

**HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES
UNIVERSITE BORDEAUX I**

**GENETIQUE EVOLUTIVE EN ENTOMOLOGIE
FORESTIERE**



Photo J.-C. Martin, INRA Avignon

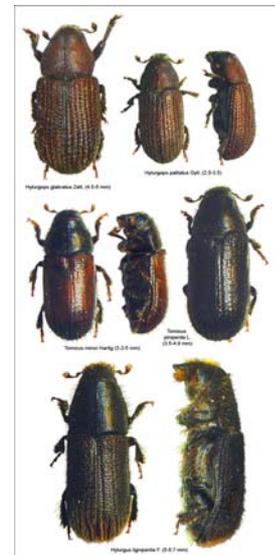


Planche reproduite avec l'aimable autorisation de Claude Schott
(<http://claude.schott.free.fr>)

**Carole Kerdelhué
CR1, INRA
UMR1202 Biodiversité, Gènes et Communautés**

Soutenue le 19 Mai 2010 devant le jury composé de:

**Jean-François Silvain
Jean-Christophe Simon
Pierre Taberlet
Rémy Petit
Richard Michalet**

**Directeur de Recherches IRD, Gif-sur-Yvette
Directeur de Recherches INRA, Rennes
Directeur de Recherches CNRS, Grenoble
Directeur de Recherches INRA, Bordeaux
Professeur des Universités, Bordeaux**

**Rapporteur
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur**

Sommaire

PREAMBULE	3
CONTEXTE DU RECRUTEMENT ET MISSIONS CONFIEES	3
INTRODUCTION	6
PREMIÈRE PARTIE: RÉSUMÉ DES TRAVAUX MENÉS DANS L'ÉQUIPE "INSECTES XYLOPHAGES", INRA ORLÉANS, 1999-2004	12
I. SYSTEMATIQUE MOLECULAIRE: TROIS ESPECES CONFONDUES SOUS LE NOM DE <i>TOMICUS PINIPERDA</i>	15
II. PHYLOGEOGRAPHIE DE <i>TOMICUS PINIPERDA</i> ET <i>T. DESTRUENS</i>	20
III. STRUCTURATION GENETIQUE DES POPULATIONS D' <i>IPS TYPOGRAPHUS</i>	28
SECONDE PARTIE: EVOLUTION DES POPULATIONS DE PROCESSIONNAIRE DU PIN, LE COMPLEXE D'ESPECES <i>THAUMETOPOEA PITYOCAMPA</i> / <i>T. WILKINSONI</i>	30
I. HISTOIRE EVOLUTIVE DU COMPLEXE <i>THAUMETOPOEA PITYOCAMPA</i> / <i>T. WILKINSONI</i>	33
II. ETUDE D'UN CAS EXCEPTIONNEL DE DIFFERENTIATION ALLOCHRONIQUE CHEZ LA PROCESSIONNAIRE DU PIN	41
PERSPECTIVES ET PROJETS	50
1- ETUDE DE LA PHENOLOGIE DE LA PROCESSIONNAIRE DU PIN ET DES GENES POTENTIELLEMENT IMPLIQUES DANS LE DETERMINISME DE CE TRAIT.....	50
2 - LA PROCESSIONNAIRE DU PIN, UN COMPLEXE D'ESPECES?.....	53
3 – APPROCHE DE PHYLOGENIE/PHYLOGEOGRAPHIE COMPAREE	53
REFERENCES CITEES	56
CURRICULUM VITAE	62
ENCADREMENT DE DOCTORANTS ET D'ETUDIANTS, COMITES DE THESE	66
LISTE DES PUBLICATIONS	69
ANNEXES	76

Remerciements

Je tiens en premier lieu à remercier chaleureusement les membres du jury, et en particulier mes trois rapporteurs Jean-François Silvain, Jean-Christophe Simon et Pierre Taberlet, qui ont accepté de consacrer du temps à l'analyse de ce travail.

Si j'ai pris goût à la recherche, et continué dans cette voie, c'est en grande partie parce que j'ai bénéficié pendant mon DEA et ma thèse d'un environnement plus que stimulant, et que j'ai eu la chance d'être encadrée et encouragée par des scientifiques rigoureux et enthousiastes. J'ai donc aujourd'hui une pensée spéciale pour Jean-Yves Rasplus, ainsi que pour les personnes que j'ai côtoyées au laboratoire PGE du CNRS de Gif-sur-Yvette (parmi lesquelles Jean-François Silvain, Michel Solignac, mais aussi le regretté "Mzee" Daniel Lachaise). C'est durant cette période que j'ai fait mes premiers pas en biologie moléculaire, et je voudrais remercier celles et ceux qui m'ont patiemment mis le pied à l'étrier. Je n'oublie pas pour autant les locataires du 488 rue de la Croix-Lavit, à Montpellier (ils se reconnaîtront), qui m'ont épaulée, soutenue et supportée pendant la période délicate de rédaction de thèse et de préparation des concours et post-doc...

Je voudrais aussi remercier comme il se doit mes collègues Orléanais de l'URZF et de l'Université, avec qui j'ai travaillé directement pendant 5 ans mais avec qui les liens (scientifiques et amicaux!) sont restés forts depuis mon départ en 2004. Merci à François Lieutier, qui m'a accueillie dans son équipe et m'a fait confiance pour le développement des approches moléculaires sur les scolytes. Merci à Alain Roques, qui m'a encouragée à m'investir dans les recherches sur la processionnaire du pin dès 2001 (ce que je ne regrette pas aujourd'hui!), et m'a toujours apporté son soutien. Merci également à Jacques Garcia, Paul Romary et Annie Yart, qui m'ont gentiment aidée à me plonger dans le monde de l'entomologie forestière. Je voudrais bien entendu remercier tout particulièrement Marie-Anne Auger-Rozenberg, Géraldine Roux et Jérôme Rousselet pour leur confiance, leur amitié et tout ce que nous avons partagé (et partageons encore).

