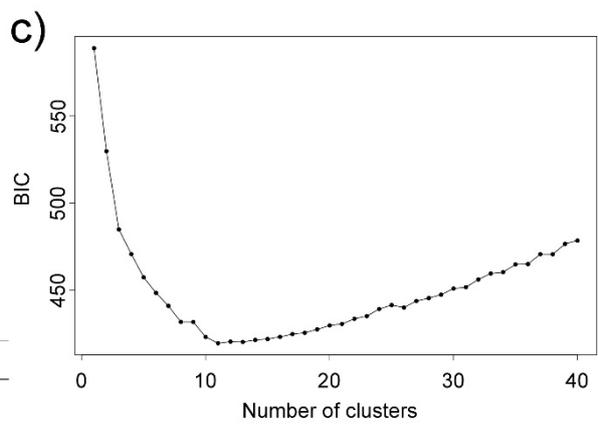
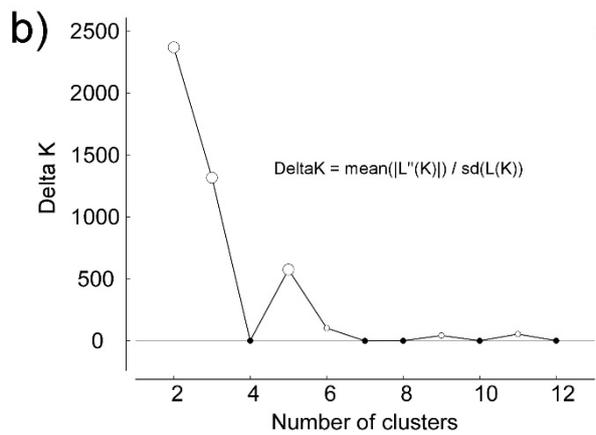
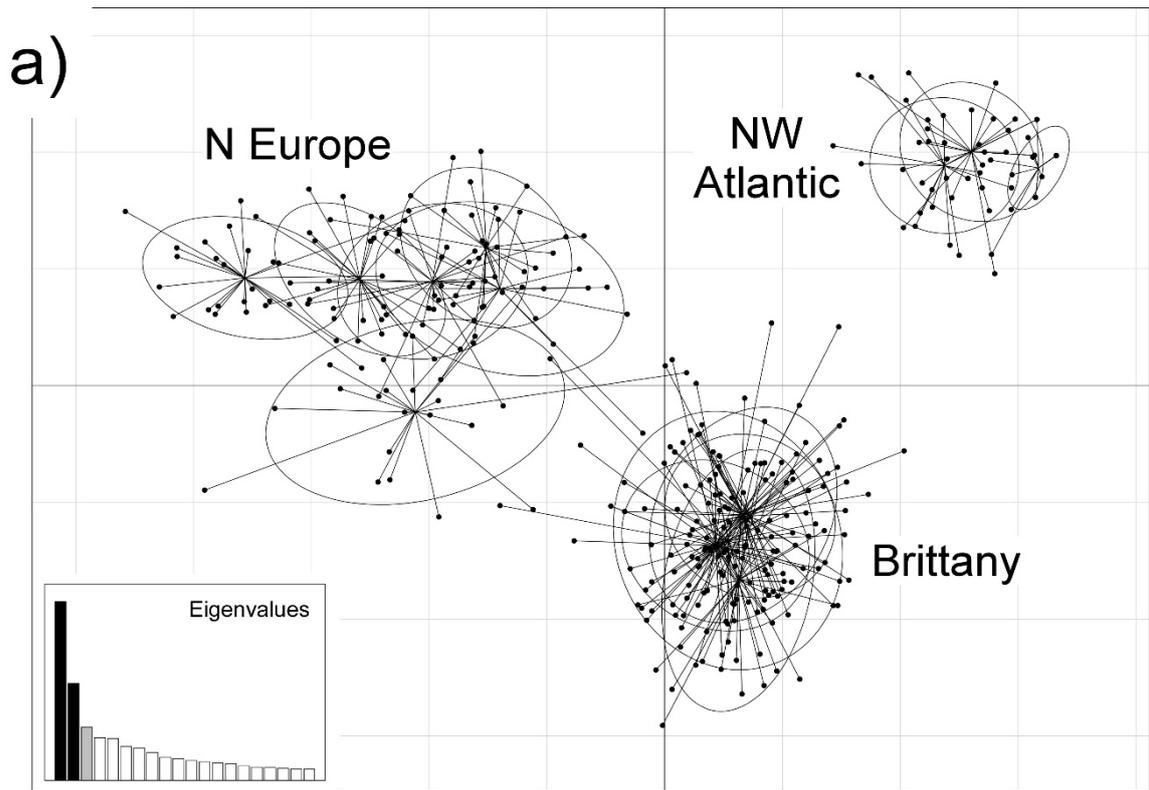
Regional Population	Loci with heterozygote excess			Mode-shift distribution
	Expected	Observed	p*	
NW Atlantic	4.97	0	p=1.00	L-shaped
N Europe	6.92	5	p=0.72	L-shaped
Brittany	6.47	2	p=0.99	L-shaped

* Wilcoxon test (one-tailed for H excess)

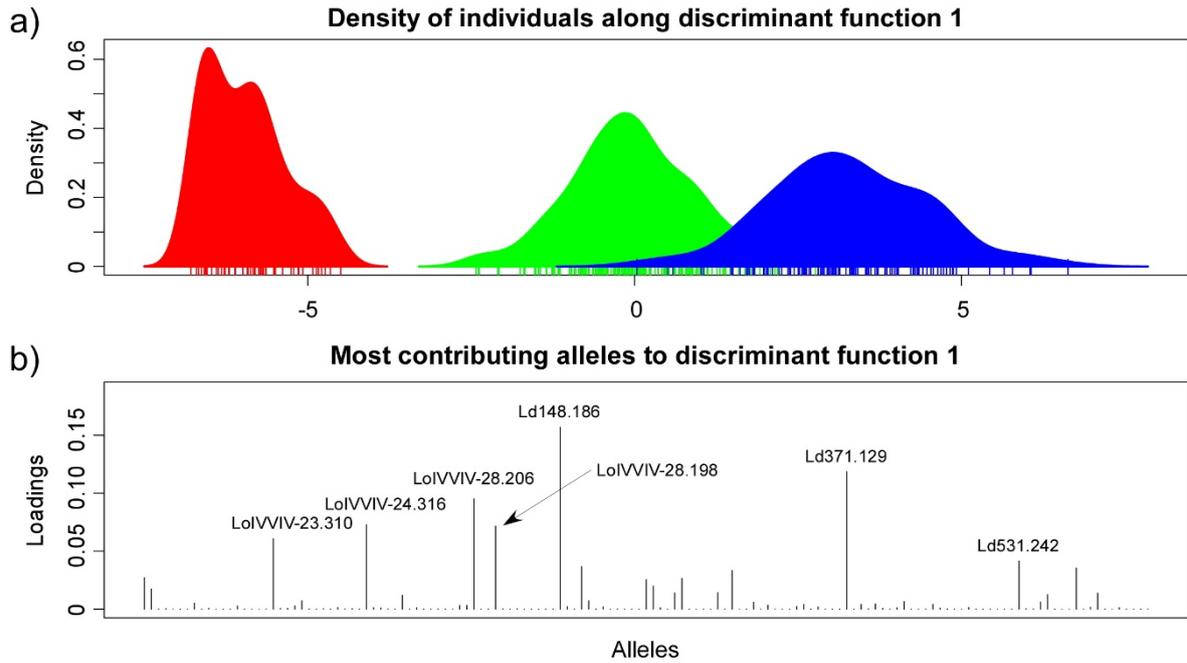
Supplementary figures



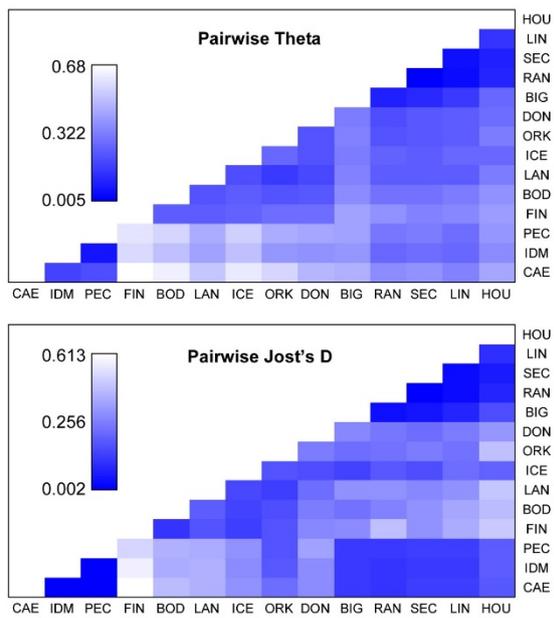
Supplementary Figure S1. Calibration of allele sizes between the Centro de Ciências do Mar (CCMAR) and Station Biologique de Roscoff (SBR) data-sets. a) Example (locus Ld167) of a linear regression of alleles amplified and size-scored independently in a representative sample of 23 individuals at CCMAR and SBR. **b)** Factorial Correspondence Analyses (FCA) plot based on uncalibrated genetic data (whole data-set). **c)** FCA based on calibrated genetic data (whole data-set). Note the CCMAR/SBR congruence of regional genetic pools in the calibrated plot.



Supplementary Figure S2. “Best” number of genotypic clusters (k) in sampled *Laminaria digitata* according to multiple criteria. a) Exploratory principal component analysis (PCA), where individuals (dots) and populations (ellipses) are plotted within the orthogonal space defined by the first two PCA eigenvalues (inserts). **b)** ΔK Evanno’s criterion based on Structure results ($1 < K < 13$; 10 iterations each). **c)** The Bayesian information criterion (BIC) based on DAPC analyses.



Supplementary Figure S3. Genetic discrimination of the NW Atlantic cluster. a) Density of individuals along the first discriminant function selected, clearly separating NW (red) from NE Atlantic (green and blue) samples, and **b)** alleles contributing the most to this discriminant function.



Supplementary Figure S4. Heatmaps of pairwise differentiation between *Laminaria digitata* populations. Lighter tones indicate stronger genetic differentiation (Top: F_{ST} ; Bottom: Jost's D) data.

Annexes S2

**Figures et tableaux supplémentaires
de Liesner et al. (2020)**

APPENDIX

See Tables A1, A2, A3, A4, A5, A6, A7, A8

TABLE A1 Results of generalized least squares models to examine variability of growth rates and maximum quantum yield of *Laminaria digitata* disks in the detailed time course of the heat stress experiment (Figures A1, A2)

Population	Parameter	RGR				F_v/F_m			
		numDF	denDF	F-value	p-value	numDF	denDF	F-value	p-value
Spitsbergen	Temperature	3	60	17.43	<.0001	3	72	46.35	<.0001
	Time	4	60	72.81	<.0001	5	72	9.31	<.0001
	Temperature × time	12	60	5.24	<.0001	15	72	14.78	<.0001
Tromsø	Temperature	3	80	87.90	<.0001	3	96	8.87	<.0001
	Time	4	80	778517.93	<.0001	5	96	45.61	<.0001
	Temperature × time	12	80	29.20	<.0001	15	96	7.02	<.0001
Helgoland	Temperature	3	80	159.35	<.0001	3	96	209.26	<.0001
	Time	4	80	23.36	<.0001	5	96	9198.09	<.0001
	Temperature × time	12	80	27.92	<.0001	15	96	7.47	<.0001
Roscoff	Temperature	3	80	168.27	<.0001	3	96	15.32	<.0001
	Time	4	80	22.71	<.0001	5	96	71.51	<.0001
	Temperature × time	12	80	14.12	<.0001	15	96	12.45	<.0001
Quiberon	Temperature	3	80	271.81	<.0001	3	96	14.08	<.0001
	Time	4	80	813970892.83	<.0001	5	96	67.21	<.0001
	Temperature × time	12	80	75.62	<.0001	15	96	4.34	<.0001

Notes: Fresh weight relative growth rates and maximum quantum yield F_v/F_m over all time points (T-5 (only F_v/F_m), T0, T3, T6, T8, T15) were tested against interactive effects of heat treatment and time for each population separately. Generalized least squares models were performed as described in the methods section, but without the fixed effect for population. Tested values are means of 2 per replicate ($n = 5$, $n = 4$ for Spitsbergen). numDF, numerator degrees of freedom; denDF, denominator degrees of freedom. Statistically significant values are indicated in bold text.

TABLE A2 Results of generalized least squares models to examine variability of photoacclimation parameters of *Laminaria digitata* disks obtained via rapid light curves in the heat stress experiment (Figure A3)

Parameter	numDF	denDF	$rETR_{max}$		I_k		α	
			F-value	p-value	F-value	p-value	F-value	p-value
Initial values	1	35	0.49	.4877	0.03	.8571	0.54	.4665
Population	4	35	2.32	.0760	2.25	.0831	0.39	.8149
Temperature	3	35	2.87	.0503	0.59	.6284	1.83	.1601
Population × temperature	12	35	1.59	.1413	1.38	.2197	1.04	.4390

Notes: Maximum relative electron transport rate $rETR_{max}$, saturation irradiance I_k , and photosynthetic efficiency α were tested against initial values as covariate and interactive effects of population and heat stress temperature treatment. $n = 3$, $n = 2$ for Spitsbergen. numDF, numerator degrees of freedom; denDF, denominator degrees of freedom. Statistically significant values are indicated in bold text.

TABLE A3 Results of generalized least squares models to examine variability of nonphotochemical quenching parameters of *Laminaria digitata* disks obtained via rapid light curves in the heat stress experiment (Figure A4)

Parameter	numDF	denDF	NPQ _{max}		E ₅₀		n	
			F-value	p-value	F-value	p-value	F-value	p-value
Initial values	1	35	78.00	<.0001	8.60	.0059	0.47	.4980
Population	4	35	20.73	<.0001	4.73	.0037	2.07	.1063
Temperature	3	35	1.68	.1883	2.14	.1132	11.43	<.0001
Population × temperature	12	35	1.86	.0761	1.17	.3397	0.91	.5448

Notes: Maximum nonphotochemical quenching NPQ_{max}, saturation irradiance E₅₀, and sigmoidicity coefficient n were tested against initial values as covariate and interactive effects of population and heat stress temperature treatment. n = 3, n = 2 for Spitsbergen. numDF, numerator degrees of freedom; denDF, denominator degrees of freedom. Statistically significant values are indicated in bold text.

TABLE A4 Correlation coefficients (Kendall's rank correlation tau) and *p*-values in parentheses between relative growth rates (RGR), maximum quantum yield (F_v/F_m), biochemical, and pigment characteristics of *Laminaria digitata* during / after the heat treatment.

	F_v/F_m	Mannitol	Carbon	Nitrogen	C:N ratio	Chl α	VAZ : Chl α	De-epox.
RGR	0.1176 (0.0903)	-0.5570 (<0.0001)	-0.4218 (<0.0001)	-0.2547 (0.0011)	0.0337 (0.6668)	0.2013 (0.0082)	-0.2911 (0.0001)	-0.1269 (0.0979)
F_v/F_m		-0.1117 (0.1436)	0.0943 (0.2293)	0.3068 (<0.0001)	-0.3125 (<0.0001)	-0.1148 (0.1325)	-0.2828 (0.0002)	-0.3954 (<0.0001)
Mannitol			0.3691 (<0.0001)	0.1895 (0.0154)	0.0288 (0.7131)	-0.1785 (0.0191)	0.2444 (0.0014)	0.1035 (0.1769)
Carbon				0.3053 (<0.0001)	0.0758 (0.3327)	-0.0912 (0.2436)	0.1186 (0.1323)	-0.1964 (0.0127)
Nitrogen					-0.6189 (<0.0001)	-0.1418 (0.0700)	-0.0494 (0.5309)	-0.2317 (0.0033)
C : N ratio						0.0779 (0.3194)	0.1928 (0.0144)	0.1993 (0.0114)
Chl α							-0.3431 (<0.0001)	-0.0841 (0.2729)
VAZ : Chl α								0.3372 (<0.0001)

Notes: *n* = 80, except *n* = 96 for the correlation of RGR and F_v/F_m due to the inclusion of Spitsbergen material. Outliers (see Section 2.2.6) were not included in the analysis and further reduced *n* in the following comparisons: *n* = 76 for comparisons involving data from C:N analysis; *n* = 79 for comparisons involving xanthophyll pigment data; *n* = 75 for comparisons involving both. Statistically significant values are indicated in bold text.

TABLE A5 Frequency of null alleles per marker and per population of *Laminaria digitata* obtained using FREENA software

	Ld148	Ld158	Ld167	Ld371	Ld531	Ld704	Lo454-23	Lo454-24	Lo454-17	Lo454-27	Lo454-28	Lo4-24
Spitsbergen	0.00001	0.29297	0.07023	0.17081	0.12798	0.00001	0	0.07593	0.001	0.00001	0	0.00836
Tromsø	0	0.001	0	0.23131	0.00001	0	0.02599	0	0.00004	0.10953	0.00006	0.00001
Bodø	0.11562	0.00001	0.00001	0.13494	0.00001	0	0.20983	0.11409	0.00006	0.00001	0.00006	0.00001
Helgoland	0.00012	0	0	0	0.12754	0.01587	0.09471	0.00007	0.001	0.001	0.00007	0.001
Roscoff	0.01255	0.17234	0.04511	0.01372	0.01204	0.02449	0.01144	0.072	0	0.001	0.03801	0.11747
Quiberon	0.00002	0.13067	0	0.00001	0.00001	0.06379	0.00001	0.01969	0.01643	0.001	0.00001	0.13145

Notes: Significant values (>0.05) are highlighted in bold text.

TABLE A6 *p*-values for linkage disequilibrium based on 7,920 permutations using FSTAT for each pair of markers and for each tested population of *Laminaria digitata*.

	Spitsbergen	Tromsø	Bodø	Helgoland	Roscoff	Quiberon	All
Ld148 × Ld158	0.0601	NA	0.03169	0.72551	0.86768	0.24407	0.12702
Ld148 × Ld167	0.48548	0.22184	0.42841	0.39836	0.85303	0.08611	0.23763
Ld148 × Ld371	0.86351	0.67891	0.67071	0.97235	1.000	0.58561	0.95379
Ld148 × Ld531	0.25341	0.92727	0.03485	0.53889	0.86793	0.64343	0.53876
Ld148 × Ld704	0.63838	0.74798	0.42247	0.73977	0.99242	0.95783	0.99255
Ld148 × Lo454-23	0.57816	0.22096	0.30152	0.04836	0.46035	0.68763	0.15758
Ld148 × Lo454-24	0.64104	0.73687	0.28207	0.23068	0.92172	0.19432	0.56023
Ld148 × Lo454-17	NA	0.71098	0.11995	NA	0.67348	0.49886	0.61439
Ld148 × Lo454-27	0.89369	0.69785	0.36667	NA	NA	NA	0.63232
Ld148 × Lo454-28	0.22159	0.43359	1.000	1.000	0.68952	0.50316	0.50682
Ld148 × Lo4-24	0.03573	0.42323	0.42854	NA	0.54268	0.6423	0.32374
Ld158 × Ld167	0.86679	NA	0.76705	0.02525	0.64356	0.12525	0.29356
Ld158 × Ld371	0.15985	NA	0.69912	0.80833	0.52942	0.08106	0.25694
Ld158 × Ld531	0.00328	NA	0.18043	0.14495	0.9149	0.80038	0.05467
Ld158 × Ld704	0.4952	NA	0.42841	0.32866	0.43321	0.54899	0.45783
Ld158 × Lo454-23	0.02033	NA	0.65568	0.28081	0.50934	0.01995	0.01667
Ld158 × Lo454-24	0.87917	NA	0.64545	1.000	0.59116	0.01414	0.43258
Ld158 × Lo454-17	NA	NA	0.06465	NA	0.22841	0.0178	0.00051
Ld158 × Lo454-27	0.19419	NA	0.71275	NA	NA	NA	0.22614
Ld158 × Lo454-28	0.19078	NA	1.000	0.20543	0.63182	0.65328	0.3702
Ld158 × Lo4-24	0.70341	NA	0.87551	NA	0.67866	0.20783	0.62247
Ld167 × Ld371	0.36174	0.00025	1.000	0.34293	1.000	0.3322	0.00455
Ld167 × Ld531	0.05758	0.56717	0.55909	0.04444	0.40821	0.97942	0.13775
Ld167 × Ld704	0.83005	0.60568	0.95101	0.2303	0.99886	0.00379	0.80126
Ld167 × Lo454-23	0.18662	0.69457	0.38965	0.05707	0.13788	0.26174	0.05972
Ld167 × Lo454-24	0.30391	0.91503	0.85732	1.000	0.71831	0.03157	0.51402
Ld167 × Lo454-17	NA	0.69116	0.33434	NA	0.79356	0.16944	0.3524
Ld167 × Lo454-27	0.92083	0.32462	0.25682	NA	NA	NA	0.58106
Ld167 × Lo454-28	0.34066	1.000	0.35177	0.49015	0.36124	0.86629	0.43093
Ld167 × Lo4-24	0.47664	0.32159	0.68194	NA	0.85593	0.09508	0.4077
Ld371 × Ld531	0.76705	0.26389	0.40669	0.72311	0.58157	0.36275	0.47146
Ld371 × Ld704	0.84331	0.36035	0.50631	0.46111	0.11136	0.25328	0.27121
Ld371 × Lo454-23	0.89356	0.8221	0.68662	0.1923	1.000	0.95732	0.84381
Ld371 × Lo454-24	0.83624	0.32134	0.31301	0.40543	0.94672	0.04836	0.29495
Ld371 × Lo454-17	NA	0.31957	0.77841	NA	0.84066	0.1779	0.3404
Ld371 × Lo454-27	0.35467	0.23144	0.92778	NA	NA	NA	0.45985
Ld371 × Lo454-28	0.4375	0.57008	0.60114	1.000	0.89609	0.0928	0.37576
Ld371 × Lo4-24	0.42058	0.2971	0.53636	NA	0.775	0.1327	0.22071
Ld531 × Ld704	0.81288	0.81149	0.12412	0.38674	0.15543	0.61932	0.36818
Ld531 × Lo454-23	0.07538	0.13788	0.54545	0.84091	0.11351	0.06641	0.03737
Ld531 × Lo454-24	0.19268	0.92639	0.82361	1.000	0.59975	0.55025	0.81225
Ld531 × Lo454-17	NA	0.84457	0.15303	NA	0.97071	0.49293	0.71755
Ld531 × Lo454-27	0.47929	0.31073	0.73043	NA	NA	NA	0.31742
Ld531 × Lo454-28	0.34861	1.000	1.000	1.000	0.30404	0.90366	0.75455

(Continues)

TABLE A6 (Continued)

	Spitsbergen	Tromsø	Bodø	Helgoland	Roscoff	Quiberon	All
Ld531 × Lo4-24	0.52273	0.57109	0.19495	NA	0.12828	0.91831	0.5899
Ld704 × Lo454-23	0.50972	0.00947	0.53687	0.19646	0.44167	0.7471	0.13674
Ld704 × Lo454-24	0.4298	0.14419	0.69066	1.000	0.72083	0.80783	0.59609
Ld704 × Lo454-17	NA	0.68649	0.74924	NA	1.000	0.67487	0.92891
Ld704 × Lo454-27	0.11439	0.72702	0.63068	NA	NA	NA	0.41111
Ld704 × Lo454-28	0.24886	1.000	0.52702	1.000	0.44937	0.15909	0.32626
Ld704 × Lo4-24	0.70265	0.45909	0.84861	NA	1.000	0.67361	0.88182
Lo454-23 × Lo454-24	0.92702	0.65505	0.90543	0.65492	0.51919	0.31389	0.86705
Lo454-23 × Lo454-17	NA	0.4721	0.34811	NA	0.83005	0.6101	0.70707
Lo454-23 × Lo454-27	0.47083	0.65593	0.36629	NA	NA	NA	0.54091
Lo454-23 × Lo454-28	0.69482	0.72866	0.34167	0.06098	0.74419	0.9197	0.76465
Lo454-23 × Lo4-24	0.35202	0.8721	0.85316	NA	0.55833	0.36427	0.81338
Lo454-24 × Lo454-17	NA	0.21427	1.000	NA	0.96174	0.09684	0.32399
Lo454-24 × Lo454-27	0.23636	0.75164	1.000	NA	NA	NA	0.82412
Lo454-24 × Lo454-28	1.000	1.000	0.21465	1.000	0.89381	0.88232	0.96944
Lo454-24 × Lo4-24	0.11982	0.37437	0.07917	NA	0.40707	0.09482	0.02134
Lo454-17 × Lo454-27	NA	0.72412	1.000	NA	NA	NA	0.77513
Lo454-17 × Lo454-28	NA	1.000	1.000	NA	0.23914	0.63902	0.61717
Lo454-17 × Lo4-24	NA	0.6721	1.000	NA	0.1197	0.00745	0.05101
Lo454-27 × Lo454-28	0.02109	0.06742	1.000	NA	NA	NA	0.00303
Lo454-27 × Lo4-24	0.86869	0.84432	1.000	NA	NA	NA	0.98295
Lo454-28 × Lo4-24	0.51023	1.000	0.50189	NA	1.000	0.41717	0.70063

Notes: Microsatellite loci published for *Laminaria digitata* (Ld; Billot et al., 1998) and *Laminaria ochroleuca* (Lo; Coelho et al., 2014). The *p*-value after multiple testing correction for 5% nominal level is 0.000126. No linkage disequilibrium is significant in the dataset.

TABLE A7 Estimates of genetic diversity and deviation from random mating for each locus and each population of *Laminaria digitata* tested in this study.

Population	Locus	<i>n</i>	<i>N_a</i>	AR	<i>P_a</i>	<i>H_e</i>	<i>H_o</i>	<i>F_{IS}</i>
Spitsbergen	Ld148	26	3	2.808	0	0.212	0.231	-0.110
	Ld158	25	4	4	1	0.709	0.200	0.712
	Ld167	26	5	4.802	1	0.714	0.615	0.121
	Ld371	26	9	8.355	0	0.796	0.500	0.360
	Ld531	26	3	2.966	1	0.520	0.308	0.396
	Ld704	21	2	2	0	0.136	0.143	-0.077
	Lo454-23	26	5	4.61	0	0.531	0.615	-0.182
	Lo454-24	26	5	4.581	0	0.281	0.231	0.164
	Lo454-17	26	1	1	0	0.000	0.000	#NV
	Lo454-27	26	2	2	0	0.510	0.538	-0.077
	Lo454-28	26	3	2.808	0	0.446	0.500	-0.144
	Lo4-24	26	2	2	0	0.483	0.462	0.025
Tromsø	Ld148	30	3	3	0	0.603	0.800	-0.350
	Ld158	30	1	1	0	0.000	0.000	#NV
	Ld167	30	4	3.883	1	0.274	0.300	-0.113
	Ld371	30	9	8.456	1	0.793	0.367	0.530
	Ld531	30	3	2.89	0	0.159	0.167	-0.068
	Ld704	30	4	3.89	0	0.393	0.467	-0.209
	Lo454-23	30	5	4.614	0	0.667	0.600	0.086
	Lo454-24	30	4	3.976	0	0.444	0.500	-0.146
	Lo454-17	30	2	2	0	0.398	0.400	-0.023
	Lo454-27	30	2	1.976	0	0.097	0.033	0.649
	Lo454-28	30	2	1.7	1	0.033	0.033	-0.017
	Lo4-24	30	4	3.975	0	0.569	0.533	0.047
Bodø	Ld148	32	4	3.963	1	0.634	0.438	0.299
	Ld158	32	3	2.882	0	0.203	0.188	0.061
	Ld167	31	8	7.664	2	0.839	0.839	-0.016
	Ld371	31	15	12.946	1	0.871	0.613	0.285
	Ld531	32	3	2.874	0	0.177	0.156	0.101
	Ld704	32	5	4.884	1	0.684	0.688	-0.021
	Lo454-23	32	6	5.538	0	0.635	0.313	0.500
	Lo454-24	32	5	4.542	1	0.590	0.438	0.246
	Lo454-17	32	2	1.656	0	0.031	0.031	-0.016
	Lo454-27	32	2	1.999	0	0.173	0.188	-0.103
	Lo454-28	32	2	1.656	0	0.031	0.031	-0.016
	Lo4-24	32	3	2.963	0	0.549	0.594	-0.098
Helgoland	Ld148	34	2	2	0	0.504	0.500	-0.008
	Ld158	35	3	2.6	1	0.520	0.600	-0.169
	Ld167	35	4	3.687	0	0.512	0.600	-0.189
	Ld371	35	9	7.861	0	0.618	0.657	-0.078
	Ld531	35	4	3.937	0	0.493	0.314	0.353
	Ld704	35	2	2	0	0.487	0.457	0.048
	Lo454-23	35	3	2.843	0	0.535	0.371	0.295
	Lo454-24	35	2	1.6	0	0.029	0.029	-0.014
	Lo454-17	35	1	1	0	0.000	0.000	#NV
	Lo454-27	35	1	1	0	0.000	0.000	#NV

(Continues)

TABLE A7 (Continued)

Population	Locus	<i>n</i>	<i>N_a</i>	AR	<i>P_a</i>	<i>H_e</i>	<i>H_o</i>	<i>F_{IS}</i>
	Lo454-28	35	2	1.6	0	0.029	0.029	-0.014
	Lo4-24	35	1	1	0	0.000	0.000	#NV
Roscoff	Ld148	28	7	6.678	2	0.782	0.750	0.023
	Ld158	28	4	3.749	1	0.477	0.250	0.466
	Ld167	28	7	6.718	2	0.727	0.643	0.100
	Ld371	28	15	14.025	0	0.906	0.893	-0.003
	Ld531	28	4	3.997	0	0.658	0.571	0.115
	Ld704	28	4	3.691	0	0.475	0.429	0.081
	Lo454-23	28	9	8.211	1	0.779	0.714	0.067
	Lo454-24	28	4	3.737	1	0.410	0.286	0.290
	Lo454-17	28	2	2	0	0.299	0.357	-0.217
	Lo454-27	28	1	1	0	0.000	0.000	#NV
	Lo454-28	28	2	2	0	0.249	0.214	0.125
	Lo4-24	28	3	2.691	0	0.105	0.036	0.652
Quiberon	Ld148	28	6	5.497	0	0.664	0.643	0.014
	Ld158	28	3	2.941	0	0.257	0.143	0.434
	Ld167	28	5	4.441	0	0.318	0.321	-0.031
	Ld371	28	11	9.927	1	0.836	0.786	0.043
	Ld531	28	4	3.737	0	0.497	0.500	-0.023
	Ld704	28	3	2.75	0	0.408	0.321	0.199
	Lo454-23	28	7	6.191	1	0.519	0.536	-0.050
	Lo454-24	28	6	5	1	0.344	0.321	0.047
	Lo454-17	28	4	3.999	1	0.603	0.607	-0.025
	Lo454-27	28	1	1	0	0.000	0.000	#NV
	Lo454-28	28	2	2	0	0.503	0.536	-0.084
	Lo4-24	28	3	2.75	0	0.328	0.179	0.446

Notes: Locus, microsatellite loci published for *Laminaria digitata* (Ld; Billot et al., 1998) and *Laminaria ochroleuca* (*L_o*; Coelho et al., 2014); *n*, number of individuals for which the marker amplified; *N_a*, number of observed alleles; AR, allelic richness standardized for equal sample size (21 individuals); *P_a*, number of private alleles per locus; *H_e*, expected heterozygosity; *H_o*, observed heterozygosity; *F_{IS}*, fixation index (inbreeding coefficient) of individuals with respect to local subpopulation; #NV, no calculation of *F_{IS}* in monomorphic loci. Note that in Helgoland, Roscoff and Quiberon, the locus Lo454-27 is fixed while it is polymorphic for Spitsbergen, Tromsø and Bodø. This explains why this locus was not included in the study of Robuchon et al. (2014).

TABLE A8 Fixation index (*F_{ST}*) for each pair of the *Laminaria digitata* populations tested in this study

	Tromsø	Bodø	Helgoland	Roscoff	Quiberon
Spitsbergen	0.422	0.344	0.468	0.338	0.444
Tromsø		0.293	0.582	0.466	0.520
Bodø			0.442	0.319	0.385
Helgoland				0.156	0.352
Roscoff					0.162

Notes: All *p*-values obtained with 300 permutations using FSTAT were 0.003 and therefore significant (the *p*-value corrected for multiple testing is .003).