Mes remerciements vont également à tous les collègues de Pierroton qui m'ont aidée, tant pratiquement que moralement, à développer mes recherches à Biogeco à partir de 2004. Je voudrais surtout remercier Christian Burban, avec qui j'ai eu la chance de travailler. Outre un collaborateur enthousiaste, il a souvent été un relecteur très efficace! Merci également à Antoine Kremer pour son accueil dans l'UMR et pour tout ce qu'Evoltree a pu apporter à nos recherches, et à Christophe Plomion pour m'avoir soutenue dans le démarrage des projets sur la phénologie. Je remercie en particulier Catherine Bodénès, Sophie Gerber, et Marie-Pierre Reviron (qui m'a entre autre permis de ne pas me perdre dans Evoltree!!) pour les moments passés ensemble.

Merci également à Andrea Battisti et Manuela Branco (et leurs collègues), avec qui je collabore régulièrement et qui m'ont offert des sujets de recherche en or!

Je voudrais remercier les étudiants avec qui j'ai travaillé (en particulier Agnès Horn et Helena Santos) et qui ont largement permis d'obtenir tous les résultats présentés ici. Le travail d'encadrement a toujours été enrichissant, humainement et scientifiquement.

Merci enfin à mes futurs collègues du CBGP, pour nous préparer une place dans leur Unité, et pour avoir immédiatement accepté de collaborer sur les projets que je souhaite développer.

PREAMBULE

A l'issue de mes études d'ingénieur, je me suis tournée vers la recherche, dans le domaine de l'écologie et de l'évolution des relations plantes-insectes. J'ai ainsi acquis au cours de mon DEA et de ma thèse des compétences en écologie de terrain, en écologie des communautés et en phylogénie moléculaire sur un modèle biologique bien particulier, le système *Ficus* - Agaonides pollinisateurs et communautés d'insectes non-pollinisateurs associées. Je suis ensuite partie en post-doc à l'université de Rochester (NY, Etats-Unis) pour étudier la diversité infra-spécifique de plusieurs espèces du genre *Lycopersicon* (les espèces proches de la tomate). Le lecteur trouvera dans la liste de publications, à la fin de ce document, les productions issues de cette période de ma carrière. Cependant, je présenterai ici uniquement la synthèse des résultats obtenus au cours des dix dernières années, depuis mon recrutement en tant que Chargée de Recherche en 1999.

Contexte du recrutement et missions confiées

A l'INRA (Institut National de la Recherche Agronomique), les recherches en entomologie concernent principalement deux départements scientifiques, Santé des Plantes et Environnement (SPE) et Ecologie des écosystèmes Forestiers, Prairiaux et Aquatiques (EFPA). Si la composante infra-spécifique de la diversité est étudiée depuis longtemps chez les insectes des milieux anthropisés dans le département SPE, ce niveau d'organisation n'est réellement pris en compte que depuis une dizaine d'années en ce qui concerne les insectes des milieux "naturels" à EFPA. De 1995 à 1998, seul C. Burban, alors IE2 à l'INRA de Pierroton, développait des analyses de diversité intra-spécifique (phylogéographie de la cochenille du pin maritime et de ses prédateurs). Ce n'est qu'à partir de 1998 que des postes de chercheurs ont été ouverts, tous à l'INRA d'Orléans, dans le domaine de la génétique des populations en entomologie forestière (2 postes CR2 pourvus en 1999, 1 en 2000, 1 poste de CR1 en 2005). L'essor de ces approches est donc relativement récent au sein du département. C'est dans ce contexte de démarrage d'une activité nouvelle que je suis arrivée en avril 1999 à l'INRA d'Orléans dans l'Unité de Recherches en Zoologie Forestière (URZF). La mission qui m'a alors été confiée était de construire un pôle d'étude de la diversité génétique des insectes forestiers, afin de replacer les études menées par nos collègues écologistes dans un contexte

de biologie évolutive (approche jusqu'alors inexistante), de prendre en compte explicitement les notions de génétique des populations, et de considérer la variabilité des populations naturelles d'insectes. En effet, si le polymorphisme infra-spécifique des plantes-hôtes était alors largement étudié, la variabilité phénotypique et génétique des insectes associés n'était pas prise en compte dans les travaux en cours.

Entre 1999 et 2001, j'ai donc installé un laboratoire de biologie moléculaire au sein de l'URZF, avec l'aide de ma collègue CR2 Marie-Anne Auger-Rozenberg qui s'est alors formée sous ma responsabilité aux techniques d'analyse de l'ADN (extraction, amplification, séquençage). Nous nous sommes chargées du choix et de l'acquisition de tous les matériels et consommables, de la gestion du laboratoire et de la formation des utilisateurs jusqu'au recrutement de E. Magnoux (AI) en 2002. Ce laboratoire s'appuyait en partie sur les installations de l'Unité voisine d'Amélioration, Génétique et Physiologie des Arbres Forestiers. Jusqu'en 2001, date d'acquisition d'un séquenceur 16 capillaires ABI 3100 sur le centre d'Orléans, les activités de séquençage ont été développées dans le laboratoire Populations, Génétique et Evolution (PGE, actuellement LEGS) du CNRS de Gif-sur-Yvette, sur le séquenceur automatique ABI 373 de cette Unité. Nous avons petit à petit démarré des projets sur les modèles biologiques principaux de l'URZF, soit les Hyménoptères séminiphages du genre *Megastigmus*, les Coléoptères xylophages (Scolytes principalement) puis, après le recrutement de Jérôme Rousselet en septembre 2000, la processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* (et espèces proches). Du fait de mes compétences et de mon expérience en matière de marqueurs moléculaires, j'ai assuré la coordination de ces travaux et l'animation du pôle jusqu'en 2004, date de ma mutation vers l'INRA de Bordeaux. Les objectifs scientifiques et les questions posées sont bien entendu un peu différents selon les modèles biologiques étudiés, mais peuvent être regroupés en trois grands thèmes: (i) phylogénie et systématique moléculaire; (ii) analyse de la distribution spatiale de la diversité génétique à l'échelle de l'aire de distribution (phylogéographie); (iii) analyse fine de la structure génétique des populations à une échelle locale ou régionale. Quelle que soit l'échelle considérée, la question des rôles respectifs de la plante hôte et des barrières naturelles (géographiques) dans la structuration des populations a été posée pour tous les modèles biologiques considérés. Les efforts se sont d'abord portés vers la conception et la mise en œuvre de plans d'échantillonnage adaptés aux questions posées, ainsi que vers la mise au point de marqueurs moléculaires spécifiques (séquençages de fragments de gènes utilisables aux niveaux phylogénétique et phylogéographique, et mise au point de marqueurs

microsatellites pour les espèces que l'on souhaitait étudier à une échelle fine). Cela se traduit par la parution de plusieurs notes techniques en 2003 et 2004, avant que des études plus ambitieuses ne soient lancées et n'aboutissent à des publications de phylogénie, phylogéographie ou de génétique des populations.

INTRODUCTION

Connaître le statut taxonomique et l'histoire évolutive des modèles biologiques sur lesquels sont menés des projets de recherche est important à plus d'un titre. Chez les insectes, dont l'identification morphologique est parfois problématique, il est primordial de bien caractériser les organismes étudiés afin de mettre en place des plans d'échantillonnage ou d'expérimentation adaptés, et de ne pas tirer de conclusions erronées (que ce soit en terme de biogéographie, d'écologie, de caractérisation des spectres d'hôtes, d'estimation des risques de dégâts etc.). Les marqueurs moléculaires neutres (ou supposés tels) peuvent se révéler précieux pour détecter des espèces cryptiques, mettre en évidence des complexes d'espèces, ou identifier des populations structurées au sein d'espèces. Les études phylogénétiques et/ou phylogéographiques permettent de plus d'obtenir un cadre pour appréhender l'évolution des traits d'histoire de vie et interpréter les différences observées entre populations (adaptation locale à l'hôte, résistance à la chaleur ou au froid, phénologie, capacités de dispersion...). Ces données sont également importantes pour analyser et interpréter les patrons de diversité génétique obtenus sur des marqueurs supposés non-neutres. Lorsque j'ai démarré mes projets de recherche en entomologie forestière, je me suis appuyée sur les concepts de la biologie évolutive et de la phylogéographie pour décrire la diversité génétique neutre des organismes que nous étudions. Ces concepts sont brièvement présentés ci-dessous.

Spéciation allopatrique, sympatrique, écologique.

Pour comprendre l'évolution et le fonctionnement des espèces et des populations naturelles, il est important de connaître les facteurs limitant ou favorisant les flux de gènes. Des barrières naturelles, telles que des massifs montagneux, des rivières, des bras de mer (...), peuvent séparer les individus d'une même espèce en populations plus ou moins isolées. Des caractéristiques intrinsèques des organismes peuvent également jouer un rôle important dans la structuration de populations distinctes (capacités de dispersion, adaptation au milieu...). La sélection naturelle et la dérive génétique sont alors les deux forces principales qui pourront, avec le temps, amener à une différenciation génétique des populations. A terme, ce processus peut aboutir à la formation de deux espèces; on parle alors de spéciation allopatrique. Cependant, il existe des cas où l'isolement des populations peut exister sans séparation géographique (différenciation voire spéciation sympatrique). Dans le domaine de la biologie évolutive, la question de l'existence même dans la nature de cas de spéciation sympatrique a

longtemps été sujet à débats (Turelli *et al.*, 2001; Via, 2001). Depuis quelques années, il a été proposé que les modèles de spéciation soient plutôt discutés en termes de mécanismes sous-tendant l'évolution de l'isolement reproducteur plutôt sur la base de la géographie (Schluter, 2001; Via, 2001). En particulier, si les barrières aux flux de gènes sont principalement liées à une sélection divergente liée à des caractéristiques écologiques (adaptation au milieu, risque de prédation, ressources trophiques...), on parle de "spéciation écologique" (Schluter, 2001; Rundle & Nosil, 2005). Chez les insectes phytophages, il a par exemple été démontré que la plante-hôte pouvait jouer un rôle déterminant dans l'isolement des populations. En effet, dans plusieurs cas d'espèces d'insectes inféodés à plusieurs espèces de plantes, il s'est avéré que les individus se développant sur une espèce de plante-hôte se reproduisaient préférentiellement entre eux. Ce phénomène entraîne alors la formation de "races d'hôtes" (Berlocher & Feder, 2002; Dres & Mallet, 2002). Des analyses de la structuration génétique des populations ont démontré en pratique l'existence de races d'hôtes chez un certain nombre d'espèces poly- ou oligophages, comme chez le complexe d'espèces *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) (Xie *et al.*, 2008), chez le puceron du pois *Acyrtosiphon pisum* (Peccoud *et al.*, 2009), ou – pour prendre l'exemple d'un insecte forestier – la tordeuse grise du mélèze *Zeiraphera diniana*. Cette dernière est en effet également capable de se développer aux dépens des pins (*Pinus* spp.), mais il a été démontré que les individus associés aux pins étaient génétiquement différents des individus associés au mélèze (Emelianov *et al.*, 2001). La spécialisation en fonction de la plante-hôte peut être due à l'évolution de capacités de détoxification particulières, par l'optimisation de la détection de l'hôte (écologie chimique), mais aussi par des adaptations temporelles (décalages phénologiques permettant une meilleure synchronisation avec la ressource, voir par exemple Feder & Filchak, 1999). Il existe d'autres cas où la date d'activité des adultes peut être très variable au sein d'une espèce ou d'une population (en fonction de différences physiologiques, d'adaptation aux conditions microclimatiques...). Dans ce cas, seuls les individus synchronisés pendant le stade adulte pourront se reproduire entre eux. Sous certaines conditions, cela peut entraîner la différenciation de deux groupes, appelée différenciation allochronique (Alexander & Bigelow, 1960). Cette hypothèse a été émise pour des modèles biologiques variés, tels que les "cigales périodiques" (Simon *et al.*, 2000; Cooley *et al.*, 2001; Ritchie, 2001), des oiseaux marins (Friesen *et al.*, 2007) ou des Lépidoptères (Santos *et al.*, 2007; Yamamoto & Sota, 2009).