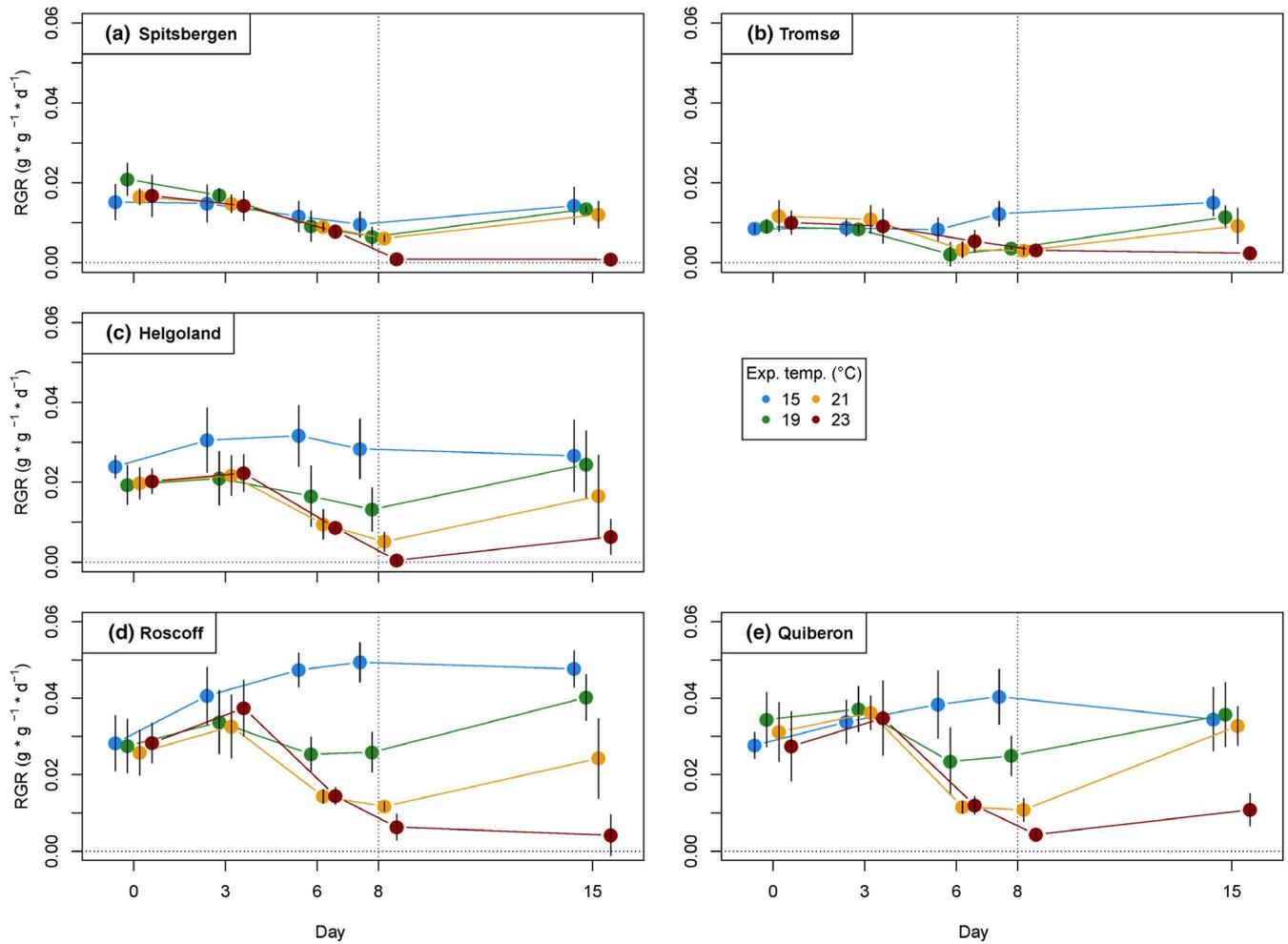


FIGURE A1 Relative growth rates (RGR) of *Laminaria digitata* disks from (a) Spitsbergen, (b) Tromsø, (c) Helgoland, (d) Roscoff, and (e) Quiberon over the heat stress experiment. Points represent growth rates between subsequent measuring days. Mean values \pm SD ($n = 5$, for Spitsbergen $n = 4$). Points at day 0 represent growth over acclimation at 15°C, the end of the heat treatment at day 8 is marked with a vertical dotted line, and zero growth is marked with a horizontal dotted line. For statistical analysis, see Table A1.

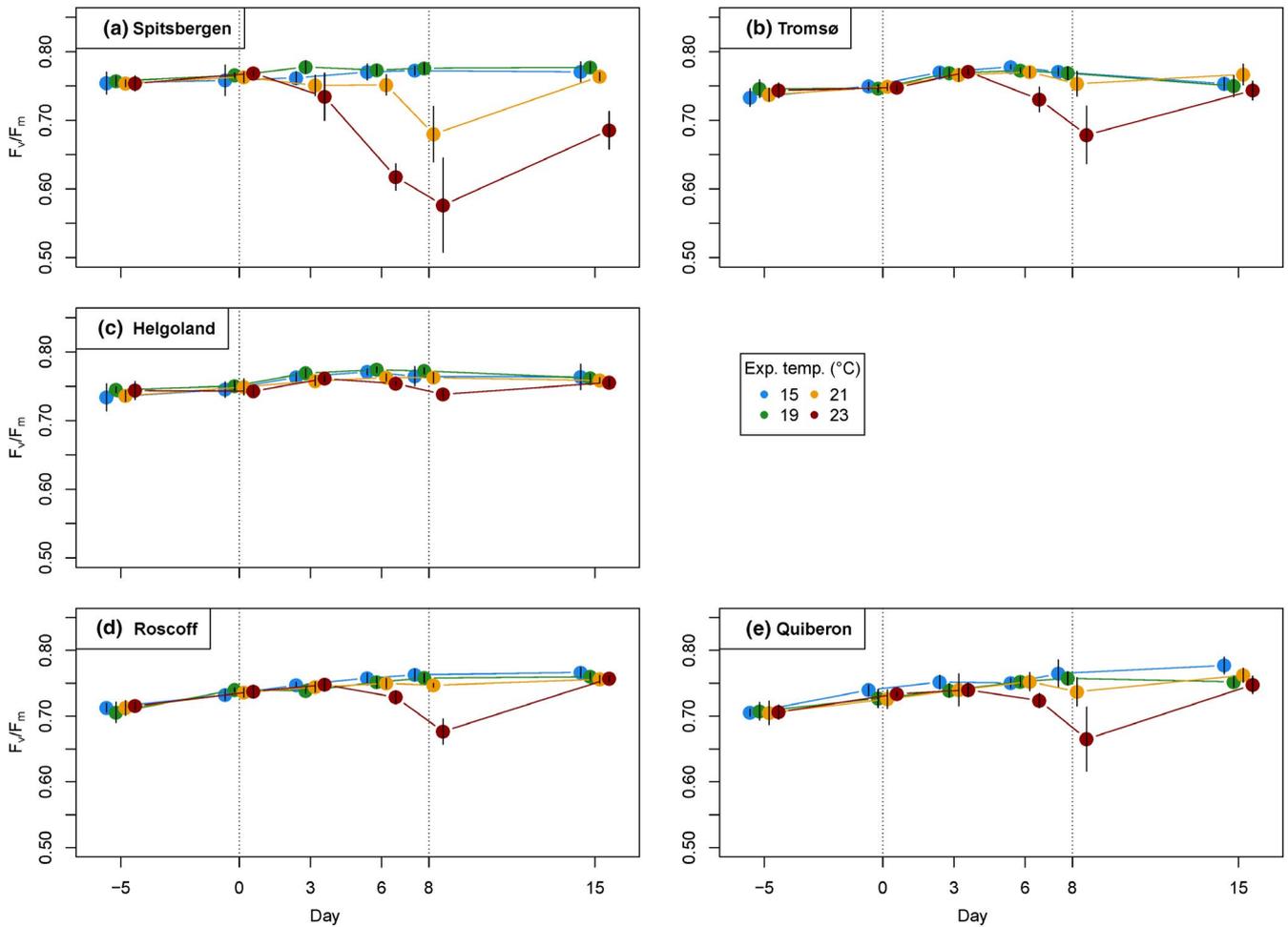


FIGURE A2 Maximum quantum yield (F_v/F_m) of *Laminaria digitata* disks from (a) Spitsbergen, (b) Tromsø, (c) Helgoland, (d) Roscoff, and (e) Quiberon over the heat stress experiment. Mean values \pm SD ($n = 5$, for Spitsbergen $n = 4$). End of the acclimation at 15°C and end of the heat treatment are marked with dotted lines. For statistical analysis, see Table A1.

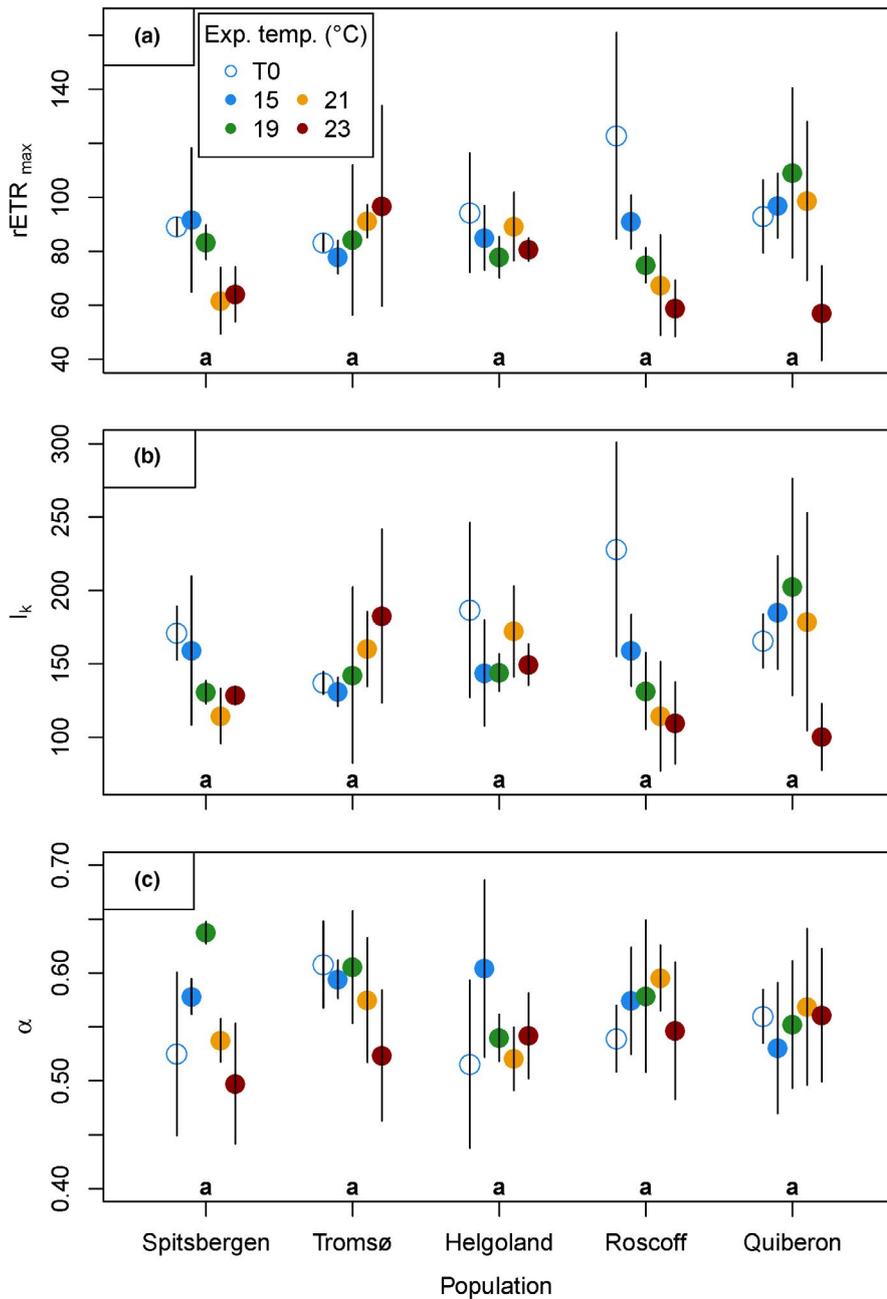
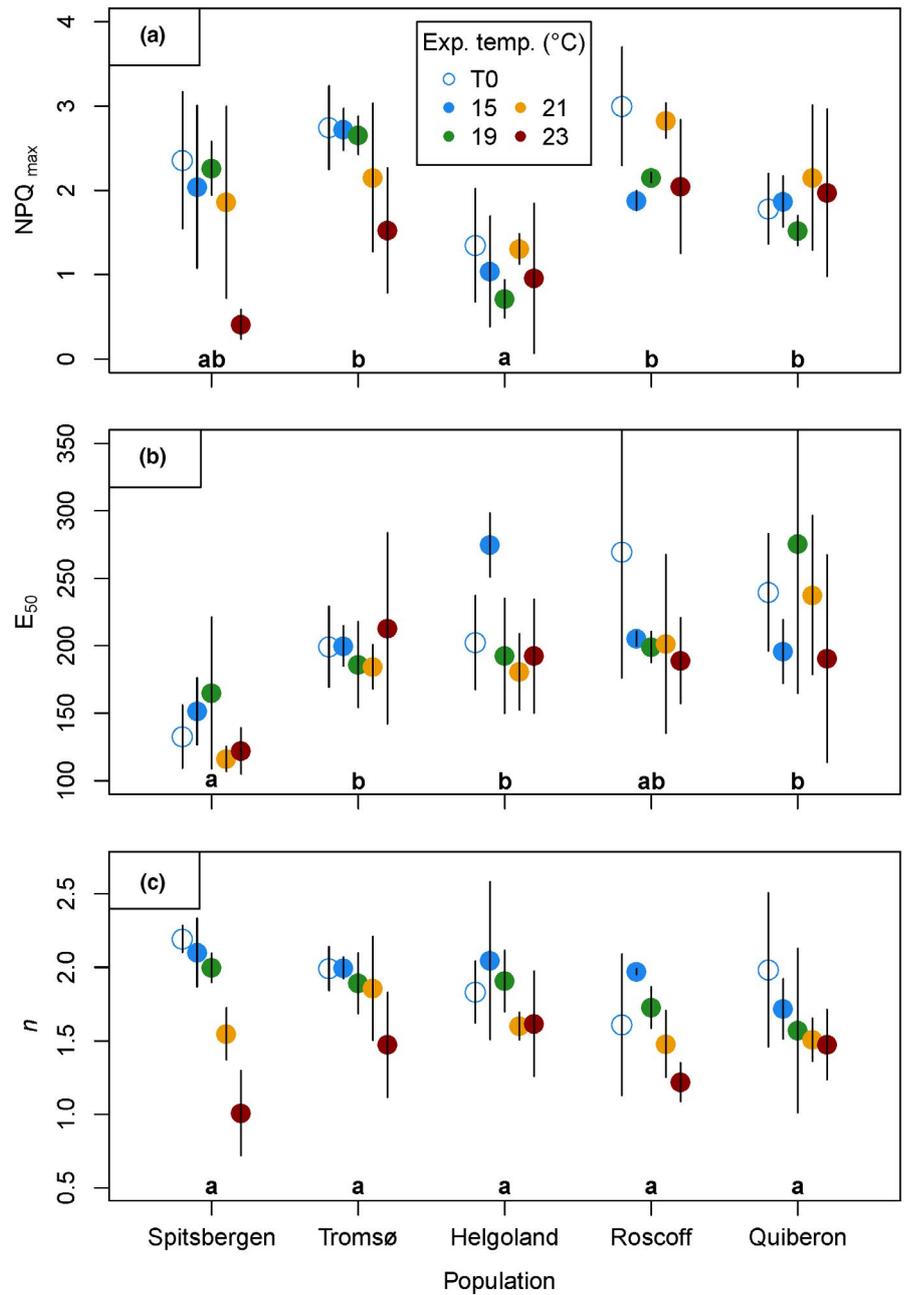


FIGURE A3 Photoacclimation parameters of *Laminaria digitata* disks obtained via rapid light curves after acclimation at 15°C (day 0, empty circles) and after the heat treatment (day 8, colored points). (a) Maximum relative electron transport rate $rETR_{max}$ (relative unit), (b) saturation irradiance I_k ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), (c) photosynthetic efficiency α ($rETR/\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Mean values \pm SD ($n = 3$, for Spitsbergen $n = 2$). Analyses of variance returned no significant differences between populations (indicated by lowercase letters) and temperatures (Table A2).

FIGURE A4 Nonphotochemical quenching parameters of *Laminaria digitata* disks obtained via rapid light curves after acclimation at 15°C (day 0, empty circles) and after the heat treatment (day 8, colored points). (a) Maximum nonphotochemical quenching NPQ_{max} (relative unit), (b) saturation irradiance E_{50} ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), (c) sigmoidicity coefficient n (unitless). Mean values \pm SD ($n = 3$, for Spitsbergen $n = 2$). Significant differences between mean population responses are indicated by lowercase letters (Table A3; Tukey tests, $p < .05$).



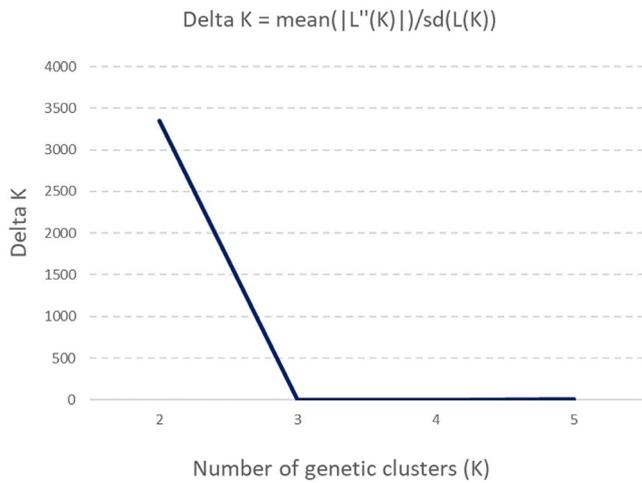


FIGURE A5 ΔK (Evanno et al., 2005) plotted against K, associated with K = 2 to K = 5 obtained with Structure Harvester during the analysis of genetic structure of *Laminaria digitata* populations

Annexes S3

**Figures et Tableaux supplémentaires
du Chapitre 3**

APPENDIX

Table S1. Pairwise F_{ST} values calculated according to the method of Weir and Cockerham (1984) using GENETIX (below the diagonal) and their significance calculated with 1000 permutations using the same software (above the diagonal).

	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	S17	S18	S19	S20	S21	S22	S23	S24	S25	S26	S27	S28	S29	S30	S31	S32	S33	S34	S35	S36	S37	S38		
S1		NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		
S2	0,024		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		
S3	0,088	0,081		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		
S4	0,127	0,106	0,129		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		
S5	0,139	0,134	0,144	0,197		NS	NS	NS	NS	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		
S6	0,148	0,127	0,141	0,181	0,012		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S7	0,141	0,136	0,133	0,182	0,017	0,023		NS	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S8	0,11	0,114	0,123	0,185	0,012	0,022	0,016		NS	NS	*	NS	*	*	NS	*	*	NS	*	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S9	0,133	0,135	0,11	0,194	0,015	0,041	0,024	0,004		NS	*	*	*	*	*	*	*	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S10	0,11	0,096	0,115	0,153	0,018	0,024	0,026	0,007	0,017		*	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S11	0,12	0,124	0,145	0,195	0,083	0,079	0,08	0,054	0,074	0,039		NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S12	0,115	0,109	0,149	0,189	0,042	0,042	0,05	0,02	0,036	0,005	0,022		NS	NS	NS	NS	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S13	0,117	0,12	0,15	0,194	0,047	0,046	0,058	0,023	0,036	0,014	0,021	-0,006		NS	NS	NS	*	NS	NS	NS	NS	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S14	0,114	0,119	0,123	0,185	0,037	0,044	0,052	0,025	0,021	0,004	0,028	0,008	0,002		NS	NS	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S15	0,113	0,111	0,139	0,195	0,047	0,052	0,05	0,019	0,03	0,004	0,042	0,001	0,006	0,008		NS	*	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS	*	*	*	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S16	0,105	0,098	0,124	0,167	0,041	0,04	0,053	0,026	0,034	-0,001	0,027	0	-0,003	-0,005	0,002		*	NS	NS	NS	NS	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S17	0,132	0,144	0,134	0,226	0,056	0,067	0,07	0,036	0,033	0,033	0,042	0,023	0,021	0,019	0,028	0,023		NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S18	0,12	0,122	0,12	0,199	0,017	0,032	0,035	0,005	0,006	0,001	0,03	0,006	0,004	-0,005	0,013	0,005	0,009		NS	NS	NS	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S19	0,093	0,092	0,129	0,174	0,046	0,054	0,062	0,022	0,042	0,01	0,047	0,011	0,02	0,019	0,01	0,006	0,044	0,018		NS	NS	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S20	0,114	0,111	0,136	0,209	0,038	0,053	0,058	0,019	0,036	0,012	0,059	0,019	0,026	0,019	0,008	0,015	0,044	0,018	0,006		NS	NS	*	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S21	0,126	0,111	0,155	0,202	0,066	0,058	0,083	0,04	0,065	0,021	0,056	0,015	0,019	0,019	0,011	0,01	0,058	0,03	0,007	0,007		NS	*	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S22	0,13	0,113	0,151	0,185	0,048	0,051	0,073	0,037	0,051	0,007	0,062	0,014	0,026	0,02	0,016	0,014	0,051	0,022	0,006	0,009	0,005		*	NS	NS	*	*	NS	*	*	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	
S23	0,192	0,185	0,217	0,275	0,077	0,105	0,092	0,07	0,079	0,066	0,121	0,073	0,076	0,075	0,056	0,065	0,103	0,075	0,072	0,05	0,066	0,081		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S24	0,159	0,138	0,167	0,228	0,059	0,062	0,06	0,03	0,049	0,018	0,072	0,027	0,033	0,031	0,019	0,026	0,061	0,028	0,029	0,012	0,018	0,017	0,066		NS	*	*	NS	NS	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
S25	0,172	0,144	0,209	0,235	0,101	0,096	0,111	0,072	0,104	0,047	0,095	0,039	0,053	0,064	0,033	0,042	0,093	0,071	0,036	0,037	0,024	0,025	0,085	0,019		*	*	NS	NS	*	*	NS	NS	*	*	*	*	*		
S26	0,222	0,195	0,233	0,291	0,071	0,069	0,099	0,066	0,082	0,046	0,132	0,059	0,071	0,064	0,046	0,057	0,097	0,065	0,056	0,041	0,04	0,03	0,081	0,029	0,052		*	*	NS	NS	*	*	*	*	*	*	*	*		
S27	0,243	0,221	0,214	0,317	0,165	0,153	0,188	0,151	0,149	0,131	0,16	0,137	0,129	0,108	0,131	0,115	0,149	0,127	0,137	0,119	0,111	0,122	0,176	0,124	0,164	0,135		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		
S28	0,176	0,172	0,21	0,27	0,083	0,095	0,103	0,056	0,068	0,036	0,1	0,039	0,038	0,032	0,026	0,034	0,077	0,046	0,044	0,033	0,028	0,032	0,076	0,017	0,044	0,037	0,124		NS	NS	*	*	*	*	*	*	*	*		
S29	0,192	0,175	0,213	0,278	0,085	0,083	0,097	0,058	0,079	0,043	0,107	0,043	0,051	0,05	0,029	0,043	0,079	0,057	0,047	0,028	0,023	0,03	0,07	0,005	0,02	0,016	0,121	0,006		NS	*	*	*	*	*	*	*	*		
S30	0,178	0,167	0,205	0,265	0,083	0,082	0,097	0,056	0,076	0,038	0,08	0,031	0,042	0,037	0,026	0,036	0,065	0,046	0,038	0,028	0,017	0,018	0,08	0,011	0,022	0,019	0,107	0,013	-0,005		*	*	*	*	*	*	*	*		
S31	0,187	0,167	0,211	0,268	0,068	0,069	0,085	0,042	0,081	0,048	0,086	0,035	0,05	0,064	0,044	0,053	0,083	0,047	0,041	0,045	0,046	0,045	0,094	0,035	0,045	0,056	0,185	0,06	0,05	0,055		*	*	*	*	*	*	*	*	
S32	0,298	0,292	0,312	0,391	0,142	0,153	0,161	0,125	0,136	0,123	0,187	0,131	0,124	0,121	0,104	0,123	0,158	0,123	0,123	0,083	0,101	0,116	0,118	0,059	0,12	0,068	0,189	0,068	0,057	0,085	0,121		*	*	*	*	*	*	*	
S33	0,239	0,272	0,284	0,387	0,164	0,181	0,168	0,125	0,133	0,132	0,157	0,113	0,106	0,107	0,093	0,119	0,13	0,117	0,117	0,083	0,106	0,132	0,139	0,096	0,155	0,135	0,211	0,084	0,103	0,104	0,154	0,086		NS	*	*	*	*	*	*
S34	0,264	0,285	0,31	0,395	0,17	0,185	0,174	0,136	0,161	0,137	0,182	0,13	0,131	0,13	0,109	0,133	0,164	0,138	0,123	0,082	0,105	0,13	0,136	0,08	0,136	0,122	0,225	0,088	0,087	0,098	0,15	0,057	0,019		*	*	*	*	*	*
S35	0,228	0,224	0,242	0,337	0,122	0,125	0,114	0,087	0,119	0,105	0,134	0,108	0,109	0,111	0,096	0,112	0,134	0,102	0,1	0,064	0,088	0,104	0,115	0,046	0,114	0,091	0,184	0,089	0,068	0,077	0,096	0,048	0,074	0,055		*	*	*	*	
S36	0,203	0,177	0,21	0,261	0,066	0,067	0,083	0,056	0,071	0,037	0,084	0,045	0,052	0,055	0,052	0,053	0,069	0,036	0,075	0,054	0,062	0,052	0,115	0,04	0,066	0,087	0,189	0,076	0,072	0,073	0,06	0,147	0,184	0,182	0,137		*	*		
S37	0,182	0,168	0,172	0,249	0,07	0,08	0,069	0,056	0,062	0,036	0,068	0,05	0,055	0,048	0,059	0,056	0,051	0,029	0,076	0,053	0,076	0,057	0,134	0,043	0,086	0,107	0,188	0,092	0,089	0,077	0,09	0,164	0,158	0,168	0,119	0,025		*		
S38	0,284	0,278	0,229	0,356</																																				

Table S2. Habitat discontinuity estimated by the proportion of the geographic distance occupied by rocky substrata (values are the same below and above the diagonal). The colour scale illustrates whether the proportion gets near to 1 (red, no habitat discontinuity) or 0 (blue, maximum habitat discontinuity).

	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	S17	S18	S19	S20	S21	S22	S23	S24	S25	S26	S27	S28	S29	S30	S31	S32	S33	S34	S35	S36	S37	S38
S1		0.889	0.418	0.916	0.784	0.824	0.556	0.608	0.663	0.642	0.699	0.715	0.716	0.735	0.738	0.739	0.744	0.748	0.788	0.792	0.795	0.797	0.801	0.800	0.798	0.797	0.784	0.783	0.768	0.751	0.710	0.706	0.710	0.716	0.720	0.627	0.651	0.485
S2	0.889		0.494	1.000	0.782	0.827	0.617	0.662	0.712	0.678	0.730	0.745	0.746	0.763	0.766	0.767	0.771	0.774	0.810	0.814	0.816	0.818	0.822	0.820	0.818	0.815	0.802	0.800	0.784	0.765	0.723	0.718	0.721	0.727	0.731	0.634	0.658	0.489
S3	0.418	0.494		0.621	0.801	0.843	0.541	0.556	0.668	0.644	0.705	0.722	0.724	0.744	0.746	0.747	0.753	0.756	0.803	0.807	0.810	0.812	0.816	0.814	0.812	0.810	0.796	0.795	0.780	0.762	0.721	0.716	0.719	0.725	0.729	0.635	0.658	0.491
S4	0.916	1.000	0.621		0.726	0.793	0.579	0.731	0.672	0.636	0.706	0.725	0.726	0.748	0.750	0.751	0.757	0.761	0.804	0.808	0.811	0.813	0.818	0.816	0.814	0.811	0.797	0.794	0.778	0.758	0.713	0.709	0.713	0.719	0.723	0.624	0.650	0.478
S5	0.784	0.782	0.801	0.726		1.000	0.834	0.737	0.810	0.718	0.781	0.796	0.798	0.816	0.818	0.819	0.820	0.823	0.859	0.862	0.864	0.866	0.869	0.867	0.864	0.860	0.841	0.839	0.820	0.794	0.743	0.736	0.739	0.746	0.749	0.640	0.665	0.483
S6	0.824	0.827	0.843	0.793	1.000		0.715	0.593	0.715	0.623	0.749	0.774	0.776	0.804	0.807	0.808	0.811	0.815	0.860	0.864	0.867	0.869	0.873	0.870	0.867	0.861	0.838	0.836	0.814	0.786	0.728	0.722	0.726	0.733	0.738	0.621	0.650	0.463
S7	0.556	0.617	0.541	0.579	0.834	0.715		0.886	0.880	0.710	0.793	0.811	0.812	0.833	0.836	0.837	0.836	0.840	0.876	0.880	0.882	0.883	0.887	0.884	0.881	0.875	0.856	0.851	0.829	0.800	0.744	0.736	0.739	0.746	0.750	0.634	0.661	0.474
S8	0.608	0.662	0.556	0.731	0.737	0.593	0.886		1.000	0.704	0.802	0.821	0.823	0.845	0.847	0.849	0.847	0.850	0.887	0.890	0.892	0.894	0.897	0.894	0.890	0.884	0.863	0.858	0.835	0.804	0.744	0.736	0.740	0.747	0.751	0.631	0.659	0.469
S9	0.663	0.712	0.668	0.672	0.810	0.715	0.880	1.000		0.580	0.757	0.787	0.789	0.819	0.823	0.824	0.825	0.830	0.876	0.880	0.882	0.884	0.888	0.884	0.881	0.874	0.852	0.847	0.822	0.791	0.729	0.722	0.726	0.734	0.739	0.617	0.648	0.457
S10	0.642	0.678	0.644	0.636	0.718	0.623	0.710	0.704	0.580		0.969	0.917	0.898	0.940	0.923	0.940	0.910	0.916	0.954	0.956	0.956	0.957	0.959	0.952	0.945	0.932	0.896	0.887	0.849	0.802	0.720	0.712	0.717	0.728	0.734	0.592	0.631	0.426
S11	0.699	0.730	0.705	0.706	0.781	0.749	0.793	0.802	0.757	0.969		0.953	0.956	0.979	0.980	0.981	0.934	0.939	0.968	0.970	0.968	0.969	0.971	0.963	0.955	0.942	0.903	0.893	0.854	0.804	0.719	0.711	0.717	0.728	0.734	0.590	0.629	0.423
S12	0.715	0.745	0.722	0.725	0.796	0.774	0.811	0.821	0.787	0.917	0.953		1.000	1.000	1.000	1.000	0.927	0.933	0.971	0.972	0.971	0.972	0.973	0.964	0.956	0.941	0.898	0.887	0.845	0.793	0.704	0.697	0.704	0.716	0.722	0.577	0.619	0.413
S13	0.716	0.746	0.724	0.726	0.798	0.776	0.812	0.823	0.789	0.898	0.956	1.000		1.000	1.000	0.931	0.880	0.893	0.956	0.959	0.958	0.960	0.962	0.953	0.944	0.929	0.886	0.875	0.832	0.781	0.691	0.686	0.694	0.706	0.713	0.568	0.612	0.407
S14	0.735	0.763	0.744	0.748	0.816	0.804	0.833	0.845	0.819	0.940	0.979	1.000	1.000		1.000	1.000	0.875	0.900	0.973	0.975	0.973	0.974	0.976	0.965	0.954	0.936	0.886	0.874	0.825	0.770	0.676	0.672	0.681	0.695	0.703	0.555	0.602	0.396
S15	0.738	0.766	0.746	0.750	0.818	0.807	0.836	0.847	0.823	0.923	0.980	1.000	1.000	1.000		1.000	0.794	0.834	0.954	0.957	0.957	0.958	0.961	0.951	0.941	0.924	0.875	0.864	0.816	0.763	0.670	0.667	0.677	0.691	0.698	0.553	0.600	0.395
S16	0.739	0.767	0.747	0.751	0.819	0.808	0.837	0.849	0.824	0.940	0.981	1.000	0.931	1.000	1.000		0.831	0.863	0.962	0.965	0.963	0.965	0.968	0.957	0.946	0.929	0.880	0.868	0.821	0.767	0.673	0.669	0.679	0.693	0.700	0.554	0.601	0.396
S17	0.744	0.771	0.753	0.757	0.820	0.811	0.836	0.847	0.825	0.910	0.934	0.927	0.890	0.875	0.794	0.831		1.000	1.000	1.000	0.994	0.995	0.995	0.981	0.968	0.946	0.887	0.874	0.819	0.760	0.660	0.657	0.669	0.684	0.692	0.542	0.593	0.386
S18	0.748	0.774	0.756	0.761	0.823	0.815	0.840	0.850	0.830	0.916	0.939	0.933	0.893	0.900	0.834	0.863	1.000		1.000	1.000	0.994	0.995	0.995	0.980	0.967	0.944	0.883	0.869	0.813	0.754	0.652	0.651	0.663	0.679	0.687	0.538	0.589	0.382
S19	0.788	0.810	0.803	0.804	0.859	0.860	0.876	0.887	0.876	0.954	0.968	0.971	0.956	0.973	0.954	0.962	1.000	1.000		1.000	0.972	0.977	0.984	0.943	0.911	0.867	0.755	0.743	0.662	0.622	0.517	0.540	0.566	0.592	0.605	0.464	0.533	0.333
S20	0.792	0.814	0.807	0.808	0.862	0.864	0.880	0.890	0.880	0.956	0.970	0.972	0.959	0.975	0.957	0.965	1.000	1.000	1.000		0.949	0.965	0.979	0.927	0.889	0.842	0.719	0.710	0.626	0.596	0.493	0.522	0.551	0.578	0.593	0.454	0.526	0.327
S21	0.795	0.816	0.810	0.811	0.864	0.867	0.882	0.892	0.882	0.956	0.968	0.971	0.958	0.973	0.957	0.963	0.994	0.994	0.972	0.949		1.000	1.000	0.916	0.865	0.810	0.669	0.666	0.579	0.565	0.465	0.500	0.533	0.563	0.578	0.442	0.517	0.320
S22	0.797	0.818	0.812	0.813	0.866	0.869	0.883	0.894	0.884	0.957	0.969	0.972	0.960	0.974	0.958	0.965	0.995	0.994	0.977	0.965	1.000		1.000	0.825	0.774	0.735	0.590	0.602	0.518	0.528	0.435	0.478	0.514	0.546	0.563	0.430	0.509	0.313
S23	0.801	0.822	0.816	0.818	0.869	0.873	0.887	0.897	0.888	0.959	0.971	0.973	0.962	0.976	0.961	0.968	0.995	0.995	0.984	0.979	1.000	1.000		0.648	0.653	0.608	0.541	0.628	0.533	0.537	0.439	0.482	0.518	0.551	0.567	0.432	0.511	0.313
S24	0.800	0.820	0.814	0.816	0.867	0.870	0.884	0.894	0.884	0.952	0.963	0.964	0.953	0.965	0.951	0.957	0.981	0.980	0.943	0.927	0.916	0.825	0.648		0.648	0.651	0.489	0.626	0.523	0.532	0.433	0.478	0.515	0.549	0.566	0.429	0.509	0.311
S25	0.798	0.818	0.812	0.814	0.864	0.867	0.881	0.890	0.881	0.945	0.955	0.956	0.944	0.954	0.941	0.946	0.968	0.967	0.911	0.889	0.865	0.774	0.653	0.648		0.666	0.456	0.204	0.215	0.381	0.329	0.400	0.448	0.488	0.508	0.393	0.481	0.293
S26	0.797	0.815	0.810	0.811	0.860	0.861	0.875	0.884	0.874	0.932	0.942	0.941	0.929	0.936	0.924	0.929	0.946	0.944	0.867	0.842	0.810	0.735	0.808	0.851	0.666		0.342	0.444	0.363	0.463	0.376	0.439	0.485	0.523	0.543	0.410	0.497	0.300
S27	0.784	0.802	0.796	0.797	0.841	0.838	0.856	0.863	0.852	0.896	0.903	0.898	0.886	0.886	0.875	0.880	0.887	0.883	0.755	0.719	0.669	0.590	0.541	0.489	0.456	0.342		0.194	0.207	0.375	0.325	0.397	0.446	0.485	0.506	0.392	0.480	0.293
S28	0.783	0.800	0.795	0.794	0.839	0.836	0.851	0.858	0.847	0.887	0.893	0.887	0.875	0.874	0.864	0.868	0.874	0.869	0.743	0.710	0.666	0.602	0.628	0.626	0.204	0.444	0.194		0.237	0.469	0.096	0.123	0.202	0.257	0.286	0.268	0.374	0.234
S29	0.768	0.784	0.780	0.778	0.820	0.814	0.829	0.835	0.822	0.849	0.854	0.845	0.832	0.825	0.816	0.821	0.819	0.813	0.662	0.626	0.579	0.518	0.533	0.523	0.215	0.363	0.207	0.237		0.543	0.214	0.183	0.259	0.314	0.342	0.298	0.403	0.248
S30	0.751	0.765	0.762	0.758	0.794	0.786	0.800	0.804	0.791	0.802	0.804	0.793	0.781	0.770	0.763	0.767	0.760	0.754	0.622	0.596	0.565	0.528	0.537	0.532	0.381	0.463	0.375	0.469	0.543		0.235	0.418	0.501	0.561	0.590	0.397	0.503	0.283
S31	0.710	0.723	0.721	0.713	0.743	0.728	0.744	0.744	0.729	0.720	0.719	0.704	0.691	0.676	0.670	0.673	0.660	0.652	0.517	0.493	0.465	0.435	0.439	0.43														

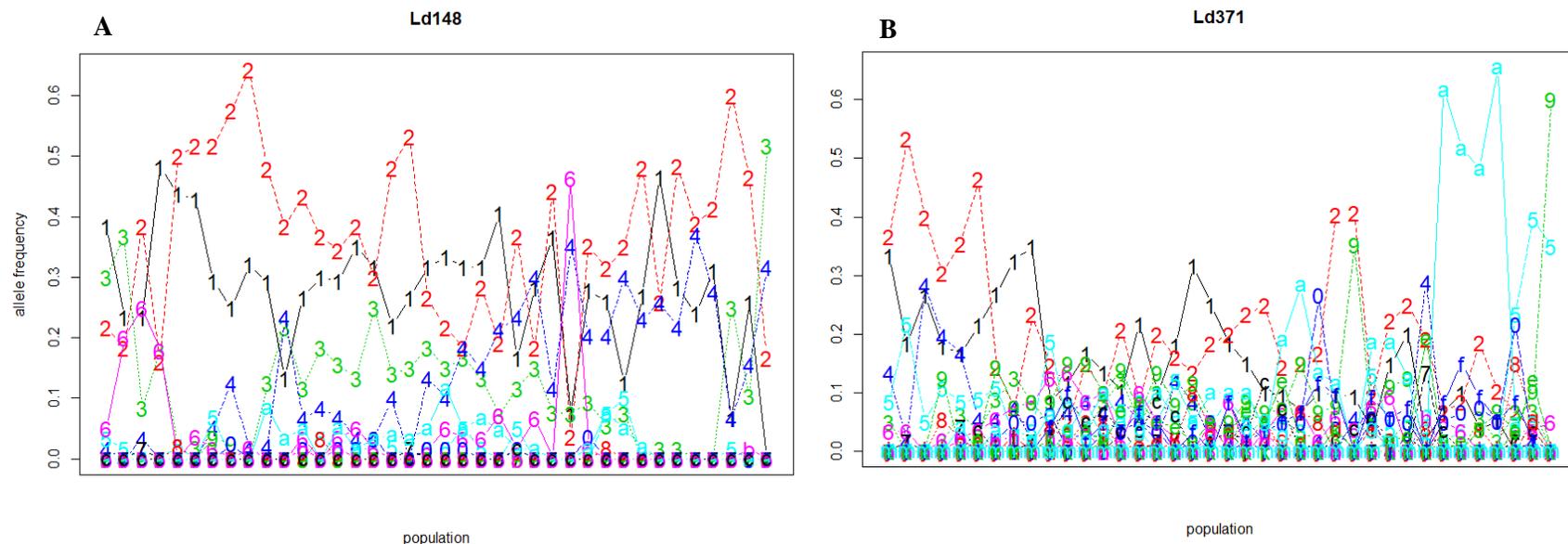


Figure S1. Allelic frequency from the Southern (left hand side of the figures) towards the Northern (right hand side of the figures) populations. The numbers correspond to different alleles observed at each marker. **A.** For marker Ld148, **B.** For marker Ld371.

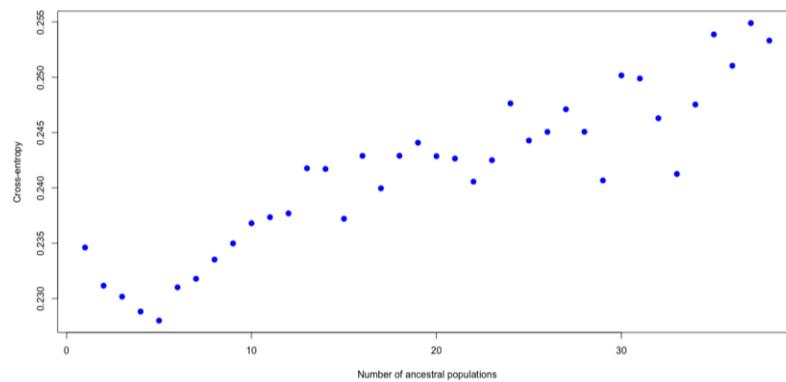


Figure S2. Cross entropy result obtained in the LEA analyses, using $\alpha = 100$. The number of genetic clusters that minimize the cross-entropy criterion is $K = 5$.

Annexes S4

**Figure et Tableau supplémentaire du
Chapitre 4**

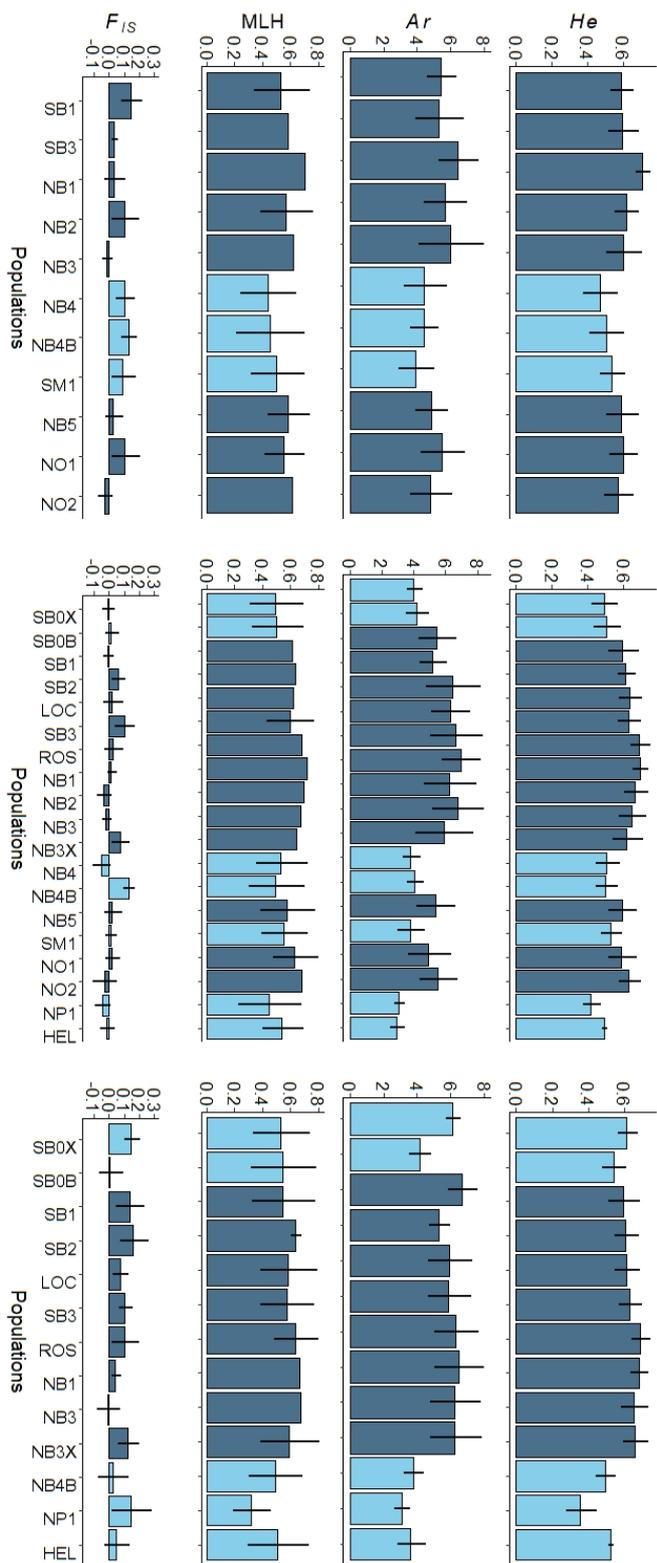


Figure S4.1 – H_e , A_r , F_{IS} et MLH calculés en T1 (1^e colonne), T2 (2^e colonne) et T3 (3^e colonne). Pour H_e , A_r et F_{IS} l'écart-type est calculé parmi les 6 locus, tandis que le MLH est calculé parmi les individus.

Table S4.1 – Proportions des populations présentant des allèles privés (Pa) parmi les populations marginales/isolées (“autres”) et parmi les population centrales pour chaque pas de temps.

	T1 (centrales)	T1 (autres)	T2 (centrales)	T2 (autres)	T3 (centrales)	T3 (autres)
Nb pop avec Pa / Nb tot pops	4 / 8	1 / 3	6 / 12	2 / 7	7 / 8	3 / 5

Annexes S5

**Tableaux supplémentaires du
Chapitre 5**

“Development of tools to rapidly identify cryptic species and characterize their genetic diversity in different European kelp species”

Journal of Applied Phycology

Stéphane Mauger, Louise Fouqueau, Komlan Avia, Lauric Reynes, Ester A. Serrao, João Neiva & Myriam Valero.

Corresponding author: Stéphane Mauger

Roscoff Marine Station

stephane.mauger@sb-roscoff.fr

Table S1 Geographical location of the populations used in the study and sample size (n) including the wide scale and the single population sampling.

Species	Populations	n	Latitude (N)	Longitude (W)	
<i>Laminaria digitata</i>	Stubhallet, Norway*	13	79.2013	11.7767	
	Hansneset, Norway*	25	79.0111	12.1900	
	Hvammur, Iceland	1	65.4827	-22.4008	
	Tjarno, Sweden	1	58.8811	11.1056	
	Clachan, Scotland	1	56.3171	-5.5832	
	Frederiksborg, Denmark	1	56.0436	12.6267	
	Londonderry, Ireland	1	55.2525	7.6186	
	Helgoland, Germany	1	54.1779	7.8926	
	Treaddur, Wales	1	53.2786	-4.6236	
	Wissant, France	1	50.9036	1.6712	
	Plymouth, United Kingdom	1	50.3150	-4.0836	
	Roscoff, France	32	48.7275	-4.0079	
	Saint Malo, France	1	48.6967	-1.9186	
	Ouessant, France	1	48.4506	-5.0958	
	Quiberon, France	1	47.4700	-3.0914	
	Halifax, Canada	1	44.4936	-63.9186	
	Bar Harbor, USA	1	44.3894	-68.1977	
	<i>Laminaria hyberborea</i>	Forsøl, Norway	1	70.7214	23.8131
		Maskar, Sweden	1	58.8539	10.9772
Lon Liath, Scotland		1	56.9828	-5.8433	
Helgoland, Germany		1	54.1779	7.8926	
Pembrokeshire, Wales		1	51.6850	-5.1138	
County Cork, Ireland		1	51.4739	-9.5124	
La Hague, France		1	49.6900	-1.9365	
Roscoff, France		32	48.7289	-4.0079	
Landéda, France		1	48.6158	-4.6037	
Camaret-sur-Mer, France		1	48.2881	-4.6000	
Quiberon, France		1	47.4700	-3.0914	
Le Croisic, France		1	47.2536	-2.6350	
Moledo, Portugal		1	41.8349	-8.8763	
<i>Laminaria ochroleuca</i>		Ile-de-Bréhat, France	1	48.8330	-3.0077
		Ile pigued, France	1	48.7329	-3.9704
		Landéda, France	16	48.6158	-4.6037
	Ile-Molène, France	1	48.3936	-4.9527	
	Le Conquet, France	1	48.3582	-4.7812	
	Ile-de-Sein, France	1	48.0326	-4.8348	
	Ile-des-Glénan, France	1	47.7213	-4.0000	
	São Bartolomeu do Mar, Portugal	1	41.5716	-8.7997	
	Ericeira, Portugal	1	38.9619	-9.4205	
	El Jadida, Morocco	1	33.2519	-8.4969	
	Essaouira, Morocco	1	31.4952	-9.7902	
<i>Laminaria rodriguezii</i>	Cap Camarat, France	2	43.1666	6.7333	
	Banc Magaud_1, France	16	43.0333	6.5833	
	Banc Magaud_2, France	2	43.0333	6.5833	
	Bonifacio, France	2	41.3491	9.3166	
<i>Laminaria pallida</i>	Swakopmund, Namibia	11	-22.6724	14.5221	
<i>Hedophyllum nigripes</i>	Spitzbergen, Norway	8	78.9480	11.8849	
	Stubhallet, Norway*	5	79.2013	11.7767	
	Hansneset, Norway*	9	79.0111	12.1900	

The populations in bold correspond to those used to examine the within populations polymorphism. The populations with * correspond to those used to test the primer combinations on specimens from the same site in which *L. digitata* and *H. nigripes* species co-occurred in sympatry.

Table S2 Removed contigs from the draft assembled genome that contained published markers

Locus	Contigs no.	Study
Ld1_124	10005	Billot et al 1998
Ld2_148	7906	Billot et al 1998
Ld2_158	4964	Billot et al 1998
Ld2_167	506	Billot et al 1998
Ld2_225	45649	Billot et al 1998
Ld2_357	48816	Billot et al 1998
Ld2_371	74542	Billot et al 1998
Ld2_520	79664	Billot et al 1998
Ld2_531	22811	Billot et al 1998
Ld2_704	6665	Billot et al 1998
Lo4_24	8468	Coelho et al 2014
LoVVIV_10	4477	Coelho et al 2014
LoVVIV_13	2387	Coelho et al 2014
LoVVIV_15	52998	Coelho et al 2014
LoVVIV_16	10622	Coelho et al 2014
LoVVIV_17	6887	Coelho et al 2014
LoVVIV_23	4727	Coelho et al 2014
LoVVIV_24	19992	Coelho et al 2014
LoVVIV_27	56090	Coelho et al 2014
LoVVIV_28	51886	Coelho et al 2014
AW401303	59231	Brennan et al 2014
CN466672	12546	Brennan et al 2014
CN467658	5588	Brennan et al 2014

Table S3 Steps involved in the selection of *L. digitata* microsatellite markers, with the percentage of loci with specific motif types (Di-, Tri-, Tetra- and Pentanucleotide) associated to each step.

Reduction step	Di	Tri	Tetra	Penta	Number of retained loci
SPUTNIK output	33,861 (11.1%)	151,588 (49.6%)	54,408 (17.8%)	65,789 (21.5%)	305 646
Primer3 output	30,900 (11.3%)	138,604 (50.7%)	49,062 (18%)	54,665 (20%)	273 231
Unique loci with "N" base removed	8,792 (15.7%)	25,672 (45.8%)	10,353 (18.5%)	11,217 (20%)	56 034
Final selection (highest number of repeats)	16 (17.7%)	32 (33.3%)	32 (33.3%)	16 (17.7%)	96
Positive amplification	4 (10.8%)	13 (35.1%)	12 (32.4%)	8 (21.6%)	37
PCR product of the expected size and polymorphic over species range distribution	3 (15%)	7 (35%)	6 (30%)	4 (20%)	20
Rate of success to obtain polymorphic marker	3/16 (18.8%)	7/32 (21.9%)	6/32 (18.8%)	4/16 (25%)	20/96 (20.8%)

The percentage of loci with specific motif types is also presented for each step of the selection process.

Di, loci with dinucleotide repeat motifs; Tri, loci with trinucleotide repeat motifs; Tetra, loci with tetranucleotide repeat motifs and Penta, loci with pentanucleotide repeat motifs.

Table S4 Technical information concerning the 17 microsatellite primers selected from *L. digitata* genome, which were not retained because they were monomorphic ($N_a=1$)

Locus	Source	Contigs no.	Primers sequences (5'-3')	Repeat motif	Dye	Ta (°C)	MgCl ₂ (mM)	N _a	Size range (bp)
Ld19_007	This study	24030	F: GTGTTGGTGTGATGCGAAG R: ACAGATACAGCGGGACAAA	(TC) ₄₅	VIC	68 ↓ 58	2.0	1	167
Ld19_018	This study	70736	F: GGTCCAGTCAAAGCACGG R: CTTATGTCGCCAGCCTCT	(AAGGC) ₁₆	VIC	68 ↓ 58	2.0	1	148
Ld19_022	This study	34069	F: GACACAACCCAACCCAACC R: GCCTAATAACACGGGCTCA	(AACAC) ₂₄	NED	68 ↓ 58	2.0	1	196
Ld19_026	This study	17071	F: CGTGTGTGTTATGCTGTGTTG R: CGTTATGTCGGTCTTTCACCT	(TTGTG) ₄₂	PET	68 ↓ 58	2.0	1	320
Ld19_029	This study	22583	F: CAAACCATACCATACCACACCA R: GATGTTCCACGACACCTTCC	(ACCAT) ₆₅	FAM	68 ↓ 58	2.0	1	381
Ld19_035	This study	65710	F: AGTGGTGTGGTGGTTAGATGG R: GAGGGTAGGGAGGGATGG	(TCCC) ₁₆	NED	68 ↓ 58	2.0	1	143
Ld19_040	This study	15190	F: CACCAAACCAAGACAGGTAA R: CGTAAACCGTAAACTGGCGTAA	(GTCC) ₄	NED	68 ↓ 58	2.0	1	152
Ld19_041	This study	523	F: CTTGGGTTTCTTGCTTGGTTT R: GCGAGTGAGTGAGTGAGT	(TGCT) ₂₆	PET	68 ↓ 58	2.0	1	193
Ld19_045	This study	28907	F: GATGGATGGATGGATGGGT R: TAGGCGACCAAGGAGTAACA	(GATT) ₂₄	PET	68 ↓ 58	2.0	1	196
Ld19_046	This study	51189	F: CGTGGAACTAACGCTTGCC R: CGAAACGATGAGAGCAGGT	(ACCC) ₂₄	PET	68 ↓ 58	2.0	1	159
Ld19_050	This study	45250	F: CTGGAGACGGGAGCGAGA R: GCGTGATTTGCTTACGAG	(TTGA) ₅₂	FAM	68 ↓ 58	2.0	1	286
Ld19_068	This study	4762	F: ATTGGCGGTGGCGGTGATG R: GCAGCAAGAGCAGCAAGAG	(GGT) ₂₆	PET	68 ↓ 58	2.0	1	149
Ld19_070	This study	4834	F: CAACAACACCACAACCATCAC R: ACGGGAAATACAGCAGGACA	(CAC) ₂₅	VIC	68 ↓ 58	2.0	1	139
Ld19_075	This study	1337	F: CTGCTGCTGTTGCTGTTG R: CTCTCGGAACGACGAACGA	(AGT) ₄₁	FAM	68 ↓ 58	2.0	1	197
Ld19_079	This study	24310	F: ATCTGCTTCTGTGGCGAG R: TTCGGACAACACTACAATGAGGG	(CAC) ₃₈	VIC	68 ↓ 58	2.0	1	175
Ld19_085	This study	40040	F: TCGTGGGTCCTATTTACTATTT R: ATTACTGTGGGTGTGGCAG	(CTA) ₆₉	VIC	68 ↓ 58	2.0	1	273
Ld19_088	This study	15109	F: TACTGGACCTCACGATTGGTT R: CTGCTTCTACTCTGCTGCC	(GCA) ₄	VIC	68 ↓ 58	2.0	1	225

F, forward primer (labeled with fluorescent dye); R, reverse primer; Ta, annealing temperature (start T (°C) ↓ final T (°C)) and MgCl₂ concentration used for PCR (mM).

N_a number of alleles, observed size range in base pairs (bp).

Table S5 Expected sizes of PCR products for rapid species identification

	PCR 1 (bp)	PCR 2 (bp)	PCR 2 (bp)
<i>L. digitata</i>	386	345	601
<i>L. hyperborea</i>	574	166	601
<i>H. nigripes</i>	144	-	601
<i>L. ochroleuca</i>	-	-	601

Expected size fragment in base pairs (bp) with positive control.

Annexes S6

Analyses démographiques

Introduction

Comme nous l'avons déjà exposé dans les différents chapitres, nous nous attendons à un plus fort effet de la dérive génétique dans les populations marginales par rapport aux populations situées en centre d'aire de distribution. Cet effet peut s'accompagner d'une augmentation de la dépression de consanguinité dans les populations marginales, qui peut favoriser la mise en place de la parthénogenèse géographique (*cf.* Chapitre 7). En effet, la reproduction asexuée, en évitant la reproduction entre apparentés peut diminuer l'effet de la dépression de consanguinité et éventuellement favoriser la persistance des populations en limite d'aire. Chez les algues brunes, il existe relativement peu d'études ayant montré des changements de systèmes de reproduction en limite d'aire de distribution. Chez *Fucus vesiculosus*, espèce se reproduisant sexuellement dans la majeure partie de son aire de distribution, Tatarenkov et al. (2005) ont montré dans les populations de la mer Baltique dont l'habitat est caractérisé par une très faible salinité, un mode de reproduction clonal atypique. De même, Hoshino et al. (2021) ont récemment démontré la mise en place de la parthénogenèse géographique chez une autre espèce d'algue brune, *Scytosiphon lomentari*. Chez *L. digitata*, Oppliger et al. (2014) ont mis en évidence une altération du mode de reproduction sexuée dans la population de Quiberon, située en limite Sud de son aire de distribution. En effet, après avoir récolté une trentaine d'individus sur le terrain dans trois populations le long des côtes Bretonnes, les auteurs ont montré que la majorité des sporophytes produisait des spores non réduites (diploïdes) dans la population de Quiberon alors que tous les sporophytes (à l'exception d'un) provenant des autres populations produisaient des spores haploïdes. De plus, par des suivis du développement des spores en laboratoire, les auteurs ont pu mettre en évidence que les spores diploïdes se développaient en gamétophytes diploïdes dont la morphologie est comparable aux gamétophytes haploïdes.

Il existe trois mécanismes pouvant expliquer cette non réduction des spores (1) l'automixie correspondant à la fusion des produits de première ou deuxième division de la méiose, entraînant une diminution de l'hétérozygotie, (2) l'apomixie se traduisant par

des géotypes identiques aux géotypes parentaux et (3) l'endomitose correspondant à un doublement du génome haploïde permettant de conserver l'hétérozygotie (Figure 7). Après géotypage des gamétophytes, Oppliger et al. (2014) observent que les gamétophytes diploïdes sont principalement homozygotes, et concluent que le mécanisme impliqué serait l'automixie. En parallèle, ces auteurs montrent que la production de spores est relativement réduite dans cette population en limite d'aire mettant en doute quant au devenir de cette population.

L'objectif de cette étude était de comparer l'importance de la dépression de consanguinité dans la population de Quiberon (située en limite d'aire) par rapport à la population de Perharidy (située près de Roscoff, centre d'aire). Ceci a été effectuée en comparant la structure génétique entre les premiers stades de recrutement (recrues) et entre les adultes. Ces analyses ont été effectuées sur deux intervalles de temps, afin de tester si la population de Quiberon montrait une plus grande instabilité démographique.

Matériels et méthodes

Provenance des échantillons

Les échantillons étudiés proviennent de deux sites : un situé en limite d'aire de distribution (Quiberon) et un situé en centre d'aire de distribution, à proximité de Roscoff (Perharidy). Sur ces deux sites, des suivis démographiques ont été effectués en 2011 et 2018 à l'aide de quadrats fixes de 25cm² permettant de délimiter la zone de prélèvement. Ces suivis avaient pour but de comparer la démographie et la recolonisation entre les deux sites. L'emplacement de chaque quadrat était retrouvé à l'aide d'un système de visse et de bagues fixées dans la roche, et la totalité des individus se trouvant à l'intérieur des quadrats a été prélevée à la fin du suivi.

Différenciation entre classes d'âge

À partir de ces échantillons, nous avons distingué deux classes d'âge (recrues et adultes) selon la taille des individus (Figure ??) : les individus mesurant moins de 5cm

de long ont été considérés comme des *recrues* (*i.e.* individus de moins d'un an); tandis que les individus de plus de 5cm ont été considérés comme des *adultes*. Lors des suivis, un morceau de thalle d'environ 1cm² a été découpé à l'aide d'un emporte-pièce dans la zone méristématique chez les adultes, tandis que l'ensemble du sporophyte a été prélevé pour les recrues. Les échantillons récoltés ont ensuite été conditionnés dans des sachets contenant des gels de silice dans le but de les déshydrater et ainsi mieux les conserver.

Extraction ADN et géotypage

Avant l'extraction de l'ADN, l'identification des individus a été validée à l'aide de la méthode rapide développée dans le chapitre 5. Les méthodes d'extraction, d'amplification des microsattellites, de lecture et de correction sont identiques au chapitre 5. Tous les échantillons ont été géotypés à l'aide de 17 marqueurs (6 marqueurs précédemment développés par Billot et al. (1998), 3 par Brennan et al. (2014) et 7 développés dans le chapitre 5). Après identification des individus, et en conservant seulement les individus avec au maximum un marqueur pour lequel les données étaient manquantes (parmi le 17 marqueurs utilisés), 594 individus ont été retenus pour les analyses.

Analyse des indices de diversité, de système de reproduction et de la structure génétique

Dans le but de comparer la diversité génétique et le système de reproduction parmi les adultes et les recrues, nous avons regroupé les quadrats par période d'échantillonnage au sein de chaque site. Pour les estimateurs de diversité génétique, nous avons utilisé : N_a (nombre d'allèles par locus) et H_e (hétérozygotie attendue) calculés à l'aide du logiciel GENETIX (Belkhir et al., 2004) ainsi que A_r (richesse allélique) à l'aide du logiciel FSTAT (Goudet, 2001). Deux estimateurs du système de reproduction ont été calculés : le F_{IS} qui mesure l'écart par rapport à la panmixie, a été calculé selon la méthode de Weir et Cockerham (1984) sur le logiciel GENETIX; et un indice de déséquilibre de liaison multilocus, \bar{r}_d , calculé avec le logiciel Multilocus (Agapow et Burt, 2001). Leur significativité a été testé à l'aide de 1000 permutations avec les logiciels respectifs. La

différenciation génétique entre chaque paire de population a été estimée à l'aide de l'indice F_{ST} , calculé selon la méthode de Weir et Cockerham (1984) avec le logiciel GENETIX et leur significativité a été testée à l'aide de 1000 permutations.

Analyses statistiques

Afin de tester l'effet du site, l'effet de la période d'échantillonnage et l'interaction site*(période d'échantillonnage) sur les indices de diversité He et Ar estimés chez les adultes, nous avons effectué une analyse de variance à deux facteurs croisés à l'aide du logiciel MINITAB (Version 19 ; 2020.2.0). Afin de tester les différences de F_{IS} entre stades (adultes et juvéniles), entre sites et entre périodes d'échantillonnage, nous avons effectué une analyse de variance à trois facteurs qui a également permis de tester les trois d'interactions : stades*sites, stades*(période d'échantillonnage) et sites*(période d'échantillonnage) à l'aide du logiciel MINITAB. Les comparaisons multiples de moyennes ont été effectuées à l'aide de la méthode de Tukey.

Résultats

Diversité génétique et système de reproduction

Les indices sont donnés dans le Tableau S6.1. Quelle que soit la période considérée, les adultes de la population de Quiberon sont associés à des valeurs de He plus faibles que celles observées pour Perharidy ($p = 0.042$). Cependant, nous n'avons pas observé de différence significative pour l'indice Ar entre les deux populations ($p = 0.232$). Quel que soit l'indice de diversité génétique, la date d'échantillonnage n'apparaît pas comme significative ($p = 0.545$ pour He et $p = 0.374$ pour Ar).

Système de reproduction et comparaison adultes/recrues

D'après les résultats des tests de permutations, toutes les valeurs de F_{IS} apparaissent comme significativement supérieures à zéro (*i.e.* déficit en hétérozygotes, *cf.* Tableau S6.1). Cependant, l'effet de la classe d'individus (recrues ou adultes) n'apparaît pas

Figure S6.1 – Tableau avec les résultats sur les indices de diversité génétique et le F_{IS} calculés pour les adultes et recrues, échantillonnés à Quiberon et Perharidy en 2011 et 2018. Pour chaque indice (N_a , Ar , He , F_{IS}), la moyenne et l’erreur standard (SE) sont donnés. N correspond au nombre d’individus utilisé dans les analyses. # : indice calculé sur l’ensemble des populations avec 33 individus par population. *** lorsque les valeurs apparaissent significativement différentes de zéro ($p < 0.001$) d’après le résultat des permutations effectuées sur GENETIX.

		N			N_a	$Ar^{\#}$	He	Fis
Perharidy	Adultes	2011	95	Moyennes	11,647	9,026	0,680	0,119***
				SE	1,118	3,57	0,037	0,025
		2018	51	Moyennes	10,11	9,072	0,683	0,259***
				SE	0,94	3,293	0,031	0,040
	Recrues	2011	47	Moyennes	10,235	9,310	0,685	0,240***
				SE	0,885	3,205	0,034	0,040
	2018	73	Moyennes	10,647	8,807	0,657	0,199***	
			SE	0,974	2,994	0,032	0,039	
Quiberon	Adultes	2011	68	Moyennes	10,824	8,793	0,619	0,225***
				SE	1,189	3,770	0,043	0,032
		2018	65	Moyennes	8,647	7,145	0,557	0,098***
				SE	1,272	4,082	0,059	0,029
	Recrues	2011	161	Moyennes	12,882	8,000	0,619	0,173***
				SE	1,266	2,831	0,043	0,036
	2018	34	Moyennes	7,059	7,011	0,568	0,101***	
			SE	0,615	2,522	0,053	0,056	

comme significatif dans les valeurs de F_{IS} (Test de Tukey, $p = 0.881$). Les résultats de l’ANOVA suggèrent qu’en moyenne, le F_{IS} est plus élevé à Perharidy qu’à Quiberon ($p = 0.047$). Comme attendu d’après les résultats du chapitre 4, nous observons une plus forte variation temporelle dans la population de Quiberon (interaction date*site : $p = 0.01$) que dans celle de Perharidy. De plus, bien que les valeurs du F_{IS} semblent globalement stable dans le temps, une interaction date*site est observée. En effet, nous constatons une diminution du F_{IS} dans le temps uniquement dans le site de Quiberon. Les résultats sur le F_{IS} sont confirmés par l’analyse du déséquilibre de liaison multilocus (Tableau S6.2). En effet, toutes les valeurs de \bar{r}_d sont significativement positives à l’exception de la dernière période à Quiberon. Tout comme pour le F_{IS} , aucune différence majeure n’est observée pour cet indice entre adultes et recrues.

Figure S6.2 – Déséquilibre de liaison multilocus (\bar{r}_d) calculé à l'aide du logiciel Multilocus pour chaque population, chaque période d'étude et chaque classe d'âge. *** lorsque les valeurs apparaissent significativement différentes de zéro ($p < 0.001$) d'après le résultat des permutations effectuées sur Multilocus.

	Perharidy		Quiberon	
	2011	2018	2011	2018
Adultes	0.0169***	0.0236***	0.0438***	0.0002
Recrues	0.0263***	0.0190***	0.0678***	0.0053

Figure S6.3 – Différenciation génétique entre populations, classes d'âge et périodes d'échantillonnage, calculée à l'aide de l'indice F_{ST} calculé selon la méthode de Weir et Cockerham (1984) sur GENETIX. Toutes les valeurs apparaissent comme significativement différentes de 0 selon le test de permutations (1000) effectué sur le même logiciel. Les populations : Per correspond à Perharidy, Qui à Quiberon ; dates : 2011 et 2018 et les stades : A correspond aux adultes et R aux recrues.

	Per2011A	Per2011R	Per2018A	Per2018R	Qui2011A	Qui2011R	Qui2018A
Per2011A	0.000						
Per2011R	0.021	0.000					
Per2018A	0.009	0.021	0.000				
Per2018R	0.008	0.026	0.009	0.000			
Qui2011A	0.044	0.013	0.040	0.047	0.000		
Qui2011R	0.050	0.015	0.045	0.052	0.005	0.000	
Qui2018A	0.077	0.030	0.073	0.081	0.014	0.011	0.000
Qui2018R	0.070	0.027	0.068	0.075	0.011	0.008	0.010

Différenciation génétique

Les valeurs de F_{ST} entre paires de populations et classes d'âge sont données dans le Tableau S6.3. Toutes les valeurs sont significativement supérieures à zéro d'après les tests de permutations. La différenciation intra-sites entre dates d'échantillonnage (en bleu) ou entre classes d'âge (en vert) est généralement plus faible que la différenciation inter-sites (rouge). Nous pouvons constater qu'il existe une différenciation génétique beaucoup plus élevée entre adultes et recrues dans la population de Perharidy 2011.