Phylogéographie et histoire Quaternaire

Par ailleurs, la distribution dans l'espace de la diversité génétique actuelle de chaque espèce est fortement influencée par son histoire, et en particulier par l'impact des cycles glaciaires du Quaternaire (Hewitt, 2000; Hewitt, 2004). Les régions actuellement sous climat tempéré ont en effet connu au cours de cette période une succession d'épisodes très froids (les glaciations) suivis de périodes de réchauffement (interglaciaires). De manière très schématique, les espèces animales comme végétales adaptées aux climats tempérés n'ont pu survivre aux épisodes glaciaires les plus intenses que dans des zones restreintes dans lesquelles l'environnement restait favorable. Ces régions sont appelées refuges glaciaires et sont en général situées en limite sud de l'aire. Pendant les interglaciaires, les individus pouvaient recoloniser des régions où l'environnement était à nouveau favorable. Ainsi, les aires de distribution des espèces concernées n'ont pas été stables dans le temps, mais ont connu une succession de contractions et d'expansions spatiales en fonction des modifications cycliques du climat au cours du Quaternaire. L'histoire d'une espèce lors de ces cycles glaciaires / interglaciaires dépend de divers facteurs, parmi lesquels sa tolérance aux températures hautes et basses, ses capacités de dispersion, et le fait que son développement et sa survie dépendent ou non d'autres organismes (hôte, mutualiste...). Ainsi, à l'inverse de ce qui est attendu pour la plupart des espèces tempérées sensibles au froid, une espèce sensible aux températures élevées a pu avoir au contraire une aire de répartition restreinte lors des épisodes de réchauffement entre deux glaciations, voire disparaître de ses refuges glaciaires lors des interglaciaires (Schmitt, 2007; Bhagwat & Willis, 2008). De plus, en cas de dépendance envers une autre espèce comme c'est le cas pour les insectes phytophages, l'aire de distribution de l'espèce est contrainte non seulement par le climat, mais aussi par la présence d'au moins un de ses hôtes.

Il est attendu que la diversité génétique ancestrale soit maintenue actuellement dans les zones refuges et dans les zones "reliques" (régions où l'espèce a pu survivre aux périodes glaciaires, mais qui n'ont pas participé aux recolonisations post-glaciaires). Dans les régions occupées par l'espèce uniquement au cours des interglaciaires, la diversité génétique attendue dépend du mode de dispersion de l'organisme (Nichols & Hewitt, 1994; Ibrahim *et al.*, 1996). En cas de dispersion leptokurtique, certains individus sont capables de dispersion longue distance vers des niches non occupées situées loin des zones refuges. L'aire de distribution de l'espèce s'étend alors rapidement, et les nouvelles populations ont une diversité génétique réduite du fait d'un fort effet fondateur. Dans ce cas, la richesse allélique est d'autant plus faible que les populations sont éloignées de la région refuge, situation que Hewitt a résumé sous

l'expression "southern richness, and northern purity" (Hewitt, 1999), puisque la plupart des zones refuges (diversifiées) sont situées dans le Sud, alors que les zones de recolonisation génétiquement appauvries sont généralement septentrionales. A l'inverse, en cas d'expansion par diffusion, sans événements de colonisation longue distance, l'expansion des populations depuis les zones refuges est graduelle, et la diversité génétique est pour l'essentiel maintenue. Ce type d'expansion est attendu pour les espèces situées dans les régions sud, qui ont pu survivre localement par des mouvements limités. Par ailleurs, des "zones de contact" ou "zones suture" correspondent aux régions où des populations issues de zones refuges différentes entrent en contact au cours des recolonisations post-glaciaires; elles peuvent correspondre à des barrières naturelles, mais ceci n'est pas toujours vrai. Il se peut par exemple que l'expansion des populations issues d'un des refuges glaciaires de l'espèce soit limitée par la présence d'individus originaires d'un autre refuge (Hewitt, 1999). Les lignées génétiques alors mises en contact ayant pu évoluer séparément pendant des temps plus ou moins longs, les populations se trouvant au niveau des zones de contact ont souvent une diversité génétique maximale liée à l'admixture (Petit *et al.*, 2003). Si les cycles glaciaires du Quaternaire ont nécessairement eu un impact sur les organismes, cet impact a pu être différent en fonction de l'intensité des oscillations climatiques, qui ont été plus importantes dans les hautes latitudes. Une des prédictions est que les successions de périodes glaciaires / interglaciaires ont pu sélectionner des espèces à plus fort pouvoir de dispersion, et donc plus à même de suivre les modifications rapides de l'environnement dans l'espace, ainsi que des espèces généralistes plutôt que spécialistes, l'habitat de ces dernières ayant de plus fortes chances de disparaître (Dynesius & Jansson, 2000). Une autre prédiction possible est que pour les espèces situées dans les régions où les oscillations climatiques ont été plus marquées, la différenciation génétique entre populations sera moins forte au nord qu'au sud (Pinho *et al.*, 2007).