Discussion

Les résultats découlant de cette étude permettent de confirmer que la population en limite d'aire est associée à une diversité génétique plus faible qu'en centre d'aire de distribution (tel qu'observé dans les chapitres 2, 3 et 4). Les résultats permettent également de mettre en évidence un fort déficit en hétérozygotes ainsi qu'un fort déséquilibre de liaison au sein des deux populations (Tableau S6.1). Contrairement à l'étude effectuée par Oppliger et al. (2014), nous avons pu identifier que le départ par rapport à la panmixie était plus important dans la population de Perharidy que dans la population de Quiberon. Ceci peut provenir du fait que dans le cadre de cette étude, nous avons regroupé les données génétiques obtenus à partir d'échantillons récoltés dans différents quadrats séparés de plusieurs mètres. Ainsi, à partir de ces résultats, il est difficile de distinguer l'effet de la sous-structure de l'effet de la consanguinité dans le départ par rapport à la panmixie dans les deux populations. Afin de mieux distinguer ces deux effets, il serait intéressant d'effectuer des mesures de valeur sélective parmi les descendants obtenus à partir de différents types de croisements, dans le but d'identifier des effets de dépression de consanguinité. Bien que la valeur de F_{IS} ne diffère pas significativement entre classes d'âges, il est intéressant de constater que le F_{IS} diminue dans le temps au sein de chaque classe d'âge à Quiberon (chez les adultes, le F_{IS} passe de 0.225 à 0.098 ; chez les recrues le F_{IS} passe de 0.173 à 0.101). Une diminution du F_{IS} dans le temps semble contraire aux attendus d'une augmentation de la consanguinité dans la population marginale. Néanmoins ce résultat pourrait être lié au fait que le nombre d'allèle diminue dans le temps au sein de cette population (pour l'indice N_a et A_r , Tableau S6.1), ce qui pourrait indiquer la fixation de certains allèles, expliquant alors la diminution du F_{IS} dans le temps ; ou encore à un biais d'échantillonnage, dans le cas où l'échantillonnage n'a pas été effectué de la même manière aux deux périodes. Au sein de la population de Quiberon, nous avons également pu constater une diminution du déséquilibre de liaison multilocus (Tableau S6.2). Une diminution du déséquilibre multilocus pourrait provenir de la présence de la sélection, néanmoins cette hypothèse impliquerait

que les marqueurs microsatellites, supposés neutres, sont en liaison physique avec des locus sous sélection. Une autre hypothèse est liée à l'effet de la recombinaison qui viendrait casser les déséquilibres de liaison (tel que montré par de Meeûs et Balloux, 2004 à l'aide de simulations). Néanmoins il semble difficile de pouvoir déduire des informations sur le système de reproduction à partir de ces résultats.

Annexes S7

**Méthodes supplémentaires de
Fouqueau et Roze (2021)**

Initialization.

All demes are initially populated with N_{eq} individuals, given by equation 1 (r_m is readjusted if needed to ensure that $N_{\text{eq}} \geq 30$ in the central part of the population). As in Polechová and Barton (2015), a series of clines is set up at loci coding for the quantitative trait in the central part of the population, in order to ensure that demes in the central part are already well adapted. At migration–selection equilibrium, the equation for each cline is given by :

$$p(x) = \frac{1}{1 + \exp\left(-\frac{4(x-x_0)}{\omega_{\text{cl}}}\right)} \quad (\text{S7.1})$$

where p is the frequency of allele 1, x the spatial position and x_0 the position of the center of the cline (at which $p = 0.5$), and where the cline width is given by $\omega_{\text{cl}} = 4\sigma/\sqrt{2s}$ (Barton 1999). The total number of demes n_d is adjusted if necessary to ensure that $n_d \geq 3\omega_{\text{cl}}$; in the case of narrow clines, the program also ensures that the central part of the population comprises at least 100 demes. The number of loci coding for the trait (L) is also readjusted if necessary to ensure that $L \geq b n_d/\alpha$, so that the phenotypic optimum can be reached everywhere. The L_{cl} initial clines are separated by a spatial distance α/b , and a proportion $(L - L_{\text{cl}})/2$ of loci (randomly sampled among the L loci) are fixed for allele 1 (the remaining loci being fixed for allele 0), in order to ensure that $\bar{z} = \theta$ in the area where clines are set up. For each of the L_{cl} clines, a locus is sampled randomly, and the allele carried by each individual of deme x at this locus is switched to 1 if a random number drawn from a uniform distribution between 0 and 1 is lower than $p(x)$. Demes located outside the area where clines are set up are not well adapted ($\bar{z} \neq \theta$), and as a consequence population density quickly drops to zero in those demes; they can be later recolonized as the population expands.

Measures and numbers of generations.

Genetic and genic variances are measured every 1,000 generations within each deme, after each step of the life cycle (selection, recombination and dispersal). The genetic

variance V_g corresponds to the variance of z within the deme, while the genic variance is given by $V_{g,0} = \alpha^2 \sum_{i=1}^L p_i q_i$, where p_i and q_i are the frequencies of the two alleles at locus i . Values of V_g and $V_{g,0}$ after selection (before recombination) are obtained by weighting each individual by its relative fitness. The program also measures the mean phenotype \bar{z} and migration load, given by equation 3. In the case of obligately sexual populations (without letting the reproductive mode evolve), simulations generally lasted 50,000 generations. For most simulations of obligately asexual populations, only phenotypic moments were measured and we used a modified program in which only the total number of alleles 1 in the genome of each individual is represented (without representing explicitly the L loci, in order to increase execution speed); however, measures of $V_{g,0}$ and D (Figure S2) were obtained for some parameter values using the standard program. Because asexual populations took longer to reach their range limit, simulations were run over a larger number of generations (500,000 in the case of Figures 5, 6, S6–S8). Simulations in which we let the reproductive mode evolve generally lasted 60,000 generations, asexual mutants being introduced after 30,000 preliminary generations (to let the sexual population reach its range limit first), or after 100 preliminary generations (to let the reproductive mode evolve during range expansion).

Selection – dispersal – recombination.

A different program represented gametic dispersal, so that recombination occurs just after dispersal, before selection (instead of occurring after selection, before dispersal as in our standard program). In that case, female gametes migrate first according to the dispersal kernel. The probability that a female gamete present in deme i is fertilized by a male gamete immigrating from deme j is then given by $\overline{W_{\sigma j}} m_{ij} / \sum_k (\overline{W_{\sigma k}} m_{ik})$ where $\overline{W_{\sigma j}}$ is the average male fitness in deme j , and m_{ij} the probability that a gamete produced in deme j migrates to deme i . Once the deme of origin of the male gamete has been drawn, a father is sampled according to its male fitness as in the standard program.

Annexes S8

**Figures supplémentaires de Fouqueau
et Roze (2021)**

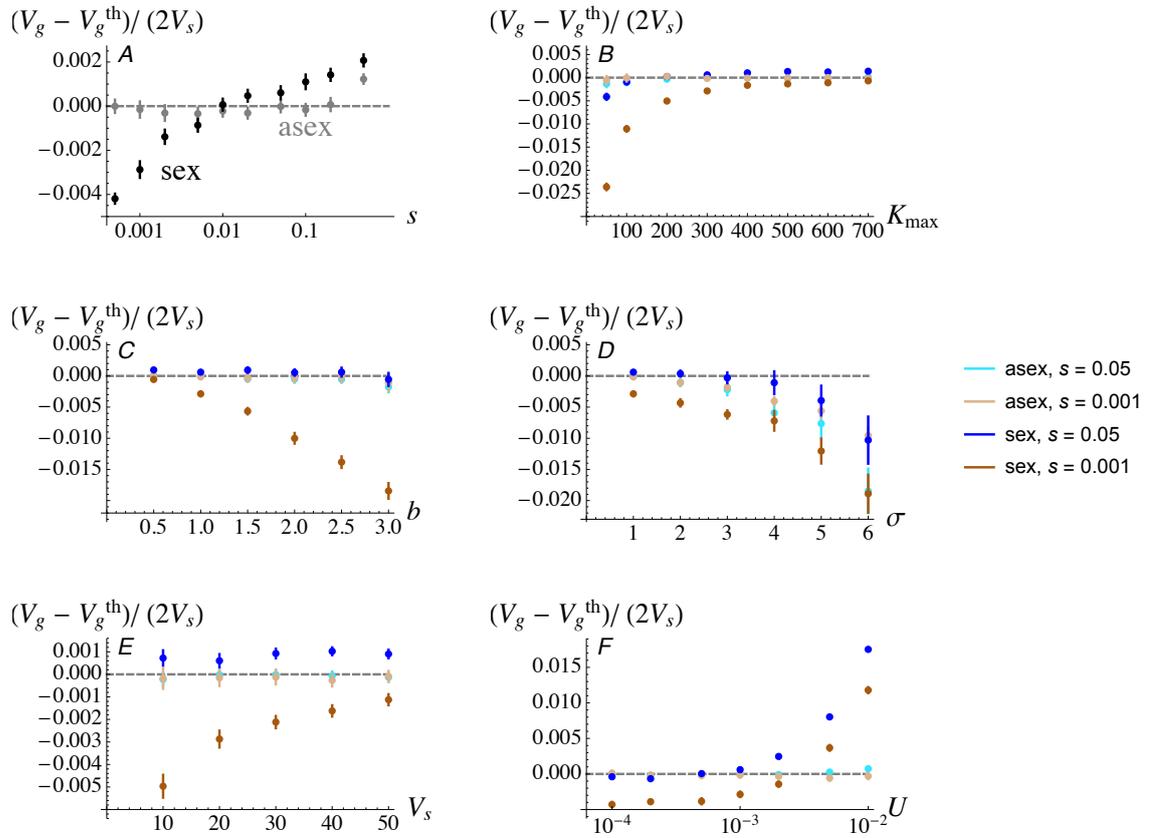


Figure S1. Difference between the average genetic variance V_g per deme observed in the simulations (in the central part of the population) and the theoretical prediction given by equation 6 (V_g^{th}), scaled by $2V_s$, in sexual and asexual populations. Parameter values are as in Figure 3.

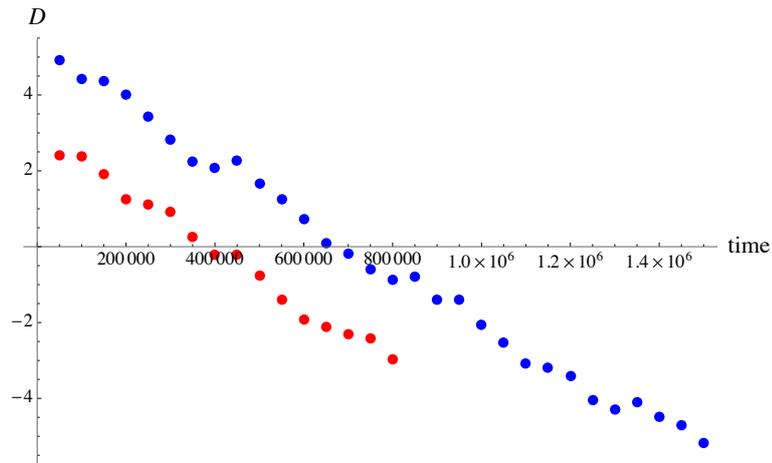


Figure S2. Dynamics of the contribution of linkage disequilibria to the genetic variance (D , averaged over central demes) over time, in asexual populations with $s = 0.001$, $V_s = 20$, $\sigma = 4$, $b = 1$, $r_m = 1.1$, $K_{\max} = 300$ (blue) and $K_{\max} = 3,000$ (red).

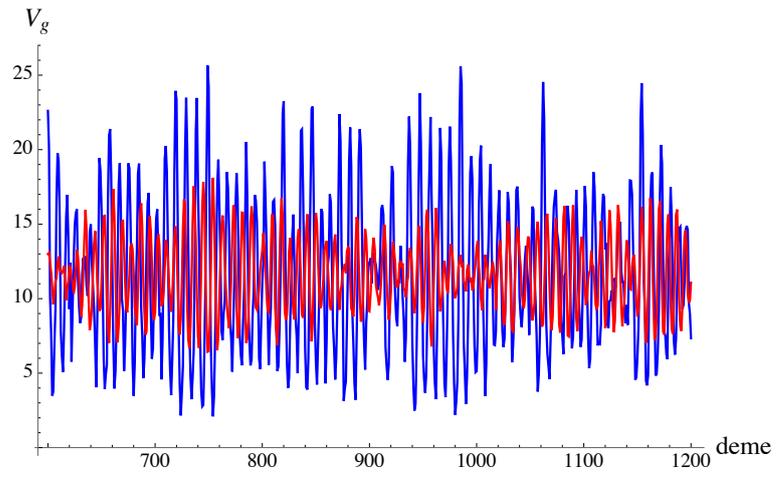


Figure S3. Fluctuations of the genetic variance V_g over space in asexual populations, at generation 500,000 (same parameter values and colors as in Figure S2).

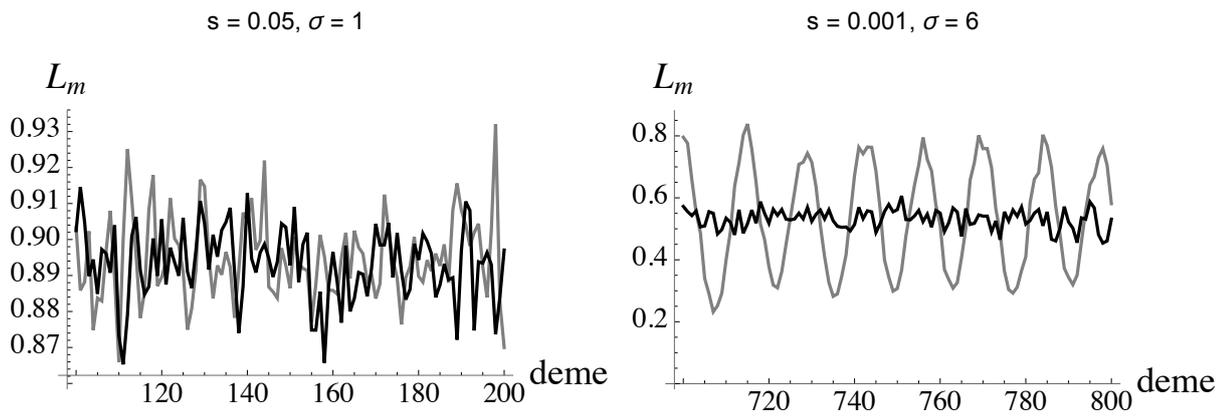


Figure S4. Variation of the migration load along space in sexuals (black) and asexuals (grey), for the same parameter values as in Figure 4.

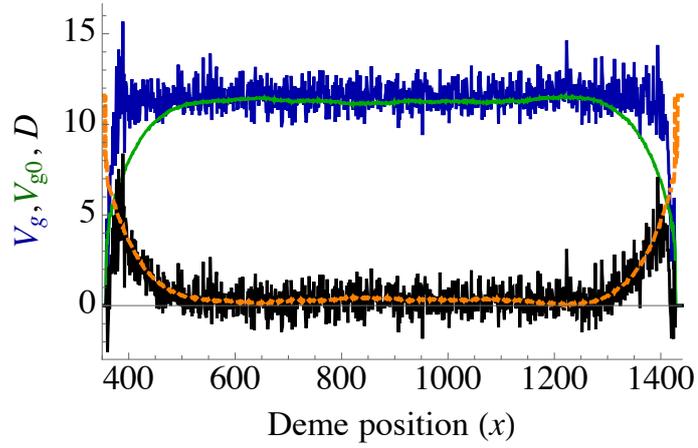


Figure S5. Genetic variance V_g (blue), genic variance $V_{g,0}$ (green) and contribution of linkage disequilibria to the genetic variance $D = V_g - V_{g,0}$ (black) along a sexual meta-population with $s = 0.001$, $b = 1$, $V_s = 20$, $\sigma = 4$, $K_{\max} = 500$, $\omega = 100$, $r_m = 1.1$ and $U = 10^{-3}$. Orange curve : predicted value of D obtained from the theoretical prediction for V_g (equation 6) and the observed $V_{g,0}$. $V_{g,0}$ decreases at the range margins while D increases, leading to an approximately constant V_g .

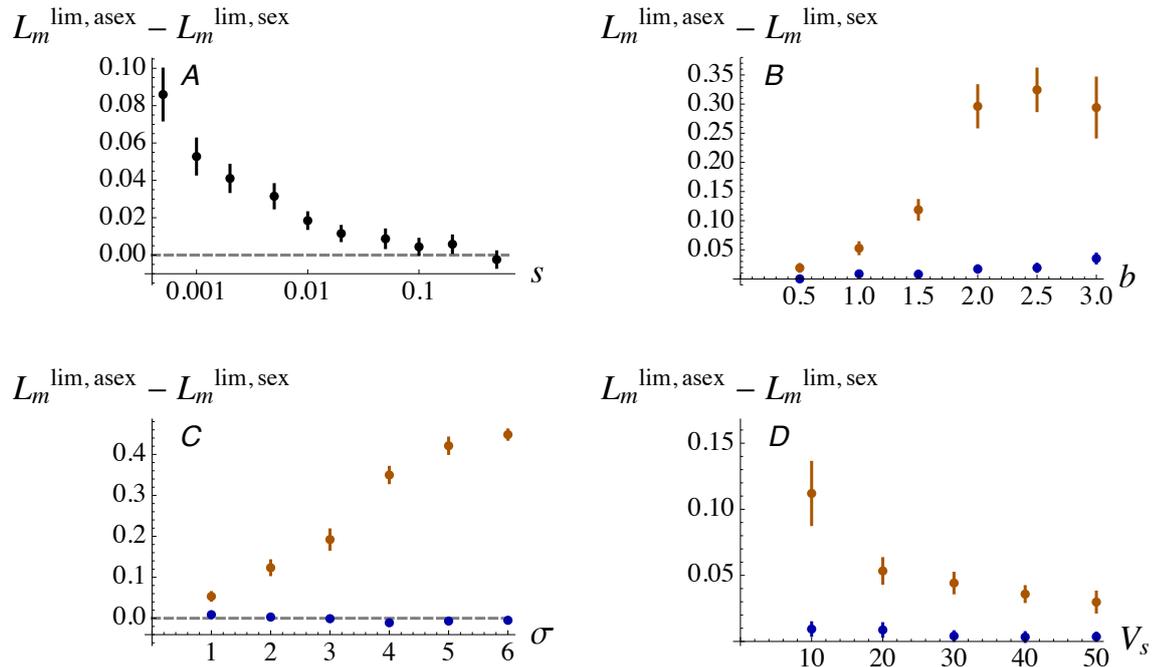


Figure S6. Difference in migration load L_m between asexual and sexual populations at equilibrium, in the margins of the distribution range, as a function of s , b , σ and V_s (default parameter values are as in Figures 3 and 5; blue : $s = 0.05$, brown : $s = 0.001$). The migration load is averaged over the demes located at both edges of the range, in which deme size is comprised between 10 and 50 individuals.

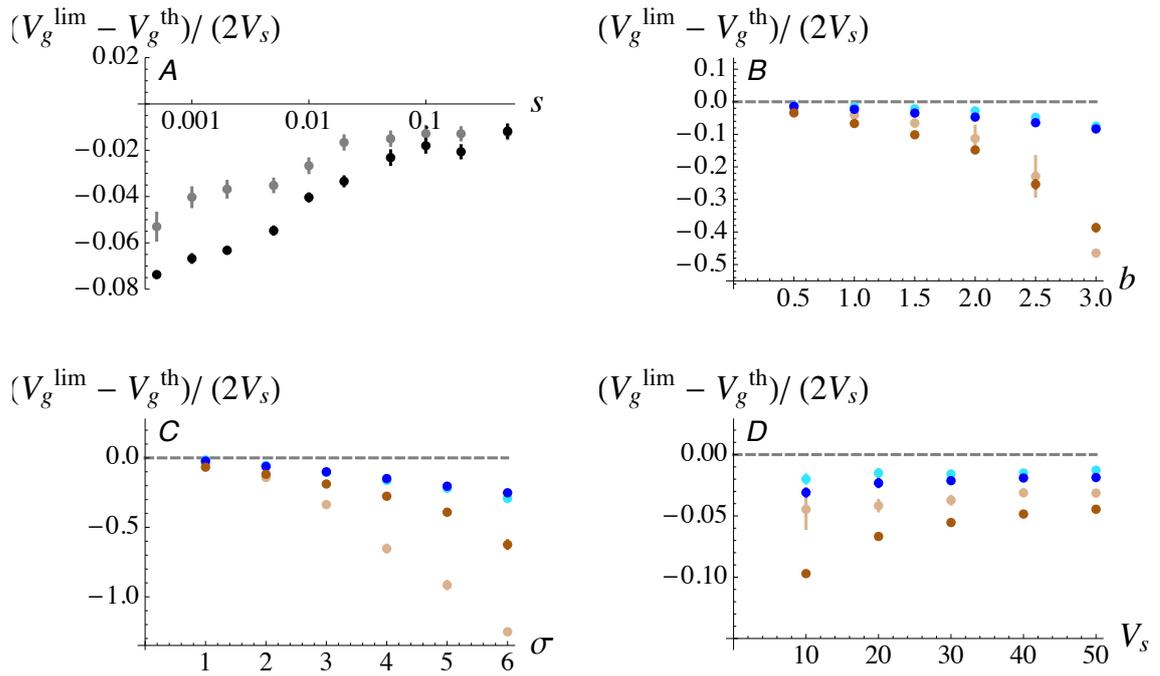


Figure S7. Difference between the average genetic variance V_g per deme observed in the simulations and the theoretical prediction given by equation 6 (V_g^{th}), scaled by $2V_s$, in sexual and asexual populations, and at the edges of the distribution range of the population (values are averaged over demes in which population size is comprised between 10 and 50 individuals). Parameter values are as in Figures 3, 5 and 6, colors have the same meaning as in Figure 6.

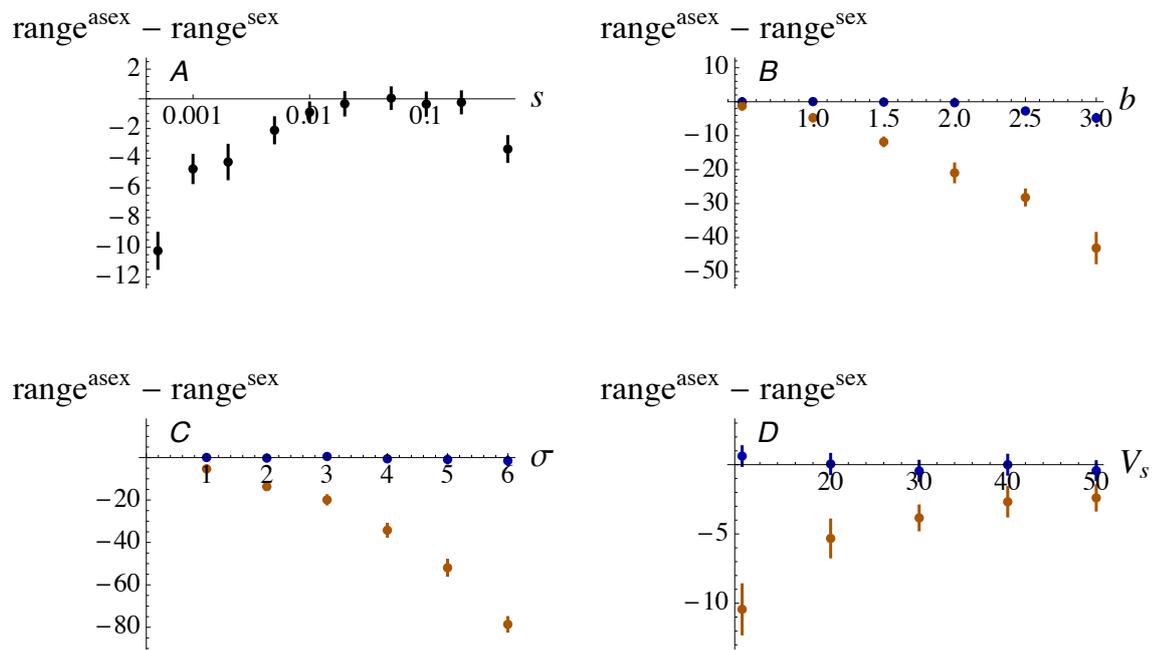


Figure S8. Difference in the range size of asexual and sexual populations at equilibrium (defined as the length of the area over which deme size is higher than 10 individuals), for the same parameter values as in Figures 3, 5 and 6.

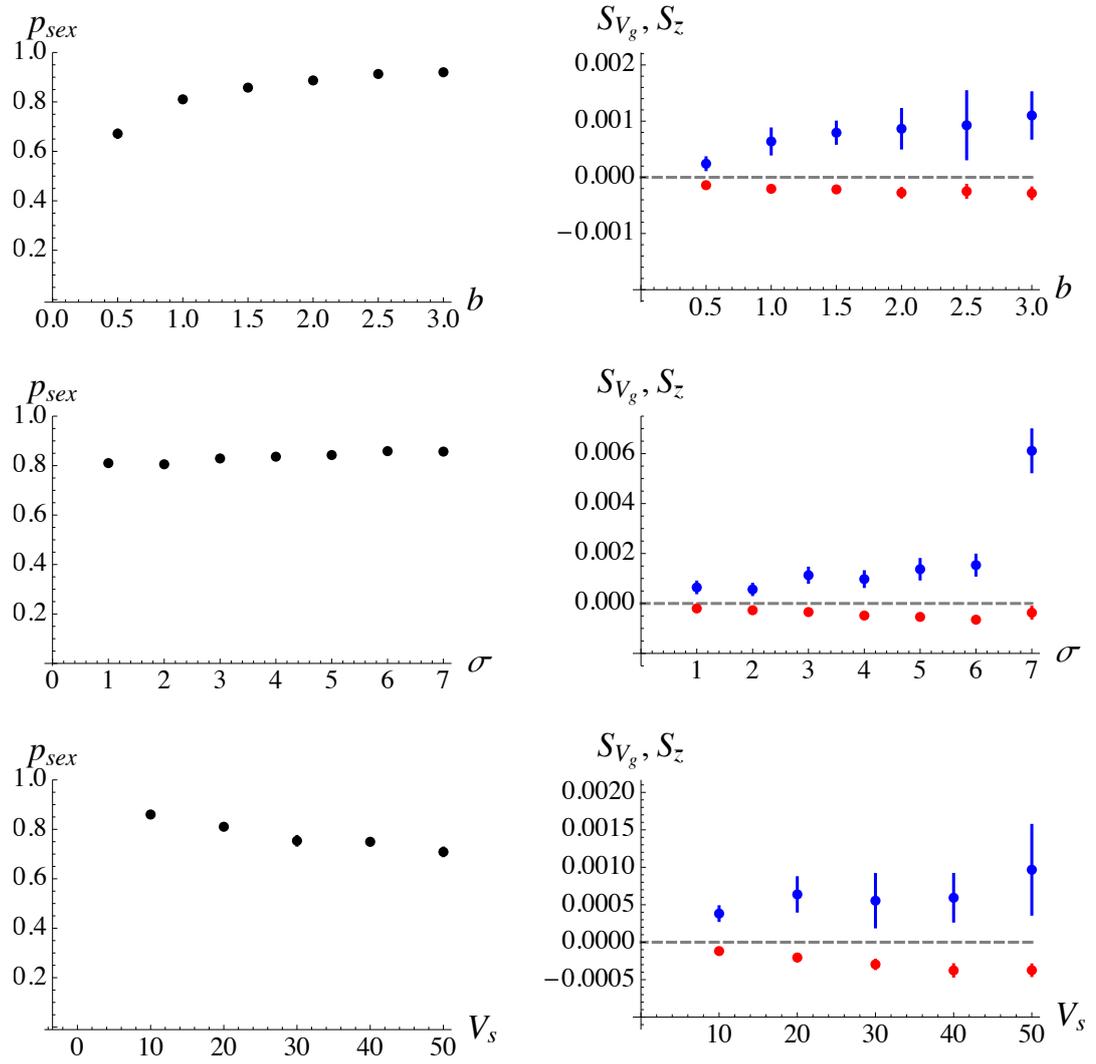


Figure S9. Left : mean frequency of sexuals at equilibrium in the central part of the distribution range as a function of b , σ and V_s , for the same default parameter values as in Figure 3, and $c = 1$ (no cost of sex). Right : the two components of selection for sex S_{V_g} (blue) and $S_{\bar{z}}$ (red), given by equations 4 and 5.

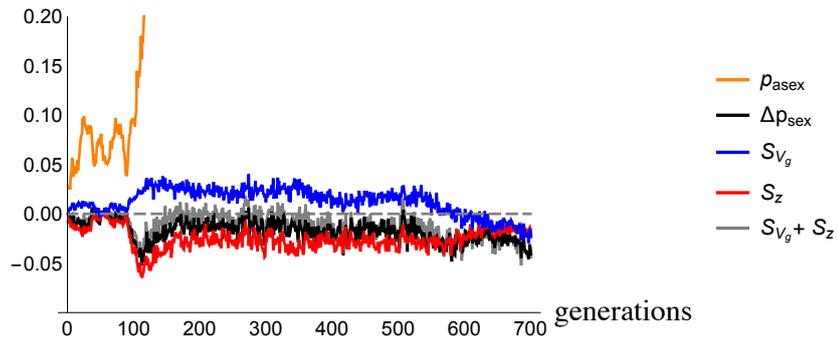


Figure S10. The spread of asexuals at range limits is driven by S_z : the orange curve shows the frequency of asexuals over time (after the preliminary generations) averaged over 20 demes at one of the range limits, while the blue and red curves show the two components of selection for sex S_{V_g} (blue) and S_z (red). The black curve shows the observed change in frequency of sexuals per generation, while the grey curve shows $S_{V_g} + S_z$. Parameter values are as in Figure 3, with $\sigma = 4$.

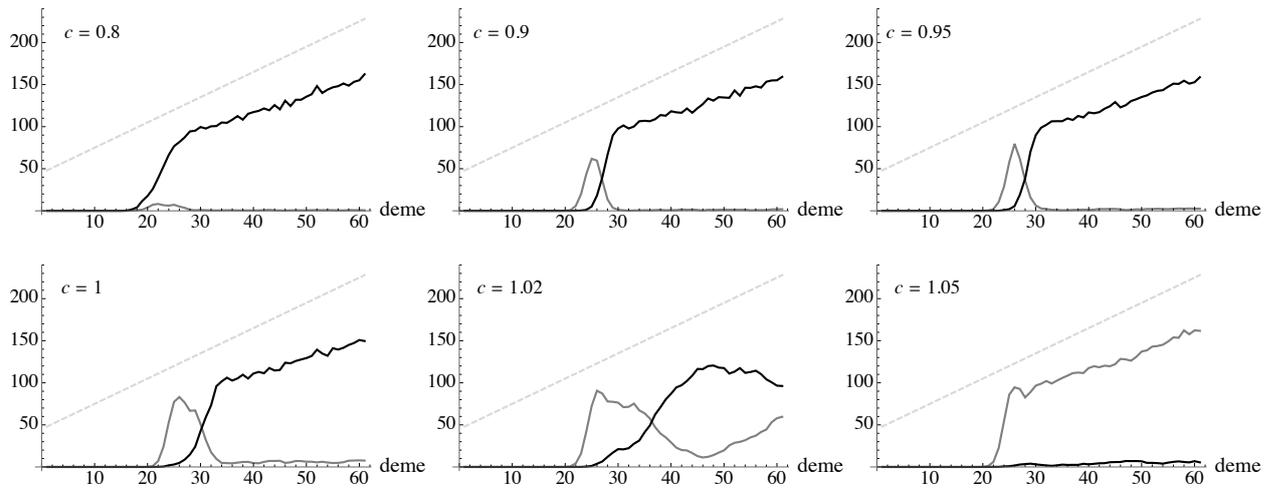


Figure S11. Number of sexual (black) and asexual (grey) individuals per deme at the left limit of the population range : same as Figure 10 with $V_s = 2$, showing more results for different values of c .

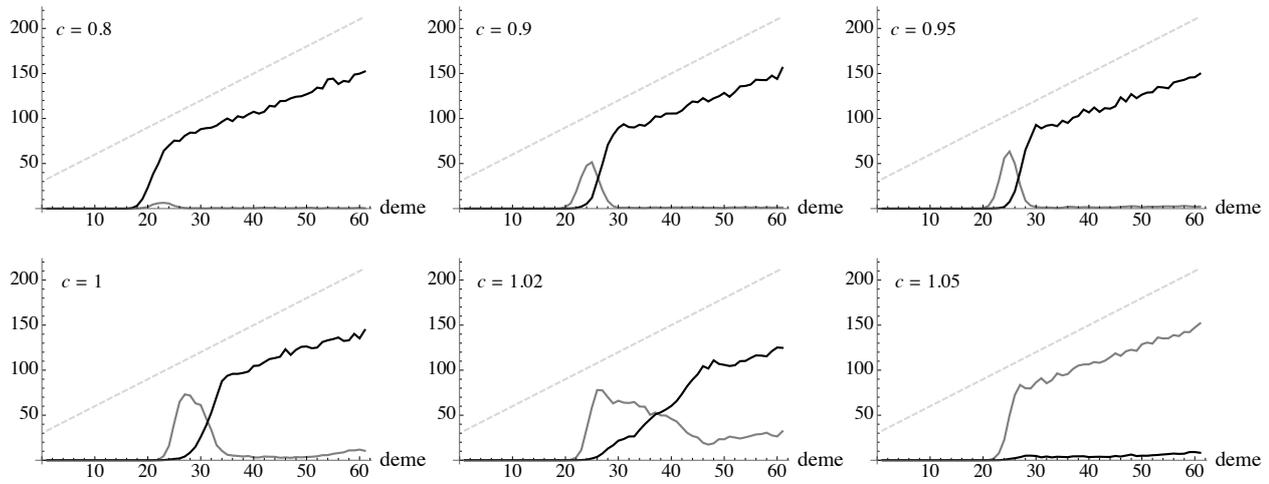


Figure S12. Number of sexual (black) and asexual (grey) individuals per deme at the left limit of the population range : same as Figure 10 with $V_s = 20$ and $b = 3$.

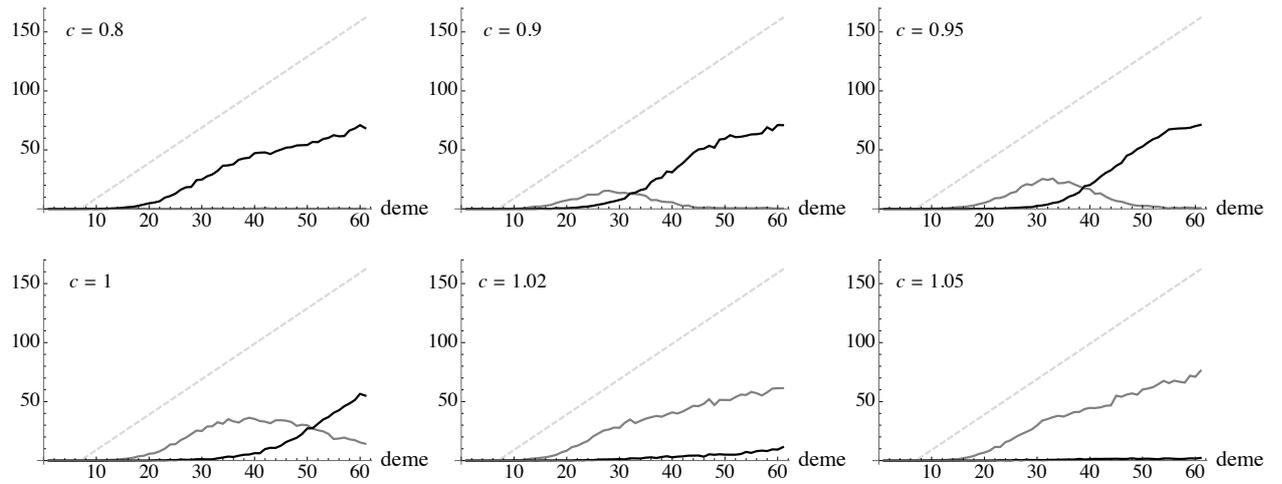


Figure S13. Number of sexual (black) and asexual (grey) individuals per deme at the left limit of the population range : same as Figure 10 with $V_s = 20$ and $\sigma = 6$.

Annexes S9

Obtenir les récurrences

Le cycle de vie peut être décomposé en trois étapes : la sélection, la reproduction, la dispersion et la dérive génétique. Les associations génétiques après dispersion seront indiquées avec un “ d ” en exposant ($D_{\mathbb{U},\mathbb{V}}^d$), celles après reproduction avec un “ r ” ($D_{\mathbb{U},\mathbb{V}}^r$), celles après sélection avec un “ s ” ($D_{\mathbb{U},\mathbb{V}}^s$) et enfin celles avant sélection n’auront pas d’exposant ($D_{\mathbb{U},\mathbb{V}}$). Dans notre modèle, l’effet de la dérive génétique intradème est pris en compte en exprimant les associations génétiques avec remise en termes d’associations génétiques sans remise (*c.f.* “Formalisme multilocus”).

Nous pouvons commencer par dériver la récurrence associée à la fréquence de l’allèle m à l’échelle de la métapopulation (p_m) qui correspond au point de départ de notre analyse.

Changement de fréquence au locus modifieur

Dans notre cas, la fréquence au locus modifieur sera seulement affectée par la sélection : le changement de fréquence au locus M ne dépend que de l’effet de la sélection au locus A (effet indirect) puisque nous ne considérons pas de coût à la reproduction sexuée ou asexuée (effet direct, qui dépendrait du génotype au locus M). Bien que la reproduction puisse modifier les associations génétiques par les effets de la ségrégation et de la recombinaison, elle n’aura pas d’impact sur les fréquences alléliques. Dans le cas de la dispersion, puisqu’elle ne dépend pas du génotype des individus, elle ne modifiera pas, en moyenne, la fréquence des allèles au locus M à l’échelle de la métapopulation.

L’effet de la sélection sur le locus A peut être réécrite à l’aide du formalisme multilocus. La valeur sélective de l’individu j du dème i peut être écrite comme :

$$f_{ij} = 1 - s[2hX_{a(ij)} + (1 - 2h) X_{a(ij1)}X_{a(ij2)}] \quad (\text{S9.1})$$

D’après cette équation nous retrouvons bien que la valeur sélective associée au génotype AA est de 1 puisque $X_{a(ij)} = X_{a(ij1)} = X_{a(ij2)} = 0$. De même pour le génotype Aa , on retrouve $1 - sh$ car une des deux variables indicatrices étant nulle (supposons que $X_{a(ij1)} = 0$ et $X_{a(ij2)} = 1$), on a $X_{a(ij)} = (X_{a(ij1)} + X_{a(ij2)})/2 = 1/2$, et donc

$f_{ij} = 1 - s[2h \times 1/2] = 1 - sh$. L'équation S9.1 peut être réécrite à l'aide des variables centrées ζ (Barton et Turelli, 1991) :

$$f_{ij} = 1 - s[X_a + b_a \zeta_{a(ij)} + b_{a,a} \zeta_{a,a(ij)}] \quad (\text{S9.2})$$

avec

$$\begin{aligned} X_a &= p_a[2h + (1 - 2h)p_a] \\ \text{dispersion } b_a &= 2[h + (1 - 2h)p_a] \\ b_{a,a} &= 1 - 2h \end{aligned} \quad (\text{S9.3})$$

De la même manière, la valeur sélective moyenne dans le dème i est :

$$f_i = 1 - s[X_a + b_a \zeta_{a(i)} + b_{a,a} \zeta_{a,a(i)}] \quad (\text{S9.4})$$

Dans notre cas, la probabilité qu'un individu j du dème i laisse plus ou moins de descendants dépend du quotient f_{ij}/f_i (qui représente la fécondité de l'individu j du dème i relativement à la fécondité moyenne des individus du dème i , qui reflète donc la contribution relative de l'individu j au pool de juvéniles produits dans le dème i). Ainsi on a :

$$\begin{aligned} \Delta_{sel} p_m &= p'_m - p_m \\ &= \mathbb{E}_{i,j} \left[\frac{f_{ij}}{f_i} X_{m(ij)} \right] - p_m. \end{aligned} \quad (\text{S9.5})$$

$\Delta_{sel} p_m$ représente le changement de fréquence de l'allèle m dû à la sélection, p'_m la fréquence après sélection et p_m la fréquence avant sélection. Or comme $\mathbb{E}_{i,j} \left[\frac{f_{ij}}{f_i} \right] = 1$, on a $\mathbb{E}_{i,j} \left[\frac{f_{ij}}{f_i} p_m \right] = p_m$, et donc l'équation S9.5 peut être écrite comme :

$$\begin{aligned} \Delta_{sel} p_m &= \mathbb{E}_{i,j} \left[\frac{f_{ij}}{f_i} (X_{m(ij)} - p_m) \right] \\ &= \mathbb{E}_{i,j} \left[\frac{f_{ij}}{f_i} \zeta_{m(ij)} \right] \end{aligned} \quad (\text{S9.6})$$

En remplaçant f_{ij} et f_i par leur expression respective (éqs. S9.2 et S9.4), nous avons :

$$\Delta_{sel}P_m = \mathbb{E}_{i,j} \left[\frac{1 - s[X_a + b_a \zeta_{a(ij)} + b_{a,a} \zeta_{a,a(ij)}]}{1 - s[X_a + b_a \zeta_{a(i)} + b_{a,a} \zeta_{a,a(i)}]} \zeta_{m(ij)} \right] \quad (\text{S9.7})$$

Afin de simplifier l'équation S9.7, nous pouvons appliquer un développement de Taylor au premier ordre en s (Encadré 7). Lorsque le développement de Taylor se fait au premier ordre en s , nous faisons implicitement l'hypothèse que s est d'ordre ϵ , avec ϵ qui représente une petite quantité. En faisant cela, nous avons :

$$\begin{aligned} \Delta_{sel}P_m &\approx \mathbb{E}_{i,j} \left[\left(1 + s \times \frac{\partial(f_{ij}/f_i)}{\partial s} \right) \zeta_{m(ij)} \right] \\ &\approx \mathbb{E}_{i,j} \left[\left(1 + s \times (-b_a (\zeta_{a(ij)} - \zeta_{a(i)}) - b_{a,a} (\zeta_{a,a(ij)} - \zeta_{a,a(i)})) \right) \zeta_{m(ij)} \right] \end{aligned} \quad (\text{S9.8})$$

Or comme $\mathbb{E}_{i,j} [\zeta_{m(ij)}] = 0$, on a :

$$\Delta_{sel}P_m \approx s \times \mathbb{E}_{i,j} \left[(-b_a (\zeta_{a(ij)} - \zeta_{a(i)}) - b_{a,a} (\zeta_{a,a(ij)} - \zeta_{a,a(i)})) \zeta_{m(ij)} \right] \quad (\text{S9.9})$$

Lorsque nous développons l'équation S9.9, nous allons avoir des produits entre des variables centrées associées à un individu j d'un dème i , tel que $\zeta_{a(ij)} \times \zeta_{m(ij)}$ et des produits entre des variables centrées associées à un individu j du dème i et des variables centrées associées au dème i , tel que $\zeta_{a(i)} \times \zeta_{m(ij)}$. Dans le cas de $\zeta_{a(ij)} \times \zeta_{m(ij)}$, comme $\zeta_{a(ij)} = (\zeta_{a(ij1)} + \zeta_{a(ij2)}) / 2$ (de même pour $\zeta_{m(ij)}$), le produit des deux variables centrées donne en fait deux types de produits : le cas où les variables centrées associées au locus A et M sont sur le même haplotype ($\zeta_{a(ij1)}\zeta_{m(ij1)}$ et $\zeta_{a(ij2)}\zeta_{m(ij2)}$) et lorsqu'elles sont associées à des haplotypes différents ($\zeta_{a(ij1)}\zeta_{m(ij2)}$ et $\zeta_{a(ij2)}\zeta_{m(ij1)}$).

Pour $\zeta_{a(i)} \times \zeta_{m(ij)}$ nous pouvons décomposer la moyenne sachant que : $\mathbb{E}_{ij}[x] = \mathbb{E}_i [\mathbb{E}_j[x]]$. En faisant cela, nous avons :

$$\begin{aligned} \mathbb{E}_{i,j} [\zeta_{a(i)} \times \zeta_{m(ij)}] &= \mathbb{E}_i [\mathbb{E}_j[\zeta_{a(i)} \times \zeta_{m(ij)}]] \\ &= \mathbb{E}_i [\zeta_{a(i)} \times \mathbb{E}_j[\zeta_{m(ij)}]] \\ &= \mathbb{E}_i [\zeta_{a(i)} \times \zeta_{m(i)}], \end{aligned} \quad (\text{S9.10})$$

or par définition $\mathbb{E}_i [\zeta_{a(i)} \times \zeta_{m(i)}] = D_{a/\hat{m}}$.

Finalement, l'équation S9.9 nous donne le changement de p_m dû à la sélection en fonction d'associations génétiques :

$$\Delta p_m \approx -sb_a \left(\frac{D_{ma} + D_{m,a}}{2} - D_{m/\hat{a}} \right) - sb_{a,a} \left(D_{ma,a} - D_{m/\hat{a},a} \right) \quad (\text{S9.11})$$

Maintenant que nous avons une idée des associations génétiques intervenant dans l'évolution des fréquences alléliques au locus M, l'objectif est d'obtenir des équations de récurrence pour chacune des associations afin d'avoir leur valeur au quasi-équilibre (*c.f.* partie "Récurrences pour les associations génétiques" ci-dessous). Dans le but d'écourter l'annexe, je ne développerai le calcul des récurrences que pour certaines associations génétiques ($D_{ma,a}$, $D_{a,a}$ et $D_{a/\hat{a}}$). Les équations de récurrences pour les autres associations génétiques intervenant dans notre modèle peuvent être retrouvées dans l'Annexe S10. Les formules plus générales de l'effet de chaque étape du cycle de vie sur les associations génétiques peuvent notamment être retrouvées dans Roze et Michod (2010) et Roze et Rousset (2008).

Encadré 7 : Le développement de Taylor

Le développement de Taylor nous permet d'obtenir des approximations de certaines fonctions à n'importe quel ordre de grandeur de précision. En fait, la plupart des fonctions $f(x)$ peuvent être représentées par une *série* autour d'un point $x = a$. Une série est définie comme la somme des termes d'une *séquence*, elle-même définie comme une liste de termes mathématiques (Otto et Day, 2011).

Ainsi, $f(x)$ peut être écrite comme :

$$f(x) = b_0 + b_1(x - a) + b_2(x - a)^2 + \dots, \quad (\text{S9.12})$$

avec

$$b_i = \frac{1}{i!} \frac{d^i f}{dx^i} \Big|_{x=a}. \quad (\text{S9.13})$$

$i!$ représente la factorielle de i , c'est-à-dire que $i! = 1 \times 2 \times \dots \times i$ et $\frac{d^i f}{dx^i} \Big|_{x=a}$ représente la i^{e} dérivée de la fonction $f(x)$ prise en $x = a$. Pour que le développement de Taylor soit possible, toutes les dérivées (eq. S9.13) doivent être finies.

Réurrences pour les associations génétiques

Nous avons vu précédemment une méthode permettant de simplifier l'étape de la sélection, au moyen d'un développement de Taylor en supposant s faible ($s \sim O(\epsilon)$). Toutefois cette approximation ne suffit pas à rendre les équations de récurrences plus simples. L'avantage de suivre les fréquences alléliques et les associations génétiques plutôt que les fréquences génotypiques est de pouvoir faire des approximations plus facilement. Une des approximations les plus communément utilisée est l'approximation dite de "quasi-équilibre de liaison" (ou QLE) qui, dans le cas haploïde, implique de faire l'hypothèse que la sélection est plus faible que la recombinaison. Dans ces conditions, il a été montré que les déséquilibres de liaison atteignent rapidement une valeur faible (de l'ordre du coefficient de sélection), après quoi ils changent lentement (Kimura, 1965; Nagylaki, 1993). Dans ces conditions, il y a une séparation d'échelles de temps entre la dynamique des associations génétiques (qui atteignent très rapidement un équilibre) et les fréquences alléliques qui ne changent que très lentement. Il est alors possible de trouver la valeur d'équilibre d'une association en résolvant l'équation $D_X^m = D_X$ et en considérant les fréquences alléliques comme constantes. De manière plus générale, nous pouvons appliquer les méthodes de QLE en supposant que les phénomènes qui créent les associations génétiques (par exemple la sélection) sont faibles par rapport aux effets qui viennent les détruire (recombinaison, ségrégation).

Dans notre cas, nous avons deux fréquences alléliques qui interviennent dans les équations (p_a et p_m). La fréquence allélique au locus A dépend particulièrement de s et celle au locus M de $\delta\sigma$, puisque ce sont ces deux paramètres qui vont induire un changement de fréquence à ces locus. Nous pourrions donc faire l'hypothèse que $s \ll \sigma, r$, et que $\delta\sigma \ll \sigma, r$ pour être dans les conditions du QLE. Cependant, la particularité de notre modèle est que p_a représente la fréquence de l'allèle délétère au locus A. L'allèle délétère, contrairement à un allèle bénéfique qui peut rapidement augmenter en fréquence (*selective sweep*), va rapidement atteindre une fréquence à l'équilibre mutation-sélection et n'évoluera que très peu par la suite. Ainsi, nous n'avons pas besoin de faire l'hypothèse

que $s \ll \sigma, r$ pour que l'hypothèse de QLE soit valide. Dans le cas du locus M, il est nécessaire de faire l'hypothèse que $\delta\sigma \ll \sigma, r$, pour être en condition de QLE afin de supposer que p_m est à peu près constante dans nos équations de récurrences sur les associations génétiques.

La fréquence d'un allèle délétère à l'équilibre mutation-sélection en présence de consanguinité ou de structure de population est d'ordre μ/s (Roze et Michod, 2010), avec μ le taux de mutation de l'allèle A vers l'allèle a généralement d'ordre 10^{-4} à 10^{-6} par locus (Kimura et al., 1963). Nous allons donc supposer que $p_a \sim O(\epsilon)$ et exprimer nos récurrences au premier ordre en p_a (comme dans Roze, 2014).

En plus de ces approximations, nous supposons que la taille des dèmes (N) est grande. Les calculs seront réalisés au premier ordre en $1/N$, ce qui implique que toutes les associations génétiques nécessitant deux événements de coalescence (d'ordre $1/N^2$) seront négligées. Bien qu'il soit possible d'obtenir des récurrences sans faire d'hypothèse sur N , les expressions obtenues deviennent rapidement très complexes.

Nos hypothèses sont donc :

1. $s \sim O(\epsilon)$
2. $p_a \sim O(\epsilon)$
3. $\delta\sigma \ll \sigma$
4. $1/N \sim O(\epsilon)$

Nous allons maintenant développer les calculs pour $D_{ma,a}$ au premier ordre en $\delta\sigma$ et pour $D_{a,a}$ quand $\delta\sigma = 0$. En effet, nous n'avons pas besoin de prendre en compte l'effet du modifieur dans le calcul de $D_{a,a}$ pour obtenir une expression analytique de Δp_m au premier ordre en $\delta\sigma$.

Dispersion

Commençons par exprimer l'association génétique après dispersion ($D_{ma,a}^d$) en fonction des associations après reproduction ($D_{ma,a}^r$). Pour cela, il faut prendre en compte qu'avec une probabilité $1 - d$, l'association génétique est mesurée parmi les individus qui n'ont pas migré après la phase de reproduction (première partie de l'équation S9.14) ; et avec une probabilité d , l'association génétique est mesurée parmi les individus qui ont

migré après reproduction (deuxième partie de l'équation S9.14). :

$$\begin{aligned} D_{ma,a}^d &= (1-d) D_{ma,a}^r + d D_{ma,a}^r \\ &= D_{ma,a}^r \end{aligned} \tag{S9.14}$$

Comme $D_{ma,a}$ représente l'association entre deux haplotypes d'un même individu et que la dispersion se fait en phase diploïde, cette étape n'affecte pas cette association, de même que pour l'association $D_{a,a}$. Dans le cas de $D_{a/\hat{a}}$, nous pouvons commencer par exprimer cette association en fonction d'associations entre gènes présents dans des individus tirés sans remise (éq. 6) :

$$D_{a/\hat{a}}^d = \frac{D_{aa} + D_{a,a}}{2N} + \left(1 - \frac{1}{N}\right) D_{a/a} \tag{S9.15}$$

Nous pouvons remplacer D_{aa} par $p_a q_a$ (éq. 7) et négliger $D_{a,a}$ car cette association résulte de la probabilité de coalescence entre les deux gènes homologues d'un individu et est d'ordre $1/N$ (et donc $D_{a,a}/N \sim O(\epsilon^2)$, hypothèse 4). De même, nous pouvons négliger le terme en $1/N$ dans la deuxième partie de l'équation puisque $D_{a,a}$ sera d'ordre $1/N$. Enfin, la dispersion va avoir un effet sur $D_{a/a}$ puisqu'elle mesure l'association entre deux individus distincts :

$$D_{a/\hat{a}}^d \approx \frac{p_a q_a}{2N} + (1-d)^2 D_{a/a}^r \tag{S9.16}$$

En effet, dans le cas où les individus proviennent de deux dèmes distincts, $D_{a/a}^r = D_a^r D_a^r$ puisque nous nous plaçons dans un modèle en île infini. Et $D_a^r = 0$ puisque l'association génétique mesurée au niveau d'un locus est nulle ($D_a = \mathbb{E}_{i,j}[X_{a(ij)} - p_a] = p_a - p_a = 0$).

Reproduction

Exprimons maintenant les associations génétiques mesurées après reproduction ($D_{\mathbb{U},\mathbb{V}}^r$) en fonction d'associations génétiques mesurées après sélection (et donc mesurées parmi les individus de la génération parentale après sélection, $D_{\mathbb{U},\mathbb{V}}^s$). Dans le cas de la reproduc-

tion, nous devons prendre en compte l'effet de la reproduction sexuée (avec recombinaison ou non) et de la reproduction asexuée.

Tout comme pour l'effet de la sélection que nous avons vu dans la partie précédente ("Changement de fréquence au locus modifieur"), il est possible d'utiliser le formalisme multilocus pour exprimer les taux de sexe σ , $\sigma + h_m \delta \sigma$ et $\sigma + \delta \sigma$ associés aux génotypes MM , Mm et mm . En effet, le taux de sexe d'un individu j dans un dème i peut être écrit comme :

$$\sigma_{ij} = \bar{\sigma} + d\sigma_m \zeta_{m(ij)} + d\sigma_{m,m} (\zeta_{m,m(ij)} - D_{m,m}) \quad (\text{S9.17})$$

avec

$$\begin{aligned} \bar{\sigma} &= \sigma + \delta \sigma p_m [2h_m + (1 - 2h_m) p_m] + \delta \sigma (1 - 2h_m) D_{m,m} \\ d\sigma_m &= 2\delta \sigma [h_m + (1 - 2h_m) p_m] \\ d\sigma_{m,m} &= \delta \sigma (1 - 2h_m) \end{aligned} \quad (\text{S9.18})$$

$\bar{\sigma}$ représente le taux de sexe moyen à l'échelle de la métapopulation et h_m le coefficient de dominance de l'allèle m . De même, le taux de sexe moyen dans le dème i est de :

$$\sigma_i = \bar{\sigma} + d\sigma_m \zeta_{m(i)} + d\sigma_{m,m} (\zeta_{m,m(i)} - D_{m,m}) \quad (\text{S9.19})$$

La probabilité qu'un juvénile quelconque du dème i soit issu d'une reproduction asexuée est de $1 - \sigma_i$, tandis que la probabilité qu'il soit issu d'une reproduction sexuée est de σ_i . Dans le cas où il a été produit de manière asexuée, la probabilité qu'il soit issu du parent j est de $(1 - \sigma_{ij}) / (1 - \sigma_i)$, et dans ce cas l'association génétique sera identique à celle mesurée dans la génération parentale (car nous considérons une reproduction asexuée de type apomictique, première partie de l'équation S9.20). Dans le cas où il a été produit de manière sexuée (deuxième partie de l'équation S9.20), la probabilité qu'un des gamètes provient du parent j et l'autre du parent k est de $(\sigma_{ij} / \sigma_i)(\sigma_{ik} / \sigma_i)$. A ce moment-là, les gènes présents sur le même haplotype parental sont réarrangés par la recombinaison lors de la méiose (avec une probabilité r), ou non (avec une probabilité

$1 - r$). Nous avons donc :

$$\begin{aligned}
D_{ma,a}^r &= \mathbb{E}_{i,j,k} \left[(1 - \sigma_i) \frac{(1 - \sigma_{ij})}{(1 - \sigma_i)} \zeta_{ma,a(ij)} \right. \\
&\quad \left. + \sigma_i \left(\frac{\sigma_{ij}}{\sigma_i} \right) \left(\frac{\sigma_{ik}}{\sigma_i} \right) \left((1 - r) \zeta_{ma(ij)} \zeta_{a(ik)} + r \zeta_{m,a(ij)} \zeta_{a(ik)} \right) \right] \\
&= \mathbb{E}_{i,j,k} \left[(1 - \sigma_{ij}) \zeta_{ma,a(ij)} + \left(\frac{\sigma_{ij} \sigma_{ik}}{\sigma_i} \right) \left((1 - r) \zeta_{ma(ij)} \zeta_{a(ik)} + r \zeta_{m,a(ij)} \zeta_{a(ik)} \right) \right]
\end{aligned} \tag{S9.20}$$

avec $\mathbb{E}_{i,j,k}$ la moyenne parmi les individus j et k (en incluant $j = k$) et tous les dèmes i . Une formule plus générale peut être retrouvée dans Barton et Turelli (1991); Kirkpatrick et al. (2002) et Roze et Michod (2010).

Il est possible de simplifier davantage l'équation S9.20 en faisant un développement de Taylor (Encadré 7) au premier ordre en $\delta\sigma$. Ceci nous permet d'exprimer l'association $D_{ma,a}^r$ en fonction d'associations mesurées après sélection. Afin de simplifier l'équation, on supposera $h_m = 1/2$ (*i.e.* pas de dominance et donc $d\sigma_m = \delta\sigma$, tandis que $d\sigma_{m,m} = 0$) et on gardera uniquement les termes d'ordre $1/N$:

$$\begin{aligned}
D_{ma,a}^r &\approx (1 - \sigma) D_{ma,a}^s + \sigma (1 - r) D_{ma/\hat{a}}^s + r\sigma D_{m,a/\hat{a}}^s \\
&\quad + \delta\sigma \left(-D_{ma,ma}^s + (1 - r) D_{ma/\hat{m},a}^s + D_{ma/\hat{m},a}^s + r D_{m,a/\hat{m},a}^s \right. \\
&\quad \left. - \left(D_{a,a}^s - D_{a/\hat{a}}^s \right) p_m q_m \right)
\end{aligned} \tag{S9.21}$$

D'après l'équation S9.21, on voit que $D_{ma,a}^r$ dépend des associations $D_{ma,a}^s$, $D_{ma/\hat{a}}^s$ et $D_{m,a/\hat{a}}^s$ qu'il faudra également exprimer au premier ordre en $\delta\sigma$; ainsi que des associations $D_{ma,ma}^s$, $D_{ma/\hat{m},a}^s$, $D_{m,a/\hat{m},a}^s$, $D_{a,a}^s$ et $D_{a/\hat{a}}^s$ qu'il suffira d'exprimer pour $\delta\sigma = 0$.

Un raisonnement analogue est utilisé pour le calcul de $D_{a,a}$. Chaque juvénile a été produit par reproduction asexuée avec une probabilité $1 - \sigma$ (première partie de l'équation S9.22) ; et par reproduction sexuée avec une probabilité σ , de deux parents tirés avec remise dans le même dème (deuxième partie de l'équation S9.22). A l'aide du développement de Taylor, en supposant $h_m = 1/2$ et en négligeant l'effet du modifieur du

taux de sexe, on a :

$$D_{a,a}^r \approx (1 - \sigma) D_{a,a}^s + \sigma D_{a/a}^s \hat{} \quad (\text{S9.22})$$

En revanche, l'association $D_{a/a}^r$ ne dépend pas du système de reproduction. En effet, puisqu'elle mesure l'association entre un locus pris chez individu et d'un autre locus pris chez un autre individu, cette association ne sera ni affectée par la recombinaison ni par la ségrégation. Cependant, les deux individus distincts de $D_{a/a}^r$ peuvent en fait être issus d'un même parent ou non. Ainsi, on a :

$$D_{a/a}^r = D_{a/a}^s \hat{} \quad (\text{S9.23})$$

Sélection

Pour l'étape de la sélection, nous allons procéder en deux étapes (tel que Barton et Turelli, 1991; Roze et Rousset, 2008) : nous exprimons d'abord les associations mesurées après sélection ($D_{\mathbb{U},\mathbb{V}}^s$) en fonction d'associations mesurées après sélection mais en utilisant les fréquences alléliques avant sélection ($D_{\mathbb{U},\mathbb{V}}^*$); puis nous exprimons $D_{\mathbb{U},\mathbb{V}}^*$ en fonction des associations avant sélection ($D_{\mathbb{U},\mathbb{V}}$). Les fréquences alléliques après sélection sont indiquées avec un prime (par ex. p'_a) et celles avant sélection sans prime (p_a). Pour $D_{ma,a}$ on a :

$$D_{ma,a}^s = \frac{1}{2} \mathbb{E}'_{i,j} [(X_{a(ij1)} - p'_a) (X_{a(ij2)} - p'_a) (X_{m(ij2)} - p'_a) + (X_{a(ij2)} - p'_a) (X_{a(ij1)} - p'_a) (X_{m(ij1)} - p'_a)] \quad (\text{S9.24})$$

L'astuce est de remplacer p'_a par $p_a + \Delta_{sel} p_a$, puis développer pour obtenir des variables centrées exprimées avec des fréquences alléliques avant sélection :

$$D_{ma,a}^s = \frac{1}{2} \mathbb{E}'_{i,j} [(X_{a(ij1)} - p_a) (X_{a(ij2)} - p_a) (X_{m(ij2)} - p_a) + (X_{a(ij2)} - p_a) (X_{a(ij1)} - p_a) (X_{m(ij1)} - p_a) + C] \quad (\text{S9.25})$$

avec $\mathbb{E}'_{i,j}$ qui représente la moyenne faite parmi les individus j du dème i après sélection,

et C qui représente une somme de produits entre des termes de type $(p'_m - p_m)$, $(p'_a - p_a)$, $(X_{a(ij1)} - p_a)$, $(X_{m(ij1)} - p_m)$... qui découlent du développement de l'équation S9.24. En notant que $\mathbb{E}'_{i,j}[X_{a(ij1)} - p_a] \approx p'_a - p_a = \Delta_{sel}p_a$ (de même pour p_m), certains termes de C sont des produits de $\Delta_{sel}p_a$ et $\Delta_{sel}p_m$ qui peuvent être négligés puisque nous supposons que la sélection est faible ($s \sim O(\epsilon)$) et donc $\Delta_{sel}p_a, \Delta_{sel}p_m \sim O(\epsilon)$. En faisant cela, S9.26 donne :

$$D_{ma,a}^s = D_{ma,a}^* - \Delta_{sel}p_m D_{a,a}^* - \Delta_{sel}p_a D_{m,a}^* - \Delta_{sel}p_a D_{ma}^* + 2\Delta_{sel}p_m (\Delta_{sel}p_a)^2 \quad (\text{S9.26})$$

$\Delta_{sel}p_m$ et $\Delta_{sel}p_a$ étant d'ordre s , $D_{a,a}^*$ d'ordre $1/N$ et $D_{m,a}^*$, D_{ma}^* d'ordre $s\delta\sigma$, les quatre derniers termes de l'équation S9.26 peuvent être négligés : on a donc $D_{ma,a}^s \approx D_{ma,a}^*$. Exprimons maintenant les associations génétiques après sélection en fonction d'associations génétiques avant sélection à l'aide des équations S9.1 et S9.4 (Encadré 7).

$$\begin{aligned} D_{ma,a}^* &= \mathbb{E}'_{i,j}[\zeta_{ma,a(ij)}] \\ &= \mathbb{E}_{i,j} \left[\frac{f_{ij}}{f_i} \zeta_{ma,a(ij)} \right] \end{aligned} \quad (\text{S9.27})$$

En développant l'équation S9.27 au premier ordre en p_a , au premier ordre en $1/N$ et en supposant que $h_m = 1/2$, on trouve :

$$D_{ma,a}^* \approx -(1-s) D_{ma,a} \quad (\text{S9.28})$$

Pour $D_{a,a}$, nous négligerons les termes en p_a^2/N mais garderons le terme en p_a^2 pour faire apparaître l'effet de la sélection démontré par Otto (2003). De cette manière on obtient :

$$\begin{aligned} D_{a,a}^s &\approx (1 - 2sh - s(1 - 2h)) D_{a,a} - s(1 - 2h) (p_a q_a)^2 \\ &\approx (1 - s) D_{a,a} - s(1 - 2h) (p_a q_a)^2 \end{aligned} \quad (\text{S9.29})$$

Dans le cas des associations mesurées chez deux individus nous avons :

$$D_{\widehat{\mathbb{U}/\mathbb{V}}}^s = \mathbb{E}_{i,j,k} \left[\left(\frac{f_{ij}}{f_i} \zeta_{\mathbb{U}(ij)} \right) \left(\frac{f_{ik}}{f_i} \zeta_{\mathbb{V}(ik)} \right) \right] \quad (\text{S9.30})$$

Nous n'avons pas besoin d'exprimer le cas de l'échantillonnage sans remise, puisqu'au début du calcul des récurrences nous commençons par exprimer les associations sans remises en fonction d'associations avec remises (cf. éq. S9.23). En utilisant l'équation S9.30 pour $D_{a/\widehat{a}}$ on trouve :

$$D_{a/\widehat{a}}^s \approx (1 - 2sh) D_{a/\widehat{a}} \quad (\text{S9.31})$$

En résolvant $D_{ma,a}^d = D_{ma,a}$; $D_{a,a}^d = D_{a,a}$ et $D_{a/\widehat{a}}^d = D_{a/\widehat{a}}$, en négligeant les termes en s au numérateur, on obtient finalement :

$$D_{ma,a} \approx \frac{\delta\sigma}{(s + \sigma - s\sigma)} \left[-p_m q_m (D_{a,a} - D_{a/\widehat{a}}) - D_{ma,ma} + (1 - r) D_{ma/\widehat{ma}} + D_{ma/\widehat{m,a}} + r D_{m,a/\widehat{m,a}} \right] \quad (\text{S9.32})$$

$$D_{a,a} \approx \frac{\sigma p_a q_a}{2N (s + \sigma - s\sigma) (1 - (1 - d)^2 (1 - 2sh))} - \frac{s(1 - 2h) (p_a q_a)^2}{(s + \sigma - s\sigma)} \quad (\text{S9.33})$$

$$D_{a/\widehat{a}} \approx \frac{p_a q_a}{2N (1 - (1 - d)^2 (1 - 2sh))} \quad (\text{S9.34})$$

Et enfin au premier ordre en d et σ et en supposant que $r = 1/2$, on obtient :

$$D_{ma,a} \approx \frac{\delta\sigma (4sd + (d + s)\sigma) p q_{ma}}{4N (d + sh) (s + \sigma - s\sigma)^2 (2d + 2sh + \sigma)} \quad (\text{S9.35})$$

avec $p q_{ma} = p_m q_m p_a q_a$

Annexes S10

Les récurrences

Cette annexe donne les équations de récurrences décrivant les changements sur une génération de l'ensemble des associations génétiques intervenant dans notre modèle, obtenues en suivant les étapes présentées dans l'Annexe S9. Pour cela, nous supposons une sélection faible ($s \sim O(\epsilon)$, avec ϵ qui représente une petite quantité), une faible fréquence de l'allèle délétère a ($p_a \sim O(\epsilon)$), un effet du modifieur qui est négligeable par rapport au taux de sexe initial ($\delta\sigma \ll \sigma$) et une taille de dème suffisamment grande ($1/N \sim O(\epsilon)$). Ces approximations nous permettent de résoudre les récurrences associées aux associations en considérant les fréquences alléliques comme constantes (*cf.* Annexe S9 pour plus de détails). Afin de simplifier les équations, nous considérerons seulement le cas où il n'y a pas de dominance au locus modifieur ($h_m = 1/2$). Nous avons vu dans l'Annexe S9 que le changement de fréquence de l'allèle m en une génération est donnée par :

$$\Delta p_m \approx -2sh \left(\frac{D_{ma} + D_{m,a}}{2} - D_{m\hat{a}} \right) - s(1 - 2h) \left(D_{ma,a} - D_{m\hat{a},a} \right) \quad (\text{S10.1})$$

Les associations mesurées chez deux individus échantillonnés avec remise dans un dème ($D_{m\hat{a}}$ et $D_{m\hat{a},a}$) seront, en valeur absolue, plus faibles par rapport aux associations mesurées chez un même individu. Cette observation est confirmée par les résultats de simulations et par le fait qu'au premier ordre en $1/N$ et en p_a , on obtient $D_{m\hat{a}} = D_{m\hat{a},a} = 0$.