La phylogéographie est une discipline relativement récente, qui vise à étudier la distribution spatiale des lignées à l'intérieur d'une même espèce ou entre espèces très proches (Avisé *et al.*, 1987). Pour une synthèse récente sur la discipline et ses possibles développements à venir, le lecteur est invité à se référer aux articles récents de Avisé et de Hickerson (Avisé, 2009; Hickerson *et al.*, 2010). De nombreuses publications concernent ce champ disciplinaire, les études étant majoritairement menées à l'aide de marqueurs cytoplasmiques (ADN mitochondrial ou chloroplastique), sur des organismes tempérés (Schmitt, 2007). L'ADN mitochondrial est transmis par les femelles, et permet de retracer l'histoire des lignées

maternelles. Chez les insectes, ce marqueur est suffisamment polymorphe pour apporter des informations pertinentes au niveau intra-spécifique, tout en ayant des régions suffisamment conservées pour permettre l'utilisation d'amorces quasi-universelles et donc faciliter l'amplification et le séquençage de zones ciblées (Simon *et al.*, 1994; Simon *et al.*, 2006). C'est un marqueur haploïde, qui est donc techniquement simple à séquencer. Ces caractéristiques expliquent que des fragments d'ADN mitochondriaux, principalement les gènes de la cytochrome oxydase 1 et 2 (COI et COII), mais aussi le cytochrome *b* ou la région de contrôle, aient été largement utilisés dans les études de phylogéographie. Par contre, il faut garder à l'esprit les biais qui peuvent exister lorsqu'on n'utilise que ce type de marqueur (Rubinoff & Holland, 2005). En effet, sa variabilité reste malgré tout limitée, et son utilisation n'est donc pas pertinente à certaines échelles, où des marqueurs plus polymorphes doivent être préférés. L'ADN mitochondrial est notamment sensible à la dérive génétique du fait de la faible taille efficace des populations. De plus, l'histoire des lignées mâles est ignorée, ce qui peut induire des biais dans l'interprétation des données, en particulier si les taux de dispersion sont différents selon le sexe. L'histoire de ce marqueur peut également ne pas refléter l'histoire des populations d'une espèce s'il existe de l'introgression (échange de mitochondries avec une espèce proche en cas de phénomène d'hybridation par exemple), ou en cas de présence d'endosymbiontes responsables d'incompatibilité cytoplasmique, comme les bactéries du genre *Wolbachia*.

Dans un premier temps, pour les modèles biologiques étudiés en entomologie forestière, nous avons donc testé l'hypothèse de l'effet de la plante hôte sur la structuration des populations au sein d'une espèce (modèles scolytes, processionnaire), ou des espèces au sein d'un genre (*Megastigmus*). Pour une partie de ces modèles, nous avons également reconstruit l'histoire évolutive récente des populations à l'échelle de l'aire de distribution. Plus récemment, j'ai entrepris des recherches centrées sur l'évolution de la phénologie et d'une potentielle différenciation allochronique chez la processionnaire du pin. Pour mener à bien ces recherches, j'utilise les outils de la phylogénie moléculaire et de la génétique des populations, en combinant le séquençage en routine de fragments d'ADN et le génotypage à l'aide de marqueurs microsatellites hypervariables.

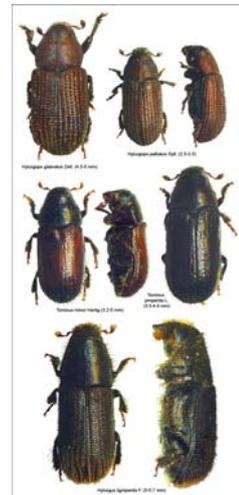
Je détaillerai ci-après les thèmes de recherches et les principaux résultats correspondant aux études que j'ai directement menées et animées, ou dans lesquelles j'ai été largement impliquée. Les travaux pour lesquels ma collaboration a été plus ponctuelle ne seront pas détaillés ici, mais apparaissent dans la liste de publications (travaux sur le genre *Megastigmus*, ou sur le

diptère Tephritidae *Bactrocera dorsalis* par exemple). Dans une première partie, je présenterai la synthèse des travaux menés au sein de l'équipe "insectes xylophages" à l'INRA d'Orléans, et dans une seconde partie je détaillerai ma contribution aux recherches concernant une espèce modèle dans le Département EFPA, la processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa*. Je donnerai ensuite un aperçu des perspectives possibles à moyen terme. Dans l'ensemble du texte, les numéros entre crochets renvoient à ma liste de publications, que le lecteur trouvera à la fin de ce document. La version intégrale des principales publications est disponible en annexe.

**PREMIÈRE PARTIE: RÉSUMÉ DES TRAVAUX MENÉS DANS
L'ÉQUIPE "INSECTES XYLOPHAGES", INRA ORLÉANS, 1999-2004**



Ips typographus (L.) / *Ips acuminatus* (Gyll.)
Ips cembrae (Heer) / *Ips sexdentatus* (Boerner)



Hylurgops glabratus (Zett.) / *Hylurgops palliatus*
(Gyll.) / *Tomicus minor* (Hartig) / *Tomicus*
piniperda (L.) / *Hylurgus ligniperda* (F.)