Ainsi, l'équation S10.1 devient :

$$\Delta p_m \approx -sh(D_{ma} + D_{m,a}) - s(1 - 2h)D_{ma,a} \quad (\text{S10.2})$$

Les deux associations mesurées entre deux allèles (D_{ma} et $D_{m,a}$) sont négatives si l'allèle m tend à être associé avec l'allèle A , ou de la même manière si l'allèle M tend à être associé avec l'allèle a . À l'opposé, elles sont positives si l'allèle m (ou M) tend à être associé avec l'allèle a (ou A). Pour ce qui est de l'association mesurée entre trois allèles ($D_{ma,a}$), elle est négative si l'allèle m tend à être associé à des hétérozygotes au locus A et positive si l'allèle m tend à être associé à des homozygotes. Le second terme de

l'équation S10.2 correspond à l'effet à court terme du sexe, tandis que le premier terme correspond à l'effet à long terme.

Comme nous l'avons montré dans l'Annexe S9, une expression pour l'association $D_{ma,a}$ au QLE est donnée par :

$$D_{ma,a} \approx \frac{\delta\sigma}{(s+\sigma)} \left[-p_m q_m (D_{a,a} - D_{a/\hat{a}}) - D_{ma,ma} + (1-r)D_{ma/\hat{m}a} + D_{ma/\hat{m},a} + rD_{m,a/\hat{m},a} \right] \quad (\text{S10.3})$$

D'après cette équation, l'association $D_{ma,a}$ est générée par des associations à un locus ($D_{a,a}$ et $D_{a/\hat{a}}$) et à deux locus ($D_{ma,ma}$, $D_{ma/\hat{m}a}$, $D_{ma/\hat{m},a}$ et $D_{m,a/\hat{m},a}$). Les associations $D_{a,a}$ et $D_{a/\hat{a}}$ sont positives dans le cas où l'allèle a d'un haplotype est associé à l'allèle a de l'autre haplotype (ou A associé avec A , *i.e.* homozygote) d'un même individu ($D_{a,a}$) ou d'un autre individu tiré avec remise dans la même population ($D_{a/\hat{a}}$). Au contraire, ces associations sont négatives si l'allèle a a tendance à être associé à l'allèle A (*i.e.* hétérozygote). Les associations à deux locus sont positives s'il y a une association entre l'homozygotie au locus M et l'homozygotie au locus A (mm et/ou MM avec aa et/ou AA), ou entre l'hétérozygotie au locus M et l'hétérozygotie au locus A (Mm avec Aa). Ces associations sont négatives si les individus hétérozygotes au locus M ont tendance à être homozygotes au locus A (ou réciproquement).

Les récurrences des associations intervenant dans l'équation S10.3 sont :

$$D_{a,a}^d \approx (1-s)(1-\sigma)D_{a,a} + (1-2sh)\sigma D_{a/\hat{a}} \quad (\text{S10.4})$$

$$D_{a/\hat{a}}^d \approx (1-d)^2(1-2sh)D_{a/\hat{a}} + \frac{pq_a}{2N} \quad (\text{S10.5})$$

$$\begin{aligned}
D_{ma,ma}^d &\approx (1-s)(1-\sigma)D_{ma,ma} \\
&\quad + (1-2sh)\sigma \left((1-r)^2 D_{ma/\widehat{m}a} + 2r(1-r)D_{ma/\widehat{m},a} + r^2 D_{m,a/\widehat{m},a} \right)
\end{aligned} \tag{S10.6}$$

$$\begin{aligned}
D_{ma/\widehat{m}a}^d &\approx (1-d)^2(1-2sh) \left((1-r\sigma)^2 D_{ma/\widehat{m}a} \right. \\
&\quad \left. + 2r\sigma(1-r\sigma)D_{ma/\widehat{m},a} + (r\sigma)^2 D_{m,a/\widehat{m},a} \right) + \frac{pq_{ma}}{2N}
\end{aligned} \tag{S10.7}$$

$$D_{m,a/\widehat{m},a}^d \approx (1-d)^2(1-2sh)(1-\sigma) \left((1-r\sigma)D_{ma/\widehat{m},a} + r\sigma D_{m,a/\widehat{m},a} \right) \tag{S10.8}$$

$$D_{m,a/\widehat{m},a}^d \approx (1-d)^2(1-2sh)(1-\sigma)^2 D_{m,a/\widehat{m},a} + \frac{pq_{ma}}{2N} \tag{S10.9}$$

avec $pq_a = p_a q_a$ et $pq_{ma} = p_m q_m p_a q_a$

Nous pouvons remplacer les associations intervenant dans chacune des récurrences pour obtenir leurs expressions au QLE, qui ne dépendent que des paramètres du modèle et des fréquences alléliques. En considérant s , d et σ d'ordre ϵ , les solutions au QLE sont données par :

$$D_{a,a} \approx \frac{\sigma pq_a}{4N(s+\sigma)(d+sh)} - \frac{s(1-2h)pq_a^2}{(s+\sigma)} \tag{S10.10}$$

$$D_{a/\widehat{a}} \approx \frac{pq_a}{4N(d+sh)} \tag{S10.11}$$

$$D_{ma,ma} \approx \frac{\sigma(1-2r(1-r))}{4N(s+\sigma)(d+sh+r\sigma)} pq_{ma} \tag{S10.12}$$

$$D_{ma/\widehat{ma}} \approx \frac{2(d+sh)^2 + (3+r)(d+sh)\sigma + (1+r+r^2)\sigma^2}{4N(d+sh+\sigma)(d+sh+r\sigma)(2d+2sh+\sigma+r\sigma)} pq_{ma} \quad (\text{S10.13})$$

$$D_{m\widehat{a}/m,a} \approx \frac{r\sigma}{4N(d+sh+\sigma)(2d+2sh+\sigma+r\sigma)} pq_{ma} \quad (\text{S10.14})$$

$$D_{m,a/\widehat{m,a}} \approx \frac{pq_{ma}}{4N(d+sh+\sigma)} \quad (\text{S10.15})$$

Nous pouvons alors résoudre l'équation S10.3, en remplaçant les associations par leur expression au quasi-équilibre. Ceci donne une expression un peu compliquée, qui se simplifie considérablement lorsqu'on suppose une recombinaison libre entre les locus ($r = 1/2$) :

$$D_{ma,a} \approx \frac{\delta\sigma(4sd + (d+s)\sigma)}{4N(d+sh)(s+\sigma)^2(2d+2sh+\sigma)} pq_{ma} \quad (\text{S10.16})$$

Pour ce qui est de l'effet à long terme, les récurrences sur D_{ma} et $D_{m,a}$, sont données par :

$$D_{ma}^d \approx (1-sh)(1-r\sigma)D_{ma} + r(1-sh)\sigma D_{m,a} - s(1-h)D_{ma,a} \quad (\text{S10.17})$$

$$\begin{aligned} D_{m,a}^d \approx & \delta\sigma \left(D_{ma/\widehat{m}} + D_{m,a/\widehat{m}} - D_{ma,m} \right) + \delta\sigma s(1-h)D_{ma,ma} \\ & - \delta\sigma sh \left(D_{ma/\widehat{ma}} + D_{m\widehat{a}/m,a} \right) - \delta\sigma sh \left(D_{m\widehat{a}/m,a} + D_{m,a/\widehat{m,a}} \right) \\ & + (1-\sigma)D_{m,a} - s(1-\sigma)(hD_{m,a} + (1-h)D_{ma,a}) \end{aligned} \quad (\text{S10.18})$$

Les deux associations dépendent de l'association $D_{ma,a}$ dont l'expression à l'équilibre est celle donnée par l'équation S10.16. Des équations de récurrence sur les trois associations intervenant dans l'équation S10.18 sont données par :

$$\begin{aligned}
D_{ma,m}^d &\approx (1 - sh)(1 - \sigma)D_{ma,m} - s(1 - h - \sigma + h\sigma)D_{ma,ma} \\
&+ \sigma \left((1 - r)(1 - sh)D_{ma/\widehat{m}} + r(1 - sh)D_{m,a/\widehat{m}} \right. \\
&\quad \left. - sh \left((1 - r)D_{ma/\widehat{ma}} + D_{ma/\widehat{m,a}} + rD_{m,a/\widehat{m,a}} \right) \right)
\end{aligned} \tag{S10.19}$$

$$\begin{aligned}
D_{ma/\widehat{m}}^d &\approx (1 - d)^2 \left((1 - sh)(1 - r\sigma)D_{ma/\widehat{m}} + r(1 - sh)\sigma D_{m,a/\widehat{m}} \right. \\
&\quad \left. - sh \left((1 - r\sigma)D_{ma/\widehat{ma}} + D_{ma/\widehat{m,a}} + r\sigma D_{m,a/\widehat{m,a}} \right) \right)
\end{aligned} \tag{S10.20}$$

$$D_{m,a/\widehat{m}}^d \approx (1 - d)^2(1 - \sigma) \left((1 - sh)D_{m,a/\widehat{m}} - sh \left(D_{ma/\widehat{m,a}} - D_{m,a/\widehat{m,a}} \right) \right) \tag{S10.21}$$

Afin d'obtenir leurs expressions à l'équilibre, nous remplaçons les associations intervenant dans chacune des équations S10.19, S10.20 et S10.21 par leurs valeurs respectives à l'équilibre. En supposant $r = 1/2$, nous obtenons :

$$D_{ma,m} \approx -\frac{s\sigma(4(1 - h)d + 2(3 - h)sh + \sigma + 3h\sigma)}{4N(s + \sigma)(sh + \sigma)(2d + 2sh + \sigma)(4d + 2sh + \sigma)}pq_{ma} \tag{S10.22}$$

$$D_{ma/\widehat{m}} \approx -\frac{sh(8d^2 + 4(sh)^2 + 10sh\sigma + 5\sigma^2 + 2d(6sh + 7\sigma))}{N(2d + sh + \sigma)(2d + 2sh + \sigma)(4d + 2sh + \sigma)(4d + 4sh + 3\sigma)}pq_{ma} \tag{S10.23}$$

$$D_{m,a/\hat{m}} \approx -\frac{sh}{N(2d + sh + \sigma)(4d + 4hs + 3\sigma)} pq_{ma} \quad (\text{S10.24})$$

En supposant $r = 1/2$, les expressions pour D_{ma} et $D_{m,a}$ au QLE sont données par :

$$D_{ma} \approx -\delta\sigma(1-h)s \frac{2(sh)^2(4s + \sigma) + 5sh\sigma(4s + \sigma) + \sigma^2(11s + 2\sigma)}{4N(2-d)d(s + \sigma)^2(sh + \sigma)^2(2sh + \sigma)} pq_{ma} \quad (\text{S10.25})$$

$$D_{m,a} \approx -\delta\sigma \frac{(1-h)s^2(4sh + (3+h)\sigma)}{4Nd(2-d)(s + \sigma)^2(sh + \sigma)^2} pq_{ma} \quad (\text{S10.26})$$

Des expressions plus exactes pour r, d et σ arbitraires peuvent être obtenues en résolvant les équations de récurrence données plus haut, ce qui peut être réalisé en utilisant Mathematica.

Annexes S11

Modèle de simulation

Le programme de simulation (en C++) représente l'évolution du taux de sexe dans un modèle en île fini. Dans le programme, chacun des n dèmes contient N individus diploïdes portant les locus A et M.

En début de génération, les génotypes sont à l'équilibre de HW au sein de chaque dème, à savoir : le génotype $MMAA$ sera en fréquence $(1 - p_m^i)^2 \times (1 - p_a^i)^2$ (où p_a^i et p_m^i représentent les fréquences initiales, identiques au sein de chaque dème) et ainsi de suite pour les autres génotypes. Il est nécessaire de distinguer deux doubles hétérozygotes qui seront initialisées à la même fréquence $(2p_m^i(1 - p_m^i)p_a^i(1 - p_a^i))$: le cas où les allèles m et a sont portés par le même haplotype et le cas où ils sont portés par les haplotypes distincts (Figure S11.1).

Nous allons maintenant voir comment chaque étape du cycle de vie est prise en compte dans le modèle de simulation.

Pour la **sélection**, nous calculons la valeur sélective moyenne associée à chaque dème à partir de la fréquence de chacun des génotypes dans ce dème :

$$f_{(i)} = 1 - sh(p_{4(i)} + p_{5(i)} + p_{6(i)} + p_{7(i)}) - s(p_{8(i)} + p_{9(i)} + p_{10(i)}) \quad (\text{S11.1})$$

avec $f_{(i)}$ qui représente la valeur sélective à l'échelle du dème i et $p_{x(i)}$ la fréquence du génotype x dans le dème i avant sélection (Figure S11.1).

Ensuite, les fréquences après sélection de chaque génotype sont calculées tel que :

$$p'_{x(i)} = \frac{f_{x(i)}}{f_{(i)}} p_{x(i)} \quad (\text{S11.2})$$

avec $p'_{x(i)}$ la fréquence du génotype x dans le dème i après sélection et $f_{x(i)}$ la valeur sélective associée à chacun des génotypes qui dépend des allèles au locus A (Tableau 2.1).

Pour la **reproduction**, nous calculons d'abord le taux de sexe moyen à l'échelle du dème qui dépend du génotype au locus M des individus présents dans le dème i . Pour cela nous prenons le taux de sexe initial σ (qui représente le taux de sexe des individus portant le génotype MM) auquel on ajoute $h_m \delta \sigma$ (taux de sexe supplémentaire des individus

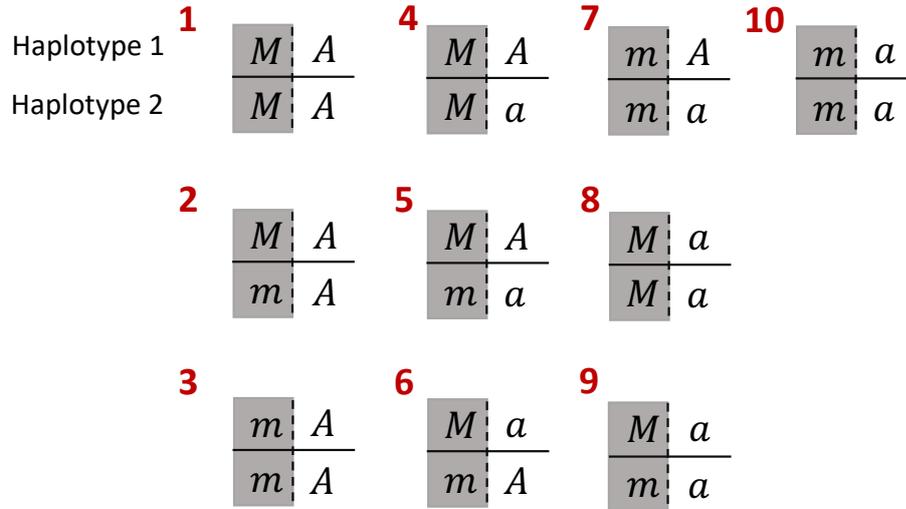


Figure S11.1 – Dix génotypes peuvent être obtenus dans un modèle diploïde à deux locus. Le génotype au locus M apparaît sur fond gris, celui au locus A sur fond blanc et les deux haplotypes sont séparés par un trait plein. En rouge le numéro associé à chacun des génotypes.

portant le génotype Mm) fois la somme des fréquences des génotypes Mm présents dans ce dème (deuxième partie de l'équation) et $\delta\sigma$ fois la somme des fréquences des génotypes mm présents dans le dème i (dernière partie de l'équation) :

$$\sigma_{(i)} = \sigma + h_m \delta \sigma (p_{2(i)} + p_{5(i)} + p_{6(i)} + p_{9(i)}) + \delta \sigma (p_{3(i)} + p_{7(i)} + p_{10(i)}) \quad (\text{S11.3})$$

Nous calculons ensuite la fréquence des différent types de gamètes produits par reproduction sexuée :

$$\begin{aligned}
 p_{MA(i)} &= \frac{\sigma (2p_{1(i)} + p_{4(i)}) + (\sigma + h_m \delta \sigma) (p_{2(i)} + (1-r)p_{5(i)} + rp_{6(i)})}{2\sigma_{(i)}} \\
 p_{mA(i)} &= \frac{(\sigma + \delta \sigma) (2p_{3(i)} + p_{7(i)}) + (\sigma + h_m \delta \sigma) (p_{2(i)} + (1-r)p_{6(i)} + rp_{5(i)})}{2\sigma_{(i)}} \\
 p_{Ma(i)} &= \frac{\sigma (2p_{8(i)} + p_{4(i)}) + (\sigma + h_m \delta \sigma) (p_{9(i)} + (1-r)p_{6(i)} + rp_{5(i)})}{2\sigma_{(i)}} \\
 p_{ma(i)} &= \frac{(\sigma + \delta \sigma) (2p_{10(i)} + p_{7(i)}) + (\sigma + h_m \delta \sigma) (p_{9(i)} + (1-r)p_{5(i)} + rp_{6(i)})}{2\sigma_{(i)}}
 \end{aligned} \quad (\text{S11.4})$$

Prenons l'exemple de l'haplotype MA , ce gamète peut être obtenu avec une probabilité :

- $\sigma/2$ à partir du génotype $MAMa$ et σ à partir de $MAMA$ (puisqu'il porte deux haplotypes MA);
- $(\sigma + h_m\delta\sigma)/2$ à partir de $MAMa$; $(1 - r) \times (\sigma + h_m\delta\sigma)/2$ à partir de $Mama$ (il ne faut pas qu'il y ait de recombinaison entre le locus A et M ici) et $r \times (\sigma + h_m\delta\sigma)/2$ à partir de $MamA$ (il faut qu'il y ait un événement de recombinaison pour obtenir le gamète MA).

Ensuite, nous prenons en compte le fait que chaque génotype peut être produit par reproduction asexuée ou par reproduction sexuée. La reproduction asexuée contribuera à la fréquence de chaque génotype avec une probabilité $1 - \sigma_x$ fois la fréquence du génotype avant reproduction ($p'_{x(i)}$). Dans le cas de la reproduction sexuée, nous devons faire le produit des fréquences des deux gamètes à l'origine du génotype d'intérêt, puis multiplier ce produit par $\sigma_{(i)}$ pour prendre en compte la probabilité d'obtenir un individu issu de reproduction sexuée dans le dème i (*cf.* Annexe B pour plus de détails sur les calculs). Par exemple, pour le génotype $MAMA$ (génotype 1, Figure C1) nous avons :

$$p''_{1(i)} = (1 - \sigma) \times p'_{1(i)} + \sigma_{(i)} (p_{MA(i)} \times p_{MA(i)}) \quad (\text{S11.5})$$

Comme nous pouvons le voir, la fréquence $p''_{1(i)}$ après reproduction est la somme de la probabilité d'obtenir ce génotype par reproduction asexuée (première partie de l'équation) et la probabilité d'obtenir ce génotype par reproduction sexuée (deuxième partie de l'équation).

Pour la **mutation**, nous additionnons les différentes possibilités d'obtenir le génotype sachant que le taux de mutation de l'allèle A vers l'allèle a est de μ ; et de l'allèle a vers l'allèle A de ν . Nous pouvons obtenir le génotype $MAMA$: s'il n'y a pas eu de mutation sur les deux allèles A chez les individus portant ce génotype (première partie de l'équation); s'il y a eu *une* mutation de a vers A du génotype $MAMa$ ($p''_{4(i)}$, deuxième

partie de l'équation) et s'il y a eu *deux* mutations de a vers A du génotype $MaMa$ ($p''_{8(i)}$, troisième partie de l'équation) :

$$p'''_{1(i)} = (1 - \mu)^2 \times p''_{1(i)} + (1 - \mu) \nu \times p''_{4(i)} + \nu^2 \times p''_{8(i)} \quad (\text{S11.6})$$

avec $p'''_{1(i)}$ la fréquence après mutation du génotype 1 dans le dème i .

Pour la **dispersion**, nous calculons d'abord la fréquence de chaque génotype à l'échelle de la métapopulation (p'''_x pour le génotype x après mutation), puis nous calculons la probabilité que le génotype x n'ait pas migré dans un autre dème (probabilité $1 - d$, première partie de l'équation) et la probabilité que des génotypes x migrent vers le dème i . Comme nous supposons une "soft selection" (Annexe B), tous les dèmes contribuent de la même manière au pool de migrants et ainsi cette dernière probabilité vaut $d \times p_X$ (deuxième partie de l'équation) :

$$p'''_{x(i)} = (1 - d) \times p'''_{x(i)} + d \times p'''_x \quad (\text{S11.7})$$

avec $p'''_{x(i)}$ la fréquence après dispersion du génotype x dans le dème i .

Finalement, la **dérive génétique** est représentée par un tirage dans une loi multinomiale avec N tirages et dix possibilités (correspondant aux fréquences des dix génotypes après dispersion).

Comme nous venons de le voir à travers les différentes étapes du cycle de vie, ce modèle de simulation nous permet de suivre les fréquences génotypiques à l'échelle du dème et à l'échelle de la métapopulation. Dans le but de comparer les résultats des simulations avec les résultats analytiques, il est nécessaire de revenir sur les fréquences alléliques et les associations génétiques. Dans le cas des fréquences alléliques à l'échelle de la métapopulation, nous pouvons les obtenir à partir des fréquences génotypiques :

$$\begin{aligned} p_m &= \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left(\frac{p_{2(i)} + p_{5(i)} + p_{6(i)} + p_{9(i)}}{2} + (p_{3(i)} + p_{7(i)} + p_{10(i)}) \right) \\ p_a &= \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left(\frac{p_{4(i)} + p_{5(i)} + p_{6(i)} + p_{7(i)}}{2} + (p_{8(i)} + p_{9(i)} + p_{10(i)}) \right) \end{aligned} \quad (\text{S11.8})$$

Pour ce qui est des associations génétiques, nous devons revenir à leur définition selon le formalisme multilocus. Par exemple pour l'association génétique $D_{ma,a}$:

$$D_{ma,a} = \frac{1}{2} \mathbb{E}_{i,j} \left[(X_{m(ij1)} - p_m) (X_{a(ij1)} - p_a) (X_{a(ij2)} - p_a) \right. \\ \left. + (X_{m(ij2)} - p_m) (X_{a(ij2)} - p_a) (X_{a(ij1)} - p_a) \right] \quad (\text{S11.9})$$

avec $X_{m(ij1)} = 1$ si l'individu porte l'allèle m sur le "premier" haplotype et de 0 sinon. Il est donc possible de calculer l'implication de chacun des dix génotypes dans cette association génétique. Par exemple, l'implication du génotype $MAMA$ dans l'association $D_{ma,a}$ est de $-p_m p_a^2$ puisque $X_{m(ij1)} = X_{m(ij2)} = X_{a(ij1)} = X_{a(ij2)} = 0$. Nous calculons de la même manière l'implication de chaque génotype sur cette association et nous sommions l'ensemble de ces implications multipliées par leur fréquence respective. Pour $D_{ma,a}$ nous obtenons :

$$D_{ma,a} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left[p_a^2 \times \left(-p_m p_{1(i)} + \left(\frac{1}{2} - p_m \right) p_{2(i)} + q_m p_{3(i)} \right) \right. \\ \left. + p_a q_a \times \left(p_m p_{4(i)} - \left(\frac{1}{2} - p_m \right) (p_{5(i)} + p_{6(i)}) - q_m p_{7(i)} \right) \right. \\ \left. + q_a^2 \times \left(-p_m p_{8(i)} + \left(\frac{1}{2} - p_m \right) p_{9(i)} + q_m p_{10(i)} \right) \right] \quad (\text{S11.10})$$

BIBLIOGRAPHIE

- Agapow, P. M., et A. Burt. 2001. Indices of multilocus linkage disequilibrium. *Molecular Ecology Notes* 1 :101–102.
- Alberto, F., P. T. Raimondi, D. C. Reed, J. R. Watson, D. A. Siegel, S. Mitarai, N. Coelho, et E. A. Serrão. 2011. Isolation by oceanographic distance explains genetic structure for *Macrocystis pyrifera* in the Santa Barbara Channel. *Mol. Ecol.* 20 :2543–2554.
- Alleaume-Benharira, M., I. R. Pen, et O. Ronce. 2006. Geographical patterns of adaptation within a species' range : Interactions between drift and gene flow. *J. Evol. Biol.* 19 :203–215.
- Angert, A. L., M. G. Bontrager, et J. Ågren. 2020. What do we really know about Adaptation at Range Edges? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 51 :341–361.
- Antonovics, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations V. Evolution of self-fertility. *Heredity* 23 :219–238.
- Antonovics, J. 1976. The Nature of Limits to Natural Selection. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63 :224–247.
- Araújo, R. M., J. Assis, R. Aguillar, L. Airoidi, I. Bárbara, I. Bartsch, T. Bekkby, H. Christie, D. Davoult, S. Derrien-Courtel, C. Fernandez, S. Fredriksen, F. Gevaert, H. Gundersen, A. Le Gal, L. Lévêque, N. Mieszkowska, K. M. Norderhaug, P. Oliveira,

- A. Puente, J. M. Rico, E. Rinde, H. Schubert, E. M. Strain, M. Valero, F. Viard, et I. Sousa-Pinto. 2016. Status, trends and drivers of kelp forests in Europe : an expert assessment. *Biodiversity and Conservation* 25 :1319–1348.
- Armbruster, P., W. E. Bradshaw, et C. M. Holzapfel. 1998. Effects of Postglacial range expansion on Allozyme and Quantitative Variation of the Pitcher-Plant Mosquito, *Wyeomyia smithii*. *Evol.* 52 :1697–1704.
- Arnaud-Haond, S., S. Teixeira, S. I. Massa, C. Billot, P. Saenger, G. Coupland, C. M. Duarte, et E. A. Serrão. 2006. Genetic structure at range edge : low diversity and high inbreeding in Southeast Asian mangrove (*Avicennia marina*) populations. *Mol. Ecol.* 15 :3515–3525.
- Assis, J., M. B. Araújo, et E. A. Serrão. 2018. Projected climate changes threaten ancient refugia of kelp forests in the North Atlantic. *Global Change Biology* 24 :e55–e66.
- Assis, J., E. Bercibar, B. Claro, F. Alberto, D. Reed, P. Raimondi, et E. A. Serrão. 2017. Major shifts at the range edge of marine forests : The combined effects of climate changes and limited dispersal. *Scientific Reports* 7 :1–10.
- Atkins, K., et J. Travis. 2010. Local adaptation and the evolution of species' ranges under climate change. *J. Theor. Biol.* 266 :449–457.
- Ayata, S. D., P. Lazure, et É. Thiébaud. 2010. How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study of larval dispersal between the Bay of Biscay and the English Channel (North-East Atlantic). *Progress in Oceanography* 87 :18–36.
- Baker, H. G. 1955. Self-compatibility and establishment after 'long-distance' dispersal. *Evol.* 9 :347–348.
- Balloux, F., L. Lehmann, et T. de Meuwis. 2003. The population genetics of clonal and partially clonal diploids. *Genetics* 164 :1635–1644.

- Barcia, A. R., G. E. Lopez, D. Hernandez, et E. Garcia-Machado. 2005. Temporal variation of the population structure and genetic diversity of *Farfantepenaeus notialis* assessed by allozyme loci. *Mol. Ecol.* 14 :2933–2942.
- Barradas, A., F. Alberto, A. H. Engelen, et E. A. Serrao. 2011. Fast sporophyte replacement after removal suggests banks of latent microscopic stages of *Laminaria ochroleuca* (Phaeophyceae) in tide pools in northern Portugal. *Cahiers de Biologie Marine* 52 :435.
- Barton, N. H. 1995*a*. A general model for the evolution of recombination. *Genet. Res.* 65 :123–144.
- Barton, N. H. 1995*b*. Linkage and the limits to natural selection. *Genetics* 140 :821–841.
- Barton, N. H. 2001*a*. Adaptation at the edge of a species' range. In J. Silvertown, et J. Antonovics (éds.), *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context*, pages 365–392. Blackwell, London.
- Barton, N. H. 2001*b*. The evolutionary consequences of gene flow and local adaptation : future approaches. In J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt, et J. Nichols (éds.), *Dispersal*, pages 329–340. Oxford University Press, Oxford.
- Barton, N. H., et G. M. Hewitt. 1985. Analysis of hybrid zones. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16 :113–148.
- Barton, N. H., et M. Turelli. 1991. Natural and sexual selection on many loci. *Genetics* 127 :229–255.
- Barton, N. H., et M. Turelli. 2004. Effects of genetic drift on variance components under a general model of epistasis. *Evol.* 58 :2111–2132.
- Bartsch, I., M. Paar, S. Fredriksen, M. Schwanitz, C. Daniel, H. Hop, et C. Wiencke. 2016. Changes in kelp forest biomass and depth distribution in Kongsfjorden, Svalbard, between 1996–1998 and 2012–2014 reflect Arctic warming. *Polar Biology* 39 :2021–2036.

- Bartsch, I., J. Vogt, C. Pehlke, et D. Hanelt. 2013. Prevailing sea surface temperatures inhibit summer reproduction of the kelp *Laminaria digitata* at Helgoland (North Sea). *Journal of Phycology* 49 :1061–1073.
- Bartsch, I., C. Wiencke, K. Bischof, C. M. Buchholz, B. H. Buck, A. Eggert, P. Feuerpfel, D. Hanelt, S. Jacobsen, R. Karez, U. Karsten, M. Molis, M. Y. Roleda, H. Schubert, R. Schumann, K. Valentin, F. Weinberger, et J. Wiese. 2008. The genus *Laminaria* sensu lato : Recent insights and developments. *European Journal of Phycology* 43 :1–86.
- Beatty, G. E., N. Reid, et J. Provan. 2014. Retrospective genetic monitoring of the threatened Yellow marsh saxifrage (*Saxifraga hirculus*) reveals genetic erosion but provides valuable insights for conservation strategies. *Diversity and Distributions* 20 :529–537.
- Behrman, K. D., et M. Kirkpatrick. 2011. Species range expansion by beneficial mutations. *J. Evol. Biol.* 24 :665–675.
- Belkhir, K., P. Borsa, L. Chikhi, N. Raufaste, et F. Bonhomme. 2004. GENETIX 4.05. Population Genetics Software for Windows TM, University of Montpellier .
- Bell, G. 1982. *The Masterpiece of Nature*. University of California Press, Berkeley.
- Ben Abdallah, F., W. Philippe, et J.-P. Goffart. 2016. Utilisation de la fluorescence chlorophyllienne pour l'évaluation du statut azoté des cultures (synthèse bibliographique). *Biotechnologie, agronomie, société et environnement*, 20 :83–93.
- Benestan, L., B. K. Quinn, H. Maaroufi, M. Laporte, F. K. Clark, S. J. Greenwood, R. Rochette, et L. Bernatchez. 2016. Seascape genomics provides evidence for thermal adaptation and current-mediated population structure in American lobster (*Homarus americanus*). *Mol. Ecol.* 25 :5073–5092.
- Bennett, S., C. M. Duarte, N. Marbà, et T. Wernberg. 2019. Integrating within-species

- variation in thermal physiology into climate change ecology. *Phil. Trans. Roy. Soc. (Lond.) B* 374 :1–10.
- Bessa-Gomes, C., S. Legendre, et J. Clobert. 2004. Allee effects, mating systems and the extinction risk in populations with two sexes. *Ecology Letters* 7 :802–812.
- Bierzychudek, P. 1985. Patterns in plant parthenogenesis. In S. C. Stearns (éd.), *The evolution of sex and its consequences*, pages 197–217. Birkhauser Verlag, Basel.
- Billot, C., C. R. Engel, S. Rousvoal, B. Kloareg, et M. Valero. 2003. Current patterns, habitat discontinuities and population genetic structure : The case of the kelp *Laminaria digitata* in the English channel. *Marine Ecology Progress Series* 253 :111–121.
- Billot, C., S. Rousvoal, A. Estoup, J. T. Epplen, P. Saumitou-Laprade, M. Valero, et B. Kloareg. 1998. Isolation and characterization of microsatellite markers in the nuclear genome of the brown alga *Laminaria digitata* (Phaeophyceae). *Mol. Ecol.* 7 :1778–1780.
- Bishop, J. A. 1972. An Experimental Study of the Cline of Industrial Melanism in *Biston betularia* (L.) (Lepidoptera) between Urban Liverpool and Rural North Wales. *The Journal of Animal Ecology* 41 :209.
- Bixler, H. J., et H. Porse. 2011. A decade of change in the seaweed hydrocolloids industry. *Journal of Applied Phycology* 23 :321–335.
- Blamey, L. K., et J. J. Bolton. 2018. The economic value of South African kelp forests and temperate reefs : Past, present and future. *Journal of Marine Systems* 188 :172–181.
- Blanquart, F., S. Gandon, et S. L. Nuismer. 2012. The effects of migration and drift on local adaptation to a heterogeneous environment. *J. Evol. Biol.* 25 :1351–1363.
- Bodkin, J. L. 1988. Effects of kelp forest removal on associated fish assemblages in central California. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 117 :227–238.