Planches reproduites avec l'aimable autorisation de Claude Schott (<http://claude.schott.free.fr>)

Lorsque j'ai été recrutée à l'INRA d'Orléans, j'ai été affectée à une équipe travaillant essentiellement sur les Scolytes. Ce sont des Coléoptères de la famille des Curculionidae, dont le développement larvaire a lieu sous l'écorce de plantes ligneuses. Les larves se nourrissent du phloème de leur plante-hôte jusqu'à la nymphose. Ce sont des "ravageurs de faiblesse", c'est-à-dire qu'ils se développent préférentiellement sur des arbres physiologiquement affaiblis (Sauvard, 2004); c'est ainsi que des dégâts liés à des pullulations de scolytes sont souvent enregistrés après des épisodes de sécheresse, après des tempêtes (Rossi *et al.*, 2009), ou consécutivement à des attaques d'autres organismes comme des défoliateurs ou des pathogènes. Lorsque la taille de la population atteint un certain seuil, les attaques de scolytes peuvent être à l'origine de mortalité d'arbres sains, et engendrer des dépérissements spectaculaires (Gan, 2004). De nombreux travaux existent sur la physiologie des relations entre scolytes et arbres hôtes, et mettent l'accent sur des différences individuelles de capacité de résistance chez les arbres (voir Lieutier, 2002). Cependant, lorsque j'ai démarré mon activité à l'INRA d'Orléans en 1999, très peu d'études posaient la question de l'existence d'une possible spécialisation par plante-hôte chez les scolytes polyphages (voir cependant Kelley & Farrell, 1998; Kelley *et al.*, 1999). Pourtant plusieurs caractéristiques des relations plantes-scolytes en font de bons candidats pour tester l'hypothèse de la différenciation par hôte. En effet, la reproduction a lieu sur la plante-hôte, et la femelle une fois fécondée pond un grand nombre d'œufs; le développement larvaire a obligatoirement lieu aux dépens de la plante sur laquelle les œufs ont été pondus (il n'y a pas de dispersion des larves); le développement des insectes est endophyte; les pressions de sélection exercées par la plante sur les insectes associés, en particulier la capacité de mettre en œuvre une réaction de résistance induite, sont très variables selon les individus (arbres). Les scolytes sont responsables de dégâts sanitaires importants dans les écosystèmes forestiers (Grégoire & Evans, 2004), et une meilleure compréhension des relations plantes-insectes ne peut qu'améliorer les stratégies de gestion des populations. D'autre part, au sein de plusieurs genres, des questionnements sur l'existence potentielle d'espèces cryptiques (donc difficiles à différencier sur des critères morphologiques) étaient récurrents. J'ai donc démarré mon activité de recherche en ayant pour objectifs premiers de vérifier la validité de certains taxons et de tester l'hypothèse d'un effet significatif de la plante hôte sur la structuration des populations d'insectes associés.

Dans la région paléarctique, le genre *Tomicus* Latreille est responsable de dégâts importants dans les forêts de pin. L'espèce *Tomicus piniperda* (L.) a une aire de répartition vaste, et se développe sur les différentes espèces de pins qu'elle rencontre en Europe et en Asie. Des caractéristiques biologiques différentes étaient connues pour cette espèce dans différentes régions de son aire. Ainsi, en région méditerranéenne, une sous-espèce (ou un écotype) était décrite sous le nom de *T. piniperda* var. *destruens*, associée aux pins méditerranéens. Cette sous-espèce est connue dans la littérature comme causant davantage de dégâts que *T. piniperda sensu stricto* (que l'on trouve dans les régions septentrionales), et présente un cycle de vie décalé (ponte à l'automne pour *T. p. destruens*, en fin d'hiver pour *T. piniperda*). D'autre part, l'espèce est également bien connue en Chine, et plus particulièrement dans la province du Yunnan, où elle cause des pertes importantes dans les plantations de *Pinus yunnanensis*. Dans cette région, les insectes présentent des distributions agrégées sur les arbres, comportement qui est inconnu dans le reste de l'aire de distribution (Lieutier *et al.*, 2003). Entre 1999 et 2004, j'ai donc coordonné des travaux visant à décrire la diversité génétique de *Tomicus piniperda (sensu lato)*, et à comprendre les facteurs influençant la structuration génétique de cette espèce (rôle de l'hôte et de la géographie, et impact des oscillations climatiques du Quaternaire sur la distribution actuelle de la diversité). Les résultats nous ont amenés à revoir la taxonomie du genre. Ces études ont notamment été développées dans le cadre de stages effectués sous ma responsabilité (J. Sainsard (Maîtrise), J.-M. Chambon (Maîtrise), A. Robert (DIRS), C. Chaline (MST)), et ont constitué une partie des thèses de T. Vasconcelos, Y. Duan et A. Horn dont j'ai encadré le ou les chapitres de phylogéographie ou de systématique moléculaire. Dans le même temps, A. Sallé réalisait une thèse sur *Ips typographus*, scolyte associé à l'Epicéa commun *Picea abies* et causant de lourds dégâts notamment en Europe du Nord. Une étude ponctuelle de la structuration génétique des populations de cette espèce a été réalisée dans le cadre de cette thèse, afin de comprendre les facteurs influençant les flux de gènes et de comparer la structure génétique de l'insecte à celle de son hôte. Les principaux résultats sont présentés ci-dessous.

I. Systématique moléculaire: trois espèces confondues sous le nom de *Tomicus piniperda*.

En Europe et sur le Bassin Méditerranéen...

Dans le cadre du stage de DEA de J. Forichon (encadré par G. Roux et F. Lieutier, Univ. Orléans en 1998-1999), une analyse génétique avait été menée en PCR-RFLP¹ sur quelques populations françaises de *Tomicus piniperda* en utilisant un fragment d'ADN mitochondrial d'environ 800 paires de bases (pb) comprenant une partie des gènes de la cytochrome oxydase I et II (ci-après, COI et COII). Ce travail était en cours lorsque j'ai été recrutée à l'INRA dans l'équipe dirigée par F. Lieutier. Les premiers résultats étaient encourageants, car ils montraient que le fragment choisi était polymorphe, et que les populations de scolytes échantillonnées dans le sud-est de la France sur pin d'Alep ainsi que certains individus sur pin maritime différaient significativement des individus échantillonnés dans les autres régions, sur pin sylvestre ou pin maritime. J'ai donc continué ce travail en collaboration avec G. Roux, en complétant l'échantillonnage avec des insectes issus de différents hôtes dans différentes régions de France, et en réalisant le séquençage (et non plus l'analyse RFLP) du marqueur COI-COII choisi (d'abord grâce à une collaboration avec le laboratoire PGE de Gif-sur-Yvette, puis à l'INRA d'Orléans après l'acquisition du séquenceur ABI 3100). Ces données ont été complétées par une analyse des marqueurs nucléaires ITS1 et 2 (Internal Transcribed Spacer). L'espèce *Tomicus minor* a été analysée sur les mêmes marqueurs pour comparaison. Les résultats ont clairement montré que la divergence obtenue entre les individus échantillonnés dans le Sud-Est de la France et en Corse d'une part et les individus des autres régions d'autre part était du même ordre de grandeur que la divergence entre *T. piniperda* et *T. minor*, tandis que les distances obtenues entre individus d'un même groupe étaient significativement plus faibles (Kerdelhué *et al.*, 2002, [8]). Nous avons de plus mis en évidence un caractère morphologique diagnostique pour séparer les individus adultes des deux groupes (Figure 1), et confirmé les résultats à l'aide des ITS (grâce à un polymorphisme de taille d'amplifiat entre les deux groupes, et sans toutefois aller jusqu'à la séquence). Nous avons ainsi pu conclure que l'écotype *destruens* correspondait à une espèce génétiquement très divergente (distance K2P comprises entre 10 et 14% sur le marqueur mitochondrial),

¹ PCR-RFLP: technique consistant à amplifier un fragment d'ADN par PCR, puis à le digérer en utilisant plusieurs enzymes de restriction différentes. Le polymorphisme peut alors être codé en "présence-absence" des sites de restriction correspondants. Le sigle signifie "Polymerase Chain Reaction – Restriction Fragment Length Polymorphism".

Tomicus destruens. Une étude morphologique approfondie des deux espèces a ensuite été menée par un collègue italien (Faccoli, 2006).

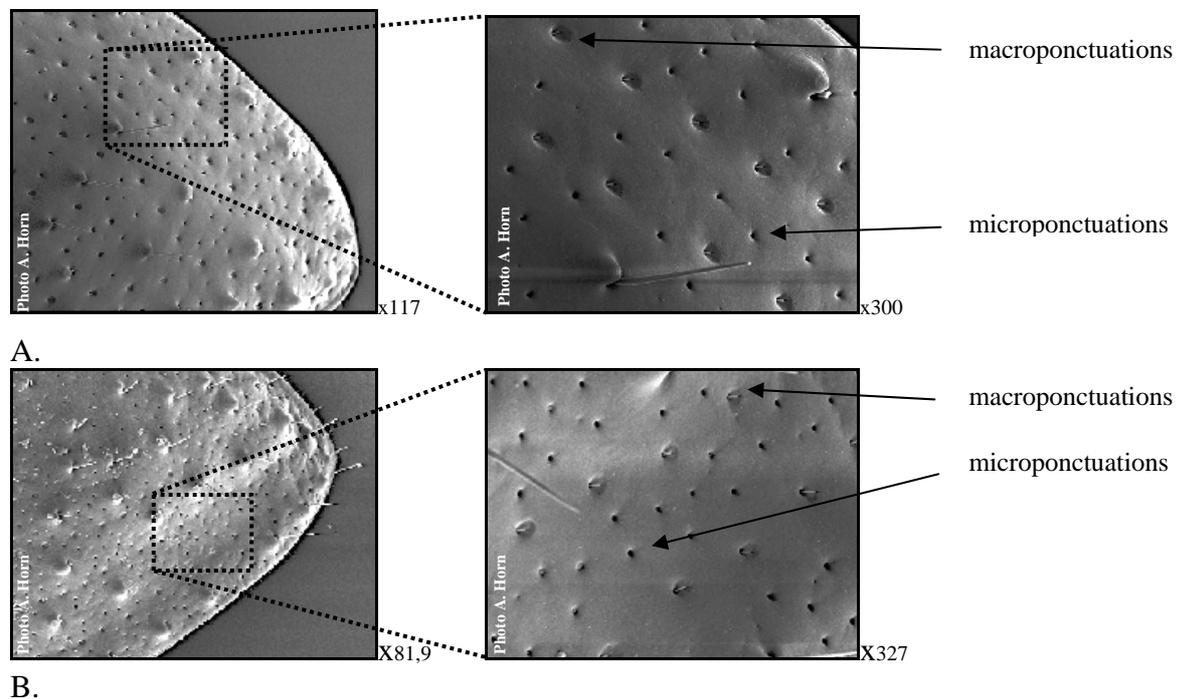


Figure 1 : Élytres de *T. piniperda* et *T. destruens* photographiées en microscopie électronique à balayage. A. Élytre de *T. piniperda* : présence d'une rangée de micro-punctuations entre deux rangées de macro-punctuations, donnant un aspect lisse. B. Élytre de *T. destruens* : présence de nombreuses micro-punctuations entre deux rangées de macro-punctuations, donnant un aspect général plus rugueux. D'après Horn (2006).

Nous avons alors mis en place un réseau de contacts afin d'échantillonner des *Tomicus* sur pin sur une grande partie de l'aire de répartition potentielle des deux espèces, soit le bassin méditerranéen et l'ensemble de l'Europe. Des arbres pièges ont été abattus en forêts de pins en fin d'automne puis en début d'hiver, de façon à attirer les adultes des deux espèces à la recherche de sites de ponte. Cela nous a permis de préciser les aires de répartition des deux espèces (Figure 2), et d'obtenir un échantillonnage représentatif pour démarrer des études de phylogéographie dans le cadre de la thèse d'A. Horn (voir ci-dessous). Nous avons ainsi montré que *T. destruens* est présent sur le pourtour méditerranéen (Afrique du Nord, Péninsule Ibérique, France, Italie, Balkans et Proche-Orient); cette espèce a été trouvée sur pin d'Alep, pin maritime, pin parasol, pin brutia et dans des plantations de pin radiata. *T. piniperda* est présent en Europe, du Nord de la Péninsule Ibérique et du Nord de l'Italie jusqu'en Scandinavie, sur pin sylvestre, pin maritime, pin noir, pin à crochets, pin radiata et plus rarement sur pin d'Alep. Les deux espèces ont été trouvées dans les mêmes sites pour quelques localités à l'intersection des deux aires de distribution.