- Bohonak, A. J. 1999. Dispersal, Gene Flow, and Population Structure. *The Quarterly Review of Biology* 74 :21–45.
- Bolton, J. J., et K. Lüning. 1982. Optimal growth and maximal survival temperatures of Atlantic *Laminaria* species (Phaeophyta) in culture. *Marine Biology* 66 :89–94.
- Bothwell, J. H., D. Marie, A. F. Peters, J. M. Cock, et S. M. Coelho. 2010. Role of endoreduplication and apomeiosis during parthenogenetic reproduction in the model brown alga *Ectocarpus*. *New Phytologist* 188 :111–121.
- Bourrié, B. 2007. La fluorescence chlorophyllienne comme outil de diagnostic. In *8èmes Journées de la fertilisation raisonnée et de l'analyse de terre GEMAS-COMIFER "Fertilisation raisonnée et analyse de terre : quoi de neuf en 2007"*, pages 1–11.
- Brennan, G., L. Kregting, G. E. Beatty, C. Cole, B. Elsässer, G. Savidge, et J. Provan. 2014. Understanding macroalgal dispersal in a complex hydrodynamic environment : A combined population genetic and physical modelling approach. *Journal of the Royal Society Interface* 11 :1–12.
- Bridle, J. R., S. Gavaz, et W. J. Kennington. 2009. Testing limits to adaptation along altitudinal gradients in rainforest *Drosophila*. *Proc. Roy. Soc. (Lond.) B* 276 :1507–1515.
- Bridle, J. R., J. Polechová, M. Kawata, et R. K. Butlin. 2010. Why is adaptation prevented at ecological margins? New insights from individual-based simulations. *Ecology Letters* 13 :485–494.
- Bridle, J. R., et T. H. Vines. 2007. Limits to evolution at range margins : when and why does adaptation fail? *Trends Ecol. Evol.* 22 :140–147.
- Briers, R. A. 2003. Range limits and parasite prevalence in a freshwater snail. *Biology Letters* 270 :S178–S180.
- Bringloe, T. T., C. A. Bartlett, E. S. Bergeron, K. S. Cripps, N. J. Daigle, P. O. Gallagher, A. D. Gallant, R. O. Giberson, S. J. Greenough, J. M. Lamb, T. W. Leonard,

- J. A. MacKay, A. D. McKenzie, S. M. Persaud, T. Sheng, A. M. E. S. Mills, T. E. Moore, et G. W. Saunders. 2018. Detecting *Alaria esculenta* and *Laminaria digitata* (Laminariales, Phaeophyceae) gametophytes in red algae, with consideration of distribution patterns in the intertidal zone. *Phycologia* 57 :1–8.
- Brown, J. H. 1984. On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *Am. Nat.* 124 :255–279.
- Bryant, E. H., S. A. McCommas, et L. M. Combs. 1986. The effect of an Experimental Bottleneck upon Quantitative Genetic Variation in the Housefly. *Genetics* 114 :1191–1211.
- Bryant, E. H., et L. M. Meffert. 1995. An analysis of Selectional Response in Relation to a Population Bottleneck. *Evol.* 49 :626–634.
- Bulmer, M. G. 1985. *The Mathematical Theory of Quantitative Genetics*, 2nd edition. Oxford University Press, Oxford.
- Burrows, M. T., D. S. Schoeman, A. J. Richardson, J. G. Molinos, A. Hoffmann, L. B. Buckley, P. J. Moore, C. J. Brown, J. F. Bruno, C. M. Duarte, B. S. Halpern, O. Hoegh-Guldberg, C. V. Kappel, W. Kiessling, M. I. O’Connor, J. M. Pandolfi, C. Parmesan, W. J. Sydeman, S. Ferrier, K. J. Williams, et E. S. Poloczanska. 2014. Geographical limits to species-range shifts are suggested by climate velocity. *Nature* 507 :492–495.
- Burton, O. J., B. L. Phillips, et J. M. Travis. 2010. Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion. *Ecology Letters* 13 :1210–1220.
- Buschmann, A. H., C. Camus, J. Infante, A. Neori, Á. Israel, M. C. Hernández-González, S. V. Pereda, J. L. Gomez-Pinchetti, A. Golberg, N. Tadmor-Shalev, et A. T. Critchley. 2017. Seaweed production : overview of the global state of exploitation, farming and emerging research activity. *European Journal of Phycology* 52 :391–406.
- Calvez, V., J. Crevat, L. Dekens, B. Fabrèges, F. Kuczma, F. Lavigne, et G. Raoul. 2020.

- Influence of the mode of reproduction on dispersal evolution during species invasion. *ESAIM : Proceedings and Surveys* 67 :120–134.
- Case, T. J., R. D. Holt, M. A. McPeck, et T. H. Keitt. 2005. The community context of species' borders : ecological and evolutionary perspectives. *Oikos* 108 :28–46.
- Chapman, A. R. O. 1987. Population and community ecology of seaweeds. *Advances in marine biology* 23 :1–161.
- Chapuis, M. P., et A. Estoup. 2007. Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Biology and Evolution* 24 :621–631.
- Charlesworth, B. 1990. Mutation-selection balance and the evolutionary advantage of sex and recombination. *Genet. Res.* 55 :199–221.
- Charlesworth, B. 1993. Directional selection and the evolution of sex and recombination. *Genet. Res.* 61 :205–224.
- Charlesworth, B. 2009. Effective population size and patterns of molecular evolution and variation. *Nat. Rev. Genet.* 10 :195–205.
- Charlesworth, B., et D. Charlesworth. 1998. Some evolutionary consequences of deleterious mutations. *Genetica* 102.
- Charlesworth, D., et B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18 :237–268.
- Charlesworth, D., et J. H. Willis. 2009. The genetics of inbreeding depression. *Nat. Rev. Genet.* 10 :783–796.
- Chasnov, J. R. 2000. Mutation-selection balance, dominance and the maintenance of sex. *Genetics* 156 :1419–1425.
- Cheptou, P.-O., et L. G. Avendaño V. 2006. Pollination processes and the Allee effect in highly fragmented populations : consequences for the mating system in urban environments. *New Phytologist* 172 :774–783.

- Chevin, L. M., R. Lande, et G. M. Mace. 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment : Towards a predictive theory. *PLoS Biology* 8.
- Chuine, I. 2010. Why does phenology drive species distribution ? *Phil. Trans. Roy. Soc. (Lond.) B* 365 :3149–3160.
- Clinchy, M. 1997. Does Immigration "Rescue" Populations from Extinction ? Implications regarding Movement Corridors and the Conservation of Mammals. *Oikos* 80 :618.
- Clobert, J., E. Danchin, A. A. Dhondt, et J. D. Nichols (éds.). 2001. *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford.
- Cockerham, C. C. 1969. Variance of gene frequencies. *Evol.* pages 72–84.
- Coelho, N., E. Serrão, et F. Alberto. 2014. Characterization of fifteen microsatellite markers for the kelp *Laminaria ochroleuca* and cross species amplification within the genus. *Conservation genetics resources* 6 :949–950.
- Coleman, M. A., A. J. Minne, S. Vranken, et T. Wernberg. 2020. Genetic tropicalisation following a marine heatwave. *Scientific Reports* 10 :1–11.
- Coop, G., et S. R. Myers. 2007. Live Hot, Die Young : Transmission Distortion in Recombination Hotspots. *PLoS Genetics* 3 :e35.
- Coop, G., et M. Przeworski. 2007. An evolutionary view of human recombination. *Nat. Rev. Genet.* 8 :23–34.
- Cortés, E. 2016. Perspectives on the intrinsic rate of population growth. *Methods in Ecology and Evolution* 7 :1136–1145.
- Cosson, J. 1976. Evolution de la fertilité des populations de *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux (Phéophycée, Laminariale) au cours de l'année. *Société Phycologique de France* pages 28–34.
- Cosson, J. 1999. Sur la disparition progressive de *Laminaria digitata* sur les côtes du Calvados (France). *Cryptogamie* 20 :35–42.

- Couceiro, L., M. Robuchon, C. Destombe, et M. Valero. 2013. Management and conservation of the kelp species *Laminaria digitata* : Using genetic tools to explore the potential exporting role of the MPA “Parc naturel marin d’Iroise”. *Aquatic Living Resources* 26 :197–205.
- Coyer, J. A., G. Hoarau, K. Sjøtun, et J. L. Olsen. 2008. Being abundant is not enough : A decrease in effective population size over eight generations in a Norwegian population of the seaweed, *Fucus serratus*. *Biology Letters* 4 :755–757.
- Cruaud, A., N. Rønsted, B. Chantarasuwan, L. S. Chou, W. L. Clement, A. Couloux, B. Cousins, G. Genson, R. D. Harrison, P. E. Hanson, M. Hossaert-McKey, R. Jabbour-Zahab, E. Jouselin, C. Kerdelhué, F. Kjellberg, C. Lopez-Vaamonde, J. Peebles, Y.-Q. Peng, R. A. S. Pereira, T. Schramm, R. Ubaidillah, S. van Noort, G. D. Weiblen, D.-R. Yang, A. Yodpinyanee, R. Libeskind-Hadas, J. M. Cook, J.-Y. Rasplus, et V. Savolainen. 2012. An Extreme Case of Plant–Insect Codiversification : Figs and Fig-Pollinating Wasps. *Systematic Biology* 61 :1029–1047.
- Darling, E., K. E. Samis, et C. G. Eckert. 2008. Increased seed dispersal potential towards geographic range limits in a Pacific coast dune plant. *New Phytologist* 178 :424–435.
- Dayton, P. K. 1985. Ecology of kelp communities. *Annual review of ecology and systematics*. 16 :215–245.
- de Bettignies, T., C. Hébert, J. Assis, I. Bartsch, T. Bekkby, H. Christie, K. Dahl, S. Derrien-Courtel, H. Edwards, K. Filbee-Dexter, J. Franco, K. Gillham, M. Harrauld, J. Hennicke, S. Hernández, L. Le Gall, B. Martinez, N. Mieszkowska, P. Moore, F. Moy, M. Mueller, K. M. Norderhaug, M. Parry, K. Ramsay, M. Robuchon, T. Russel, E. Serrão, D. Smale, H. Steen, M. Street, F. Tempera, M. Valero, T. Werner, et M. La Rivière. 2021. Case Report for kelp forests habitat. OSPAR 787/2021 .
- de Meeûs, T., et F. Balloux. 2004. Clonal reproduction and linkage disequilibrium in diploids : a simulation study. *Infection, genetics and evolution* 4 :345–351.

- De Meeûs, T., F. Prugnolle, et P. Agnew. 2007. Asexual reproduction : genetics and evolutionary aspects. *Cellular and Molecular Life Sciences* 64 :1355–1372.
- Dennis, R. L. H., L. Dapporto, J. W. Dover, et T. G. Shreeve. 2013. Corridors and barriers in biodiversity conservation : a novel resource-based habitat perspective for butterflies. *Biodiversity and Conservation* 22 :2709–2734.
- Dingle, H., et V. A. Drake. 2007. What Is Migration ? *BioScience* 57 :113–121.
- Dolgin, E. S., et S. P. Otto. 2003. Segregation and the Evolution of Sex under Overdominant Selection. *Genetics* 164 :1119–1128.
- Duckworth, R. A., et A. V. Badyaev. 2007. Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104 :15017–15022.
- Durrant, H. M. S., C. P. Burridge, B. P. Kelaher, N. S. Barrett, G. J. Edgar, et M. A. Coleman. 2014. Implications of macroalgal isolation by distance for networks of marine protected areas. *Conservation biology* 28 :438–445.
- Eckert, C. G., S. Kalisz, M. A. Geber, R. Sargent, E. Elle, P.-O. Cheptou, C. Goodwillie, M. O. Johnston, J. K. Kelly, D. A. Moeller, E. Porcher, R. H. Ree, M. Vallejo-Marín, et A. A. Winn. 2010. Plant mating systems in a changing world. *Trends Ecol. Evol.* 25 :35–43.
- Eckert, C. G., K. E. Samis, et S. C. Loughheed. 2008. Genetic variation across species' geographical ranges : The central-marginal hypothesis and beyond. *Mol. Ecol.* 17 :1170–1188.
- Ehlers, A., B. Worm, et T. Reusch. 2008. Importance of genetic diversity in eelgrass *Zostera marina* for its resilience to global warming. *Marine Ecology Progress Series* 355 :1–7.
- Ellegren, H., C. R. Primmer, et B. Sheldon. 1995. Microsatellite evolution : directionality or bias in locus selection ? *Nat. Genet.* 11 :60–62.

- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Etterson, J. R., et R. G. Shaw. 2001. Constraint to Adaptive Evolution in Response to Global Warming. *Science* 294 :151–154.
- Falconer, D. S., et T. F. C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Addison Wesley Longman, Harlow.
- Feldman, M. W., F. B. Christiansen, et L. D. Brooks. 1980. Evolution of recombination in a constant environment. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 77 :4838–4841.
- Felsenstein, J. 1974. The evolutionary advantage of recombination. *Genetics* 78 :737–756.
- Felsenstein, J. 1977. Multivariate normal genetic models with a finite number of loci. In E. Pollak, O. Kempthorne, et T. Bailey Jr (éds.), *Proceedings of the International Conference on Quantitative Genetics*, pages 227–245. Iowa State Univ. Press, Ames, IA.
- Filbee-Dexter, K. 2020. Ocean Forests Hold Unique Solutions to Our Current Environmental Crisis. *One Earth* 2 :398–401.
- Filbee-Dexter, K., et T. Wernberg. 2020. Substantial blue carbon in overlooked Australian kelp forests. *Scientific Reports* 10 :12341.
- Filbee-Dexter, K., T. Wernberg, S. P. Grace, J. Thormar, S. Fredriksen, C. N. Narvaez, C. J. Feehan, et K. M. Norderhaug. 2020. Marine heatwaves and the collapse of marginal North Atlantic kelp forests. *Scientific Reports* 10 :1–11.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Florin, A.-B., et J. Höglund. 2006. Absence of population structure of turbot (*Psetta maxima*) in the Baltic Sea. *Mol. Ecol.* 16 :115–126.
- Folefack, C. 1996. Contribution a la culture de l'algue brune *Laminaria digitata* (Lamouroux) : mise au point des techniques de micropropagation, de cryoconservation et de bioencapsulation. Ph.D. thesis.

- Fouqueau, L., et D. Roze. 2021. The evolution of sex along environmental gradient. *Evol.* pages 1–14.
- Foutel-Rodier, F., et A. M. Etheridge. 2020. The spatial Muller’s ratchet : Surfing of deleterious mutations during range expansion. *Theor. Popul. Biol.* 135 :19–31.
- Frankel, O. H. 1970. Variation - The Essence of Life. *Proceedings of the Linnean Society, New South Wales* 95 :158–169.
- Fredriksen, S., U. Karsten, I. Bartsch, J. Woelfel, M. Koblowsky, R. Schumann, S. R. Moy, R. S. Steneck, J. M. Wiktor, H. Hop, et al.. 2019. Biodiversity of benthic macro- and microalgae from Svalbard with special focus on Kongsfjorden. In *The ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard*, pages 331–371. Springer.
- Fumagalli, M., M. Sironi, U. Pozzoli, A. Ferrer-Admettla, L. Pattini, et R. Nielsen. 2011. Signatures of Environmental Genetic Adaptation Pinpoint Pathogens as the Main Selective Pressure through Human Evolution. *PLoS Genetics* 7 :e1002355.
- Gagnaire, P., T. Broquet, D. Aurelle, F. Viard, A. Souissi, F. Bonhomme, S. Arnaud-Haond, et N. Bierne. 2015. Using neutral, selected, and hitchhiker loci to assess connectivity of marine populations in the genomic era. *Evolutionary Applications* 8 :769–786.
- Gale, J. S. 1990. *Theoretical Population Genetics*. Springer Science and Business Media, London.
- Gallon, R. K., M. Robuchon, B. Leroy, L. Le Gall, M. Valero, et E. Feunteun. 2014. Twenty years of observed and predicted changes in subtidal red seaweed assemblages along a biogeographical transition zone : Inferring potential causes from environmental data. *Journal of Biogeography* 41 :2293–2306.
- Garbary, D., K. Kim, T. Klinger, et D. Duggins. 1999. Red algae as hosts for endophytic kelp gametophytes. *Marine Biology* 135 :35–40.
- Garineaud, C. 2021. Appréhender et s’adapter. *Revue d’ethnoécologie* .

- Gaston, K. J. 2003. *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford Series in Ecology and Evolution.
- Gaston, K. J. 2009. Geographic range limits of species. *Proc. Roy. Soc. (Lond.) B* 276 :1391–1393.
- Gause, G. F. 1932. Experimental studies on the struggle for existence : I. Mixed population of two species of yeast. *Journal of Experimental Biology* 9 :389–402.
- Gause, G. F. 1934. Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science* 79 :16–17.
- Gaylord, B., et S. D. Gaines. 2000. Temperature or transport? Range limits in marine species mediated solely by flow. *Am. Nat.* 155 :769–789.
- Gaylord, B., D. C. Reed, P. T. Raimondi, et L. Washburn. 2006. Macroalgal spore dispersal in coastal environments : Mechanistic insights revealed by theory and experiment. *Ecological Monographs* 76 :481–502.
- Gaylord, B., D. C. Reed, P. T. Raimondi, L. Washburn, et S. R. McLean. 2002. A physically based model of macroalgal spore dispersal in the wave and current-dominated nearshore. *Ecol.* 83 :1239–1251.
- Gerber, N., et H. Kokko. 2018. Abandoning the ship using sex, dispersal or dormancy : multiple escape routes from challenging conditions. *Phil. Trans. Roy. Soc. (Lond.) B* 373 :1–12.
- Gilbert, K. J., et M. C. Whitlock. 2015. Evaluating methods for estimating local effective population size with and without migration. *Evol.* 69 :2154–2166.
- Gillespie, J. H. 2004. *Population genetics : a concise guide*. The John Hopkins University Press.
- Glémin, S. 2003. How are deleterious mutations purged? Drift versus nonrandom mating. *Evol.* 57 :2678–2687.

- Glémin, S., J. Ronfort, et T. Bataillon. 2003. Patterns of inbreeding depression and architecture of the load in subdivided populations. *Genetics* 165 :2193–2212.
- Glesener, R. R., et D. Tilman. 1978. Sexuality and the components of environmental uncertainty : clues from geographic parthenogenesis in terrestrial animals. *Am. Nat.* 112 :659–673.
- Goldberg, E., et R. Lande. 2006. Ecological and Reproductive Character Displacement of an Environmental Gradient. *Evol.* 60 :1344–1357.
- Goldstein, D. B., et C. Schlötterer. 1999. *Microsatellites, Evolution and Applications*. Oxford University Press.
- Gomulkiewicz, R., R. D. Holt, et M. Barfield. 1999. The Effects of Density Dependence and Immigration on Local Adaptation and Niche Evolution in a Black-Hole Sink Environment. *Theor. Popul. Biol.* 55 :283–296.
- González-Martínez, S. C., K. Ridout, et J. R. Pannell. 2017. Range Expansion Compromises Adaptive Evolution in an Outcrossing Plant. *Curr. Biol.* 27 :2544–2551.e4.
- Goodnight, C. J. 1988. Epistasis and the effect of Founder Events on the Additive Genetic Variance. *Evol.* 42 :441–454.
- Goudet, J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices, version 2.9.3 .
- Goudet, J. 2005. HIERFSTAT, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. *Molecular Ecology Notes* 5 :184–186.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34 :427–433.
- Grulois, D., L. Lévêque, et F. Viard. 2011. Mosaic genetic structure and sustainable establishment of the invasive kelp *Undaria Pinnatifida* within a bay (Bay of St-Malo, Brittany). *Cahiers de Biologie Marine* 52 :485–498.

- Guzinski, J., M. Ballenghien, C. Daguin-Thiébaud, L. Lévêque, et F. Viard. 2018. Population genomics of the introduced and cultivated Pacific kelp *Undaria pinnatifida* : Marinas—not farms—drive regional connectivity and establishment in natural rocky reefs. *Evolutionary Applications* 11 :1582–1597.
- Haag, C. R., et D. Ebert. 2004. A new hypothesis to explain geographic parthenogenesis. *Annales Zoologici Fennici* 41 :539–544.
- Haag, C. R., et D. Roze. 2007. Genetic load in sexual and asexual diploids : segregation, dominance and genetic drift. *Genetics* 176 :1663–1678.
- Hadany, L., et J. M. Comeron. 2008. Why are Sex and Recombination so common? *Annals of the New York Academy of Sciences* 1133 :26–43.
- Haldane, J. B. 1956. The relation between density regulation and natural selection. *Proc. Roy. Soc. (Lond.) B* 145 :306–308.
- Haldane, J. B. S. 1919. The combination of linkage values and the calculation of distances between the loci of linked factors. *J. Genet.* 8 :299–309.
- Hallatschek, O., et D. R. Nelson. 2008. Gene surfing in expanding populations. *Theor. Popul. Biol.* 73 :158–170.
- Hampe, A., et R. J. Petit. 2005. Conserving biodiversity under climate change : the rear edge matters. *Ecology Letters* 8 :461–467.
- Hancock, A. M., B. Brachi, N. Faure, M. W. Horton, L. B. Jarymowycz, F. G. Sperone, C. Toomajian, F. Roux, et J. Bergelson. 2011. Adaptation to Climate Across the *Arabidopsis thaliana* Genome. *Science* 334 :83–86.
- Hargreaves, A. L., et C. G. Eckert. 2014. Evolution of dispersal and mating systems along geographic gradients : implications for shifting ranges. *Functional Ecology* 28 :5–21.
- Hargreaves, A. L., K. E. Samis, et C. G. Eckert. 2014. Are Species' Range Limits Simply Niche Limits Writ Large? A Review of Transplant Experiments beyond the Range. *Am. Nat.* 183 :157–173.

- Harley, C. D., K. M. Anderson, K. W. Demes, J. P. Jorve, R. L. Kordas, T. A. Coyle, et M. H. Graham. 2012. Effects Of Climate Change On Global Seaweed Communities. *Journal of Phycology* 48 :1064–1078.
- Harley, C. D. G., A. Randall Hughes, K. M. Hultgren, B. G. Miner, C. J. B. Sorte, C. S. Thornber, L. F. Rodriguez, L. Tomanek, et S. L. Williams. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9 :228–241.
- Hartfield, M., et S. Glémin. 2016. Limits to adaptation in partially selfing species. *Genetics* 203 :959–974.
- Hartfield, M., S. I. Wright, et A. F. Agrawal. 2016. Coalescent times and patterns of genetic diversity in species with facultative sex : effects of gene conversion, population structure, and heterogeneity. *Genetics* 202 :297–312.
- Hébert, K., V. Millien, J. Lessard, et J. Masters. 2021. Source pool diversity and proximity shape the compositional uniqueness of insular mammal assemblages worldwide. *Journal of Biogeography* 48 :2337–2349.
- Hedrick, P. W. 1985. Inbreeding and selection in natural populations. In H. R. Gregorius (éd.), *Population Genetics in Forestry, Lecture Notes in Biomathematics*, pages 71–91. Springer-Verlag, New York.
- Hereford, J. 2009. A Quantitative Survey of Local Adaptation and Fitness Trade-Offs. *Am. Nat.* 173 :579–588.
- Herr, D., A. Himes-Cornell, et D. Laffoley. 2016. National Blue Carbon Policy Assessment Framework. Towards effective management of coastal carbon ecosystems. Technical report, IUCN.
- Hewitt, G. 2000. The Genetic Legacy of the Quaternary Ice Ages. *Nature* 405 :907–913.
- Hewitt, G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58 :247–276.

- Hewitt, G. M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68 :87–112.
- Hill, J. K., C. D. Thomas, et B. Huntley. 1999. Climate and habitat availability determine 20th century changes in a butterfly's range margin. *Proc. Roy. Soc. (Lond.) B* 266 :1197–1206.
- Hill, W. G., et A. Robertson. 1966. The effect of linkage on limits to artificial selection. *Genet. Res.* 8 :269–294.
- Hochberg, M. E., et A. R. Ives. 1999. Can natural enemies enforce geographical range limits? *Ecography* 22 :268–276.
- Hoffmann, A. A., et M. W. Blows. 1994. Species borders : ecological and evolutionary perspectives. *Trends Ecol. Evol.* 9 :223–227.
- Hoffmann, A. A., et Y. Willi. 2008. Detecting genetic responses to environmental change. *Nat. Rev. Genet.* 9 :421–432.
- Hoffmann, A. J., et B. Santelices. 1991. Banks of algal microscopic forms : hypotheses on their functioning and comparisons with seed banks. *Marine ecology progress series* 79 :185–194.
- Holt, B. G., J.-P. Lessard, M. K. Borregaard, S. A. Fritz, M. B. Araújo, D. Dimitrov, P.-H. Fabre, C. H. Graham, G. R. Graves, K. A. Jønsson, D. Nogués-Bravo, Z. Wang, R. J. Whittaker, J. Fjeldså, et C. Rahbek. 2013. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World. *Science* 339 :74–78.
- Holt, R. D. 1995. Linking Species and Ecosystems : Where's Darwin? In *Linking Species and Ecosystems*, pages 273–279. Springer US, Boston, MA.
- Holt, R. D. 1996. Food Webs in Space : An Island Biogeographic Perspective. In *Food Webs*, pages 313–323. Springer US.

- Holt, R. D. 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century : Ecological and evolutionary perspectives. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106 :19659–19665.
- Holt, R. D., et M. Barfield. 2009. Trophic interactions and range limits : the diverse roles of predation. *Proc. Roy. Soc. (Lond.) B* 276 :1435–1442.
- Holt, R. D., et R. Gomulkiewicz. 1997. How Does Immigration Influence Local Adaptation? A Reexamination of a Familiar Paradigm. *Am. Nat.* 149 :563–572.
- Hörandl, E. 2009. Geographical parthenogenesis : opportunities for asexuality. In I. Schoen, K. Martens, et P. van Dijk (éds.), *Lost sex*, pages 161–1869. Springer, Amsterdam.
- Hoshino, M., S. F. Hiruta, M. E. Croce, M. Kamiya, T. Jomori, T. Wakimoto, et K. Kogame. 2021. Geographical parthenogenesis in the brown alga *Scytosiphon lomentaria* (Scytosiphonaceae) : Sexuals in warm waters and parthenogens in cold waters. *Mol. Ecol.* pages 1–17.
- Howie, J. M., R. Mazzucco, T. Taus, V. Nolte, et C. Schlötterer. 2019. DNA Motifs Are Not General Predictors of Recombination in Two *Drosophila* Sister Species. *Genome Biology and Evolution* 11 :1345–1357.
- Hubbard, C. B., D. J. Garbary, K. Y. Kim, et D. M. Chiasson. 2004. Host specificity and growth of kelp gametophytes symbiotic with filamentous red algae (Ceramiales, Rhodophyta). *Helgoland Marine Research* 58 :18–25.
- Hughes, C. L., C. Dytham, et J. K. Hill. 2007. Modelling and analysing evolution of dispersal in populations at expanding range boundaries. *Ecological Entomology* 32 :437–445.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22 :415–427.

- Hutchinson, W. F., C. Van Oosterhout, S. I. Rogers, et G. R. Carvalho. 2003. Temporal analysis of archived samples indicates marked genetic changes in declining North Sea cod (*Gadus morhua*). *Proc. Roy. Soc. (Lond.) B* 270 :2125–2132.
- Hutter, C. M., M. D. Schug, et C. F. Aquadro. 1998. Microsatellite Variation in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans* : A Reciprocal Test of the Ascertainment Bias Hypothesis. *Molecular Biology and Evolution* 15 :1620–1636.
- Je Lee, H., et E. G. Boulding. 2009. Spatial and temporal population genetic structure of four northeastern Pacific littorinid gastropods : the effect of mode of larval development on variation at one mitochondrial and two nuclear DNA markers. *Mol. Ecol.* 18 :2165–2184.
- Johannesson, K., et C. André. 2006. Life on the margin : genetic isolation and diversity loss in a peripheral marine ecosystem, the Baltic Sea. *Mol. Ecol.* 15 :2013–2029.
- Jones, G. H., et F. C. H. Franklin. 2006. Meiotic Crossing-over : Obligation and Interference. *Cell* 126 :246–248.
- Jónsdóttir, Ó. D. B., A. K. Daníelsdóttir, et G. Nævdal. 2001. Genetic differentiation among Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in Icelandic waters : temporal stability. *ICES Journal of Marine Science* 58 :114–122.
- Jueterbock, A., J. A. Coyer, J. L. Olsen, et G. Hoarau. 2018. Decadal stability in genetic variation and structure in the intertidal seaweed *Fucus serratus* (Heterokontophyta : Fucaceae). *BMC Evolutionary Biology* 18 :1–12.
- Kain, J. 1964. Aspects of the Biology of *Laminaria hyperborea* III. Survival and Growth of Gametophytes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 44 :415–433.
- Kain, J. M. 1979. A view of the genus *Laminaria*. In M. Barnes (éd.), *Annual Review of Oceanography and Marine Biology*. Aberdeen University Press.

- Kawecki, T. J. 2000. Adaptation to marginal habitats : Contrasting influence of the dispersal rate on the fate of alleles with small and large effects. *Proc. Roy. Soc. (Lond.) B* 267 :1315–1320.
- Kawecki, T. J. 2008. Adaptation to Marginal Habitats. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39 :321–342.
- Kawecki, T. J., et D. Ebert. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7 :1225–1241.
- Kearney, M. 2005. Hybridization, glaciation and geographical parthenogenesis. *Trends Ecol. Evol.* 20 :495–502.
- Keightley, P. D., et S. P. Otto. 2006. Interference among deleterious mutations favours sex and recombination in finite populations. *Nature* 443 :89–92.
- Kellermann, V. M., B. van Heerwaarden, A. A. Hoffmann, et C. M. Sgrò. 2006. Very low Additive Genetic Variance and Evolutionary Potential in Multiple Populations of two Rainforest *Drosophila* Species. *Evol.* 60 :1104.
- Kettlewell, H. B. D. 1955. Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity* 9 :323–342.
- Kimura, M. 1956. A Model of a Genetic System which leads to Closer Linkage by Natural Selection. *Evol.* 10 :278.
- Kimura, M. 1965. A stochastic model concerning the maintenance of genetic variability in quantitative characters. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 54 :731–736.
- Kimura, M., T. Maruyama, et J. F. Crow. 1963. The mutation load in small populations. *Genetics* 48 :1303–1312.
- King, N. G., N. J. McKeown, D. A. Smale, D. C. Wilcockson, L. Hoelters, E. A. Groves, T. Stamp, et P. J. Moore. 2019. Evidence for different thermal ecotypes in range

- centre and trailing edge kelp populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 514-515 :10–17.
- Kirkpatrick, M., et N. H. Barton. 1997. Evolution of a species' range. *Am. Nat.* 150 :1–23.
- Kirkpatrick, M., et P. Jarne. 2000. The effects of a Bottleneck on Inbreeding Depression and the Genetic Load. *Am. Nat.* 155 :154–167.
- Kirkpatrick, M., T. Johnson, et N. H. Barton. 2002. General models of multilocus evolution. *Genetics* 161 :1727–1750.
- Kjellberg, F., P.-H. Gouyon, M. Ibrahim, M. Raymond, et G. Valdeyron. 1987. The Stability of the Symbiosis between Dioecious Figs and their Pollinators : a study of *Ficus Carica L.* and *Blastophaga Psenes L.* *Evol.* 41 :693–704.
- Klopfstein, S., M. Currat, et L. Excoffier. 2006. The fate of mutations surfing on the wave of a range expansion. *Molecular Biology and Evolution* 23 :482–490.
- Kollars, P. G., M. L. Beck, S. G. Mech, P. K. Kennedy, et M. L. Kennedy. 2004. Temporal and spatial genetic variability in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *Genetica* 121 :269–276.
- Kylin, H. 1916. Über den Generationswechsel bei *Laminaria digitata*. *Svensk Bot Tidskr* 10 :551–561.
- Ladah, L. B., J. A. Zertuche-González, et G. Hernández-Carmona. 1999. Giant Kelp (*Macrocystis Pyrifera*, Phaophyceae) Recruitment near its Southern limit in Baja California after mass disappearance during Enso 1997-1998. *Journal of Phycology* 35 :1106–1112.
- Lande, R., et S. Shannon. 1996. The role of Genetic Variation in Adaptation and Population Persistence in a Changing Environment. *Evol.* 50 :434–437.
- Larsson, L. C., L. Laikre, C. André, T. G. Dahlgren, et N. Ryman. 2010. Temporally stable genetic structure of heavily exploited Atlantic herring (*Clupea harengus*) in Swedish waters. *Heredity* 104 :40–51.

- Latron, M., J.-F. Arnaud, H. Ferla, C. Godé, et A. Duputié. 2020. Effects of contemporary shifts of range margins on patterns of genetic structure and mating system in two coastal plant species. *Heredity* 124 :336–350.
- Law, J. H., et B. J. Crespi. 2002. The Evolution of Geographic Parthenogenesis in *Timema* walking-sticks. *Mol. Ecol.* 11 :1471–1489.
- Lee-Yaw, J. A., H. M. Kharouba, M. Bontrager, C. Mahony, A. M. Csergő, A. M. Noreen, Q. Li, R. Schuster, et A. L. Angert. 2016. A synthesis of transplant experiments and ecological niche models suggests that range limits are often niche limits. *Ecology Letters* 19 :710–722.
- Lefèvre, T., M. Raymond, et F. Thomas. 2016. *Biologie évolutive*. de boeck.
- Lehtonen, J., M. D. Jennions, et H. Kokko. 2012. The many costs of sex. *Trends Ecol. Evol.* 27 :172–178.
- Leimu, R., et M. Fischer. 2008. A Meta-Analysis of Local Adaptation in Plants. *PLoS ONE* 3 :e4010.
- Lenormand, T., et S. P. Otto. 2000. The evolution of recombination in a heterogeneous environment. *Genetics* 156 :423–438.
- Lenormand, T., D. Roze, et F. Rousset. 2009. Stochasticity in evolution. *Trends Ecol. Evol.* 24 :157–165.
- Liesner, D., L. Fouqueau, M. Valero, M. Y. Roleda, G. A. Pearson, K. Bischof, K. Valentin, et I. Bartsch. 2020. Heat stress responses and population genetics of the kelp *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) across latitudes reveal differentiation among North Atlantic populations. *Ecology and Evolution* pages 1–34.
- Liggins, L., E. A. Treml, H. P. Possingham, et C. Riginos. 2016. Seascape features, rather than dispersal traits, predict spatial genetic patterns in co-distributed reef fishes. *Journal of Biogeography* 43 :256–267.

- Loreau, M., et A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412 :72–76.
- Lotka, A. J. 1932. The growth of mixed populations : Two species competing for a common food supply. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 22 :461–469.
- Luikart, G., J. M. Cornuet, et F. W. Allendorf. 1999. Temporal changes in allele frequencies provide estimates of population bottleneck size. *Conservation Biology* 13 :523–530.
- Lundmark, M., et A. Saura. 2006. Asexuality alone does not explain the success of clonal forms in insects with geographical parthenogenesis. *Hereditas* 143 :23–32.
- Lüning, K. 1980. Critical levels of Light and Temperature regulating the Gametogenesis of three *Laminaria* Species. *J. Phycol* 16 :1–15.
- Lüning, K. 1981. Egg release in gametophytes of *Laminaria saccharina* : Induction by darkness and inhibition by blue light and UV. *British Phycological Journal* 16 :379–393.
- Lüning, K. 1990. *Seaweeds : Their Environment, Biogeography and Ecophysiology*. Wiley and Sons, New York, USA.
- Lynch, M. 2010. Evolution of the mutation rate. *Trends Genet.* 26 :345–352.
- Lynch, M., M. S. Ackerman, J.-F. Gout, H. Long, W. Sung, W. K. Thomas, et P. L. Foster. 2016. Genetic drift, selection and the evolution of the mutation rate. *Nat. Rev. Genet.* 17 :704–714.
- Lynch, M., et J. B. Walsh. 1998. *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- MacArthur, R. H., J. M. Diamond, et J. R. Karr. 1972. Density Compensation in Island Faunas. *Ecol.* 53 :330–342.
- Maier, I., et D. Muller. 1986. Sexual pheromones in algae. *The Biological Bulletin* 170 :145–175.

- Manel, S., M. K. Schwartz, G. Luikart, et P. Taberlet. 2003. Landscape genetics : combining landscape ecology and population genetics. *Trends Ecol. Evol.* 18 :189–197.
- Manna, F., G. Martin, et T. Lenormand. 2011. Fitness landscapes : an alternative theory for the dominance of mutation. *Genetics* 189 :923–937.
- Martins, N., H. Tantt, G. A. Pearson, E. A. Serrão, et I. Bartsch. 2017. Interactions of daylength, temperature and nutrients affect thresholds for life stage transitions in the kelp *Laminaria digitata* (Phaeophyceae). *Botanica Marina* 60 :109–121.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Belknap, Cambridge, Mass.
- McKay, J. K., et R. G. Latta. 2002. Adaptive population divergence : markers, QTL and traits. *Trends Ecol. Evol.* 17 :285–291.
- Micheletti, S. J., et A. Storfer. 2015. A test of the central-marginal hypothesis using population genetics and ecological niche modelling in an endemic salamander (*Ambystoma barbouri*). *Mol. Ecol.* 24 :967–979.
- Mota, C. F., A. H. Engelen, E. A. Serrao, M. A. Coelho, N. Marbà, D. Krause-Jensen, et G. A. Pearson. 2018. Differentiation in fitness-related traits in response to elevated temperatures between leading and trailing edge populations of marine macrophytes. *PLoS ONE* 13 :1–17.
- Nagylaki, T. 1978. Clines with asymmetric migration. *Genetics* Vol. 88 :813–827.
- Nagylaki, T. 1993. The evolution of multilocus systems under weak selection. *Genetics* 134 :627–647.
- Nei, M. 1967. Modification of linkage intensity by natural selection. *Genetics* 57 :625–641.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 70 :3321–3323.

- Nei, M. 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Annals of Human Genetics* 41 :225–233.
- Neiman, M., et T. A. Linksvayer. 2006. The conversion of variance and the evolutionary potential of restricted recombination. *Heredity* 96 :111–121.
- Neiva, J., G. A. Pearson, M. Valero, et E. A. Serrão. 2010. Surfing the wave on a borrowed board : range expansion and spread of introgressed organellar genomes in the seaweed *Fucus ceranoides* L. *Molecular ecology* 19 :4812–4822.
- Neiva, J., E. A. Serrão, C. Paulino, L. Gouveia, A. Want, É. Tamigneaux, M. Ballenghien, S. Mauger, L. Fouqueau, C. Engel-Gautier, C. Destombe, et M. Valero. 2020. Genetic structure of ampho-Atlantic *Laminaria digitata* (Laminariales, Phaeophyceae) reveals a unique range-edge gene pool and suggests post-glacial colonization of the NW Atlantic. *European Journal of Phycology* 00 :1–12.
- Nicastro, K. R., J. Assis, E. A. Serrão, G. A. Pearson, J. Neiva, M. Valero, R. Jacinto, et G. I. Zardi. 2020. Congruence between fine-scale genetic breaks and dispersal potential in an estuarine seaweed across multiple transition zones. *ICES Journal of Marine Science* 77 :371–378.
- Normand, S., R. E. Ricklefs, F. Skov, J. Bladt, O. Tackenberg, et J.-C. Svenning. 2011. Postglacial migration supplements climate in determining plant species ranges in Europe. *Proc. Roy. Soc. (Lond.) B* 278 :3644–3653.
- Nuismer, S. L., et S. Gandon. 2008. Moving beyond common-garden and transplant designs : Insight into the causes of local adaptation in species interactions. *Am. Nat.* 171 :658–668.
- Olivieri, I., D. Couvet, et P.-H. Gouyon. 1990. The genetics of transient populations : Research at the metapopulation level. *Trends Ecol. Evol.* 5 :207–210.
- Oppliger, L. V., P. Von Dassow, S. Bouchemousse, M. Robuchon, M. Valero, J. A. Correa, S. Mauger, et C. Destombe. 2014. Alteration of sexual reproduction and genetic

- diversity in the kelp species *Laminaria digitata* at the Southern limit of its range. PLoS ONE 9.
- Orr-Weaver, T. L., et J. W. Szostak. 1983. Yeast recombination : the association between double-strand gap repair and crossing-over. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 80 :4417–4421.
- Otto, S. P. 2003. The advantages of segregation and the evolution of sex. Genetics 164 :1099–1118.
- Otto, S. P. 2009. The evolutionary enigma of sex. Am. Nat. 174 :S1–S14.
- Otto, S. P., et N. H. Barton. 1997. The evolution of recombination : removing the limits to natural selection. Genetics 147 :879–906.
- Otto, S. P., et T. Day. 2011. A biologist's guide to mathematical modeling in ecology and evolution. Princeton University Press.
- Otto, S. P., et M. W. Feldman. 1997. Deleterious mutations, variable epistatic interactions, and the evolution of recombination. Theor. Popul. Biol. 51 :134–47.
- Otto, S. P., et T. Lenormand. 2002. Resolving the paradox of sex and recombination. Nat. Rev. Genet. 3 :252–261.
- Otto, S. P., et J. C. Marks. 1996. Mating systems and the evolutionary transition between haploidy and diploidy. Biol. J. Linn. Soc. 57 :197–218.
- Otto, S. P., et Y. Michalakis. 1998. The evolution of recombination in changing environments. Trends Ecol. Evol. 13 :145–151.
- Otto, S. P., et S. L. Nuismer. 2004. Species interactions and the evolution of sex. Science 304 :1018–1020.
- Paccard, A., J. Van Buskirk, et Y. Willi. 2016. Quantitative Genetic Architecture at latitudinal Range Boundaries : Reduced Variation but Higher Trait Independence. Am. Nat. 187 :667–677.

- Palstra, F. P., M. F. O'Connell, et D. E. Ruzzante. 2007. Population structure and gene flow reversals in Atlantic salmon (*Salmo salar*) over contemporary and long-term temporal scales : effects of population size and life history. *Mol. Ecol.* 16 :4504–4522.
- Palumbi, S. R. 2004. Marine Reserves and Ocean Neighborhoods : The Spatial Scale of Marine Populations and Their Management. *Annual Review of Environment and Resources* 29 :31–68.
- Pannell, J. R. 2015. Evolution of the mating system in colonizing plants. *Mol. Ecol.* 24 :2018–2037.
- Parmesan, C., et G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421 :37–42.
- Peakall, R., et P. E. Smouse. 2006. GENALEX 6 : Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6 :288–295.
- Peck, J. R., J. M. Yearsley, et D. Waxman. 1998. Explaining the geographic distributions of sexual and asexual populations. *Nature* 391 :889–892.
- Pedersen, M., L. Nejrup, T. Pedersen, et S. Fredriksen. 2014. Sub-canopy light conditions only allow low annual net productivity of epiphytic algae on kelp *Laminaria hyperborea*. *Marine Ecology Progress Series* 516 :163–176.
- Peischl, S., I. Dupanloup, M. Kirkpatrick, et L. Excoffier. 2013. On the accumulation of deleterious mutations during range expansions. *Mol. Ecol.* 22 :5972–5982.
- Peischl, S., et L. Excoffier. 2015. Expansion load : Recessive mutations and the role of standing genetic variation. *Mol. Ecol.* 24 :2084–2094.
- Peischl, S., M. Kirkpatrick, et L. Excoffier. 2015. Expansion load and the evolutionary dynamics of a species range. *Am. Nat.* 185 :E81–E93.
- Pennington, L. K., R. A. Slatyer, D. V. Ruiz-Ramos, S. D. Veloz, et J. P. Sexton. 2021. How is adaptive potential distributed within species ranges? *Evol.* .

- Pereira, T. R., A. H. Engelen, G. A. Pearson, E. A. Serrao, C. Destombe, et M. Valero. 2011. Temperature effects on the microscopic haploid stage development of *Laminaria ochroleuca* and *Sacchoriza polyschides*, kelps with contrasting life histories. *Cahiers de Biologie Marine* 52.
- Perez, R. 1971. Ecologie, croissance et regeneration. Teneurs en acide alginique de *Laminaria digitata* sur les cotes françaises de la Manche. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 35 :287–346.
- Perrier, A., D. Sánchez-Castro, et Y. Willi. 2020. Expressed mutational load increases toward the edge of a species' geographic range. *Evol.* 74 :1711–1723.
- Peteiro, C. 2018. Alginate Production from Marine Macroalgae, with Emphasis on Kelp Farming. In B. H. A. Rehm, et M. F. Moradali (éds.), *Alginates and Their Biomedical Applications*, pages 27–66. Springer, Singapore.
- Phillips, B. L., G. P. Brown, J. M. Travis, et R. Shine. 2008. Reid's paradox revisited : the evolution of dispersal kernels during range expansion. *Am. Nat.* 172 :S34–S48.
- Pironon, S., G. Papuga, J. Villellas, A. L. Angert, M. B. García, et J. D. Thompson. 2017. Geographic variation in genetic and demographic performance : new insights from an old biogeographical paradigm. *Biological Reviews* 92 :1877–1909.
- Polechová, J., et N. H. Barton. 2015. Limits to adaptation along environmental gradients. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 112 :6401–6406.
- Pritchard, J. K., M. Stephens, et P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155 :945–959.
- Pujol, B., S.-R. Zhou, J. Vilas, et J. Pannell. 2009. Reduced inbreeding depression after species range expansion. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106 :15379–15383.
- Pulliam, H. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3 :349–361.

- Pylkov, K. V., L. A. Zhivotovsky, et M. W. Feldman. 1998. Migration versus mutation in the evolution of recombination under multilocus selection. *Genet. Res.* 71 :247–256.
- R Core Team. 2017. R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ramakrishnan, A. P., T. Musial, et M. B. Cruzan. 2010. Shifting dispersal modes at an expanding species' range margin. *Mol. Ecol.* 19 :1134–1146.
- Raybaud, V., G. Beaugrand, E. Goberville, G. Delebecq, C. Destombe, M. Valero, D. Davoult, P. Morin, et F. Gevaert. 2013. Decline in Kelp in West Europe and Climate. *PLoS ONE* 8 :e66044.
- Reed, D. C., M. A. Brzezinski, D. A. Coury, W. M. Graham, et R. L. Petty. 1999. Neutral lipids in macroalgal spores and their role in swimming. *Mar. Biol.* 133 :737–744.
- Reed, J. M., et A. P. Dobson. 1993. Behavioural constraints and conservation biology : Conspecific attraction and recruitment. *Trends Ecol. Evol.* 8 :253–256.
- Reynes, L., T. Thibaut, S. Mauger, A. Blanfuné, F. Holon, C. Cruaud, A. Couloux, M. Valero, et D. Aurelle. 2021. Genomic signatures of clonality in the deep water kelp *Laminaria rodriguezii*. *Mol. Ecol.* 30 :1806–1822.
- Reynolds, L. K., J. J. Stachowicz, A. R. Hughes, S. J. Kamel, B. S. Ort, et R. K. Grosberg. 2017. Temporal stability in patterns of genetic diversity and structure of a marine foundation species (*Zostera marina*). *Heredity* 118 :404–412.
- Robuchon, M. 2014. Etude des forêts de laminaires des côtes bretonnes par une approche intégrée de génétique des populations et d'écologie des communautés. Ph.D. thesis.
- Robuchon, M., L. Couceiro, A. F. Peters, C. Destombe, et M. Valero. 2014a. Examining the bank of microscopic stages in kelps using culturing and barcoding. *European Journal of Phycology* 49 :128–133.

- Robuchon, M., L. Le Gall, S. Mauger, et M. Valero. 2014*b*. Contrasting genetic diversity patterns in two sister kelp species co-distributed along the coast of Brittany, France. *Mol. Ecol.* 23 :2669–2685.
- Ronce, O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38 :231–253.
- Ronce, O., et M. Kirkpatrick. 2001. When Sources become Sinks : Migrational Meltdown in Heterogeneous Habitats. *Evol.* 55 :1520–1531.
- Rothman, M. D., L. Mattio, R. J. Anderson, et J. J. Bolton. 2017. A phylogeographic investigation of the kelp genus *Laminaria* (Laminariales, Phaeophyceae), with emphasis on the South Atlantic Ocean. *Journal of Phycology* 53 :778–789.
- Rousset, F. 2004. Genetic Structure and Selection in Subdivided Populations. Princeton University Press, Princeton.
- Roze, D. 2009. Diploidy, population structure and the evolution of recombination. *Am. Nat.* 174 :S79–S94.
- Roze, D. 2012. Disentangling the benefits of sex. *PLoS Biology* 10 :6–9.
- Roze, D. 2014. Selection for sex in finite populations. *J. Evol. Biol.* 27 :1304–1322.
- Roze, D. 2015. Effects of interference between selected loci on the mutation load, inbreeding depression and heterosis. *Genetics* 201 :745–757.
- Roze, D., et R. E. Michod. 2010. Deleterious mutations and selection for sex in finite, diploid populations. *Genetics* 184 :1095–1112.
- Roze, D., et F. Rousset. 2008. Multilocus models in the infinite island model of population structure. *Theor. Popul. Biol.* 73 :529–542.
- Sanford, E., et M. W. Kelly. 2011. Local Adaptation in Marine Invertebrates. *Annual Review of Marine Science* 3 :509–535.

- Sattler, M. C., C. R. Carvalho, et W. R. Clarindo. 2016. The polyploidy and its key role in plant breeding. *Planta* 243 :281–296.
- Sauvageau, C. 1916. Sur les Gamétophytes des deux Laminaires *L. flexicaulis* et *L. saccharina*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris* 162 :601–604.
- Sauvageau, C. 1918. Recherches sur les Laminaires des côtes de France. *Mémoires de l'Académie des Sciences* 56 :1–240.
- Schiel, D. R., et M. S. Foster. 2006. The Population Biology of Large Brown Seaweeds : Ecological Consequences of Multiphase Life Histories in Dynamic Coastal Environments. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37 :343–372.
- Schmit, O., S. N. S. Bode, A. Camacho, D. J. Horne, D. K. Lamatsch, K. Martens, M. J. F. , Martins, T. Namiotko, G. Rossetti, J. Rueda-Sevilla, I. Schön, J. Vandekerkhove, et F. Mesquita-Joanes. 2013. Linking present environment and the segregation of reproductive modes (geographical parthenogenesis) in *Eucypris virens* (Crustacea : Ostracoda). *Journal of Biogeography* 40 :2396–2408.
- Schmitt, T., et A. Seitz. 2001. Allozyme variation in *Polyommatus coridon* (Lepidoptera : Lycaenidae) : identification of ice-age refugia and reconstruction of post-glacial expansion. *Journal of Biogeography* 28 :1129–1136.
- Selkoe, K. A., C. M. Henzler, et S. D. Gaines. 2008. Seascape genetics and the spatial ecology of marine populations. *Fish and Fisheries* 9 :363–377.
- Sexton, J. P., P. J. McIntyre, A. L. Angert, et K. J. Rice. 2009. Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40 :415–436.
- Sexton, J. P., S. Y. Strauss, et K. J. Rice. 2011. Gene flow increases fitness at the warm edge of a species' range. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 108 :11704–11709.
- Shen, K. N., et W. N. Tzeng. 2007. Genetic differentiation among populations of the shortfinned eel *Anguilla australis* from East Australia and New Zealand. *Journal of Fish Biology* 70 :177–190.

- Simonsen, A. K., R. Dinnage, L. G. Barrett, S. M. Prober, et P. H. Thrall. 2017. Symbiosis limits establishment of legumes outside their native range at a global scale. *Nature Communications* 8 :14790.
- Sjøtun, K., et E. V. Schoschina. 2002. Gametophytic development of *Laminaria* spp. (Laminariales, Phaeophyta) at low temperature. *Phycologia* 41 :147–152.
- Slatkin, M. 1977. Gene flow and genetic drift in a species subject to frequent local extinctions. *Theor. Popul. Biol.* 12 :253–262.
- Smale, D. A. 2020. Impacts of ocean warming on kelp forest ecosystems. *New Phytologist* 225 :1447–1454.
- Smale, D. A., M. T. Burrows, P. Moore, N. O'Connor, et S. J. Hawkins. 2013. Threats and knowledge gaps for ecosystem services provided by kelp forests : a northeast Atlantic perspective. *Ecology and Evolution* 3 :4016–4038.
- Song, Y., S. Scheu, et B. Drossel. 2011. Geographic parthenogenesis in a consumer-resource model for sexual reproduction. *J. Theor. Biol.* 273 :55–62.
- Soulé, M. E. 1985. What Is Conservation Biology? *BioScience* 35 :727–734.
- Stapley, J., P. G. D. Feulner, S. E. Johnston, A. W. Santure, et C. M. Smadja. 2017. Variation in recombination frequency and distribution across eukaryotes : patterns and processes. *Phil. Trans. Roy. Soc. (Lond.) B* 372 :1–18.
- Stebbins, G. L. 1957. Self fertilization and population variability in higher plants. *Am. Nat.* 91 :337–354.
- Stengel, D. B., S. Connan, et Z. A. Popper. 2011. Algal chemodiversity and bioactivity : Sources of natural variability and implications for commercial application. *Biotechnology Advances* 29 :483–501.
- Stephens, P. A., et W. J. Sutherland. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends Ecol. Evol.* 14 :401–405.

- Stephens, P. A., W. J. Sutherland, et R. P. Freckleton. 1999. What is the Allee effect? *Oikos* 87 :185–190.
- Stoffel, M. A., M. Esser, M. Kardos, E. Humble, H. Nichols, P. David, et J. I. Hoffman. 2016. inbreedR : an R package for the analysis of inbreeding based on genetic markers. *Methods in Ecology and Evolution* 7 :1331–1339.
- Stuart-Smith, R. D., G. J. Edgar, et A. E. Bates. 2017. Thermal limits to the geographic distributions of shallow-water marine species. *Nature Ecology and Evolution* 1 :1846–1852.
- Svenning, J.-C., et F. Skov. 2007. Could the tree diversity pattern in Europe be generated by postglacial dispersal limitation? *Ecology Letters* 10 :453–460.
- Taniguchi, Y., et S. Nakano. 2000. Condition-specific competition : Implications for the altitudinal distribution of stream fishes. *Ecol.* 81 :2027–2039.
- Tatarenkov, A., L. Bergström, R. B. Jönsson, E. A. Serrão, L. Kautsky, et K. Johannesson. 2005. Intriguing asexual life in marginal populations of the brown seaweed *Fucus vesiculosus*. *Mol. Ecol.* 14 :647–651.
- Tatarenkov, A., R. B. Jönsson, L. Kautsky, et K. Johannesson. 2007. Genetic structure in populations of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) over spatial scales from 10m to 800km. *Journal of phycology* 43 :675–685.
- Tessier, N., et L. Bernatchez. 1999. Stability of population structure and genetic diversity across generations assessed by microsatellites among sympatric populations of landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Mol. Ecol.* 8 :169–179.
- Thibaut, T., L. Bottin, D. Aurelle, C.-F. Boudouresque, A. Blanfuné, M. Verlaque, I. Pairaud, et B. Millet. 2016. Connectivity of populations of the seaweed *Cystoseira amentacea* within the Bay of Marseille (Mediterranean Sea) : genetic structure and hydrodynamic connections. *Cryptogamie, Algologie* 37 :233–255.

- Thomas, C. D., E. Bodsworth, R. J. Wilson, A. D. Simmons, Z. G. Davies, M. Musche, et L. Conradt. 2001. Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature* 411 :577–581.
- Tilquin, A., et H. Kokko. 2016. What does the geography of parthenogenesis teach us about sex? *Phil. Trans. Roy. Soc. (Lond.) B* 371 :20150538.
- Toonen, R. J., et R. K. Grosberg. 2011. Causes of chaos : spatial and temporal genetic heterogeneity in the intertidal anomuran crab *Petrolisthes cinctipes*. In S. Koenemann, C. Held, et C. Schubart (éds.), *Phylogeography and Population Genetics in Crustacea*, pages 75–107. CRC Press Crustacean Issues Series.
- Travis, J. M., et C. Dytham. 2002. Dispersal evolution during invasions. *Evolutionary Ecology Research* 4 :1119–1129.
- Turelli, M., et N. H. Barton. 2006. Will Population Bottlenecks and Multilocus Epistasis increase Additive Genetic Variance? *Evol.* 60 :1763–1776.
- Vakkari, P., M. Rusanen, et K. Kärkkäinen. 2009. High genetic differentiation in marginal populations of European white elm (*Ulmus laevis*). *Silva Fennica* 43.
- Valero, M., C. Destombe, S. Mauger, C. Ribout, C. R. Engel, C. Daguin-Thi'ebaut, et F. Tellier. 2011. Using genetic tools for sustainable management of kelps : A literature review and the example of *Laminaria digitata*. *Cahiers de Biologie Marine* 52 :467–483.
- Valladares, F., S. Matesanz, F. Guilhaumon, M. B. Araújo, L. Balaguer, M. Benito-Garzón, W. Cornwell, E. Gianoli, M. Kleunen, D. E. Naya, A. B. Nicotra, H. Poorter, et M. A. Zavala. 2014. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters* 17 :1351–1364.
- van Dijk, P. J. 2003. Ecological and evolutionary opportunities of apomixis : insights from *Taraxacum* and *Chondrilla*. *Phil. Trans. Roy. Soc. (Lond.) B* 358 :1113–1121.

- van Heerwaarden, B., Y. Willi, T. N. Kristensen, et A. A. Hoffmann. 2008. Population Bottlenecks increase Additive Genetic Variance but do not break a Selection Limit in Rain Forest *Drosophila*. *Genetics* 179 :2135–2146.
- Van Oosterhout, C., W. F. Hutchinson, D. P. M. Wills, et P. Shipley. 2004. MICRO-CHECKER : software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* 4 :535–538.
- Vandel, A. 1928. La parthénogenèse géographique. Contribution à l'étude biologique et cytologique de la parthénogenèse naturelle. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique* 62 :164–281.
- Vanhoenacker, E. 2018. The evolution of sex : theoretical study based on quantitative genetics models and experimental approach using the facultatively sexual rotifer *Brachionus plicatilis*. Ph.D. thesis.
- Vanhoenacker, E., L. Sandell, et D. Roze. 2018. Stabilizing selection, mutational bias, and the evolution of sex. *Evol.* 72 :1740 –1758.
- Via, S., et R. Lande. 1985. Genotype-Environment Interaction and the Evolution of Phenotypic Plasticity. *Evol.* 39 :505.
- Volterra, V. 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Societa anonima tipografica "Leonardo da Vinci"* pages 31–113.
- Vrijenhoek, R. C. 1994. Unisexual Fish : Model Systems For Studying Ecology And Evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 25 :71–96.
- Wade, M. J., et D. E. McCauley. 1988. Extinction and recolonization : their effects on the genetic differentiation of local populations. *Evol.* 42 :995–1005.
- Wagmann, K., N.-C. Hautekèete, Y. Piquot, C. Meunier, S. E. Schmitt, et H. Van Dijk. 2012. Seed dormancy distribution : explanatory ecological factors. *Annals of Botany* 110 :1205–1219.

- Waples, R. S. 1990. Conservation Genetics of Pacific Salmon. II. Effective Population Size and the Rate of Loss of Genetic Variability. *Journal of Heredity* 81 :267–276.
- Waples, R. S., et D. J. Teel. 1990. Conservation Genetics of Pacific Salmon I. Temporal Changes in Allele Frequency. *Conservation Biology* 4 :144–156.
- Waples, R. S., et M. Yokota. 2007. Temporal estimates of effective population size in species with overlapping generations. *Genetics* 175 :219–233.
- Weir, B. S., et C. C. Cockerham. 1984. Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evol.* 38 :1358.
- Weismann, A. 1889. The significance of sexual reproduction in the theory of natural selection. In E. B. Poulton, S. Schönland, et A. E. Shipley (éds.), *Essays upon heredity and kindred biological problems*, pages 251–332. Clarendon, Oxford.
- Wernberg, T., G. A. Kendrick, et B. D. Toohey. 2005. Modification of the physical environment by an *Ecklonia radiata* (Laminariales) canopy and implications for associated foliose algae. *Aquatic Ecology* 39 :419–430.
- Whitlock, M. C. 2004. Selection and drift in metapopulations. In I. Hanski, et O. E. Gaggiotti (éds.), *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*, pages 153–173. Oxford : Academic.
- Whitlock, M. C., et D. McCauley. 1990. Some population genetic consequences of colony formation and extinction : genetic correlations within founding groups. *Evol.* 44 :1717–1724.
- Whittaker, R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26 :1–80.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30 :279–338.

- Whittaker, R. H. 1965. Dominance and Diversity in Land Plant Communities : Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science* 147 :250–260.
- Wiencke, C., I. Bartsch, B. Bischoff, A. F. Peters, et A. Breeman. 1994. Temperature requirements and biogeography of Antarctic, Arctic and amphiequatorial seaweeds. *Botanica Marina* 37 :247–259.
- Willi, Y., M. Fracassetti, S. Zoller, et J. Van Buskirk. 2018. Accumulation of Mutational Load at the Edges of a Species Range. *Molecular Biology and Evolution* 35 :781–791.
- Willi, Y., et A. A. Hoffmann. 2009. Demographic factors and genetic variation influence population persistence under environmental change. *J. Evol. Biol.* 22 :124–133.
- Willi, Y., et J. Van Buskirk. 2019. A practical guide to the study of distribution limits. *Am. Nat.* 193 :773–785.
- Willi, Y., J. Van Buskirk, et A. A. Hoffmann. 2006. Limits to the Adaptive Potential of Small Populations. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37 :433–458.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16 :97–159.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28 :114.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.* 15 :323–354.
- Zhang, M., L. Zhou, R. Bawa, H. Suren, et J. Holliday. 2016. Recombination Rate Variation, Hitchhiking, and Demographic History Shape Deleterious Load in Poplar. *Molecular Biology and Evolution* 33 :2899–2910.

Abstract : Adaptation in central and marginal populations : contribution of selection, connectivity and reproductive systems. Theoretical and empirical approaches on the kelp *Laminaria digitata*.

In the context of climate change, many species are subject to a change in their range distribution. One of the major determinants of species' survival is based, among other things, on the adaptation of populations located at the range limits (or marginal populations). The adaptive potential of populations depends largely on their genetic diversity, which itself depends on historical and contemporary factors, such as connectivity between populations and the reproductive system of individuals. As part of my thesis, I first investigated the historical factors that may explain the geographical distribution of genetic diversity across the distributional range of the kelp *Laminaria digitata*. Subsequently, this study was combined with studies on spatio-temporal variation of populations, connectivity studies at the scale of the French coasts and an exploration of the phenomenon of local adaptation in the face of temperature by the means of a common garden experiment. In addition to marginal populations, we were also interested in the fate of populations located in the center of the species' distribution range, but isolated from gene flows by different barriers to dispersal (or isolated populations). The results show that genetic diversity at the scale of Brittany remains important, reflecting the fact that it was probably glacial refugia during the last ice age. Populations located at the Southern edge show a reduced genetic diversity, but still greater than that of isolated populations, which could have allowed adaptation to higher temperatures, as demonstrated by the common garden experiment. Finally, results from temporal analyses show that marginal and isolated populations show a stronger temporal genetic differentiation compared to central populations, suggesting a stronger effect of genetic drift and/or a higher permeability to migrants. In a second part of my thesis, I used theoretical approaches to understand the phenomenon of geographical parthenogenesis observed in a number of species, corresponding to an evolution towards an asexual mode of reproduction at the range limits. In particular, I studied the validity of two hypotheses based on different characteristics of marginal populations. The first hypothesis assumes that asexual reproduction is beneficial as it allows the maintenance of phenotypes adapted to extreme environmental conditions in the face of an influx of maladapted migrants, and was studied using a model in which a quantitative trait evolves along an environmental gradient. The second hypothesis assumes that asexual reproduction avoids inbreeding depression resulting from reproduction between related individuals in a structured population. This hypothesis was studied using an infinite island model, in which diploid individuals are characterized by a locus under selection and a locus affecting their mode of reproduction. The results of these two models show that - depending on the range of parameters considered - these hypotheses can indeed help to explain the phenomenon of geographical parthenogenesis.

Résumé : Adaptation dans les populations centrales et marginales : contribution de la sélection, de la connectivité et du système de reproduction. Approche théorique et empirique sur l'espèce d'algue brune *Laminaria digitata*.

Dans le cadre du changement climatique, de nombreuses espèces sont sujettes à un changement d'aire de distribution. Un des déterminants majeurs de la survie des espèces repose entre autres sur l'adaptation des populations situées en limite d'aire de distribution (ou populations marginales). Le potentiel adaptatif des populations dépend en grande partie de leur diversité génétique, qui dépend elle-même de facteurs historiques comme de facteurs contemporains, tels que la connectivité entre populations et le système de reproduction des individus. Dans le cadre de ma thèse, je me suis d'abord intéressée aux facteurs historiques pouvant expliquer la répartition géographique de la diversité génétique à travers l'aire de distribution de l'algue brune *Laminaria digitata*. Par la suite, cette étude a été combinée avec des études de la variation spatio-temporelle des populations, des études de connectivité à l'échelle des côtes françaises et d'une exploration du phénomène d'adaptation locale à la température au moyen d'une expérience en jardin commun. Outre les populations marginales, nous nous sommes également intéressés au devenir de populations situées au centre de l'aire de distribution, mais isolées des flux de gènes par différentes barrières à la dispersion (ou populations isolées). Les résultats montrent que la diversité génétique à l'échelle de la Bretagne reste importante, reflétant le fait qu'elle a probablement été une zone refuge durant la dernière période glaciaire. Les populations situées en limite d'aire Sud montrent une diversité génétique amoindrie, mais restant plus importante que celle des populations isolées, ce qui aurait pu permettre une adaptation à des températures plus élevées, telle que démontrée par l'expérience en jardin commun. Enfin, les analyses temporelles montrent que les populations marginales et isolées montrent une plus forte différenciation génétique temporelle par rapport aux populations centrales, suggérant un plus fort effet de la dérive génétique et/ou une plus forte perméabilité face aux migrants. Dans un deuxième volet de ma thèse, j'ai utilisé des approches théoriques pour comprendre le phénomène de parthénogenèse géographique observé dans un certain nombre d'espèces, correspondant à une évolution vers un mode de reproduction asexué en limite d'aire de distribution. En particulier, j'ai étudié la validité de deux hypothèses reposant sur différentes caractéristiques des populations marginales. La première hypothèse suppose que la reproduction asexuée permet de maintenir des adaptations à des conditions environnementales extrêmes face à un afflux de migrants maladaptés, et a été étudiée à l'aide d'un modèle d'évolution d'un trait quantitatif le long d'un gradient environnemental dans lequel les individus sont haploïdes. La deuxième hypothèse suppose que la reproduction asexuée permet d'éviter la dépression de consanguinité résultant des croisements entre individus apparentés en population structurée. Cette hypothèse a été étudiée à l'aide d'un modèle en îles infini, dans lequel les individus diploïdes sont caractérisés par un locus sous sélection et un locus affectant leur mode de reproduction. Les résultats de ces deux modèles montrent que - selon les gammes de paramètres considérées - ces hypothèses peuvent effectivement permettre d'expliquer le phénomène de parthénogenèse géographique.