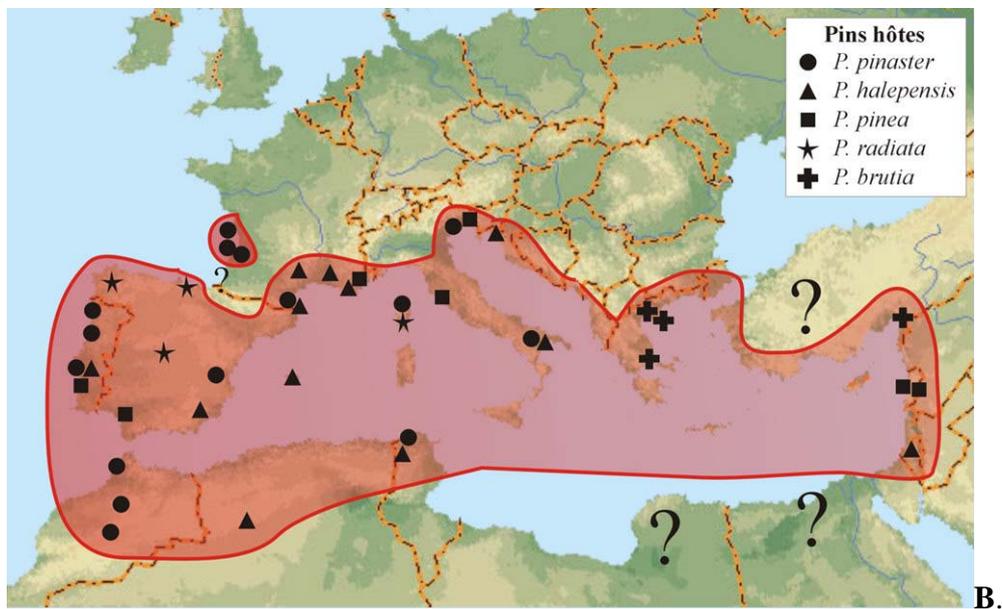
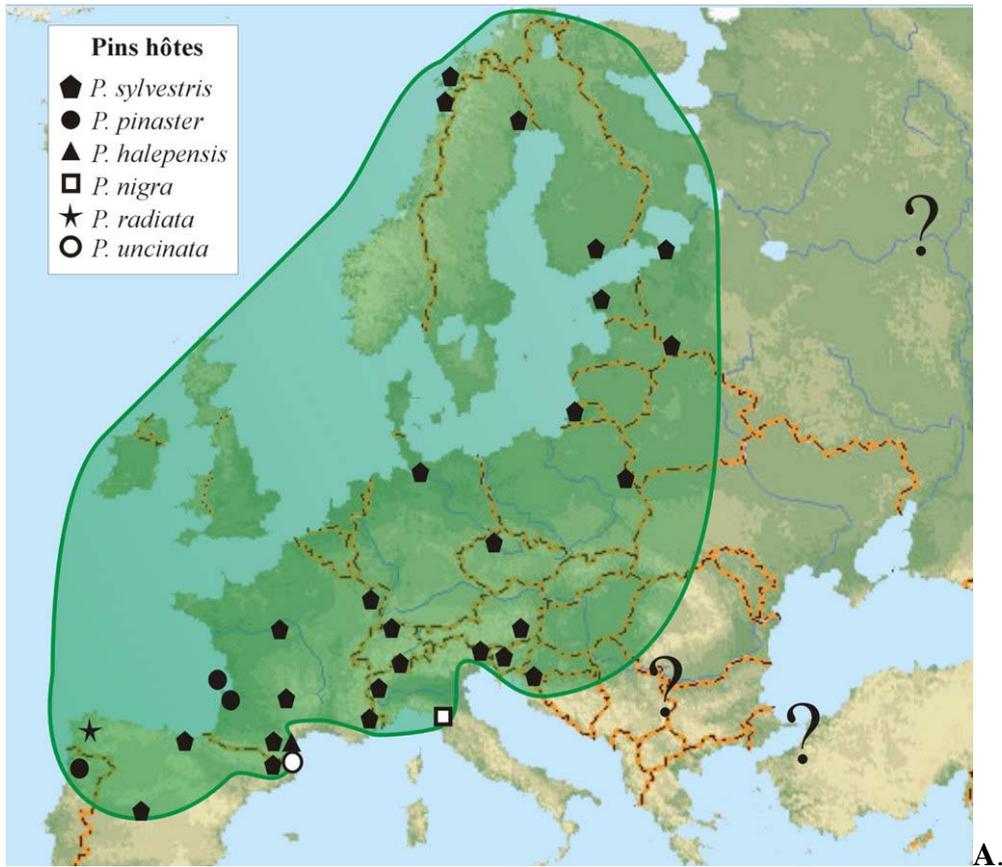


Figure 2 : Points d'échantillonnage et aires de distribution supposées de *T. piniperda* (A.) et *T. destruens* (B.). Les points d'interrogation correspondent à des régions où l'espèce n'a pas été piégée, mais où elle pourrait être présente. D'après Horn (2006).

Une analyse multivariée de paramètres environnementaux a montré que la présence de chacune des deux espèces est fortement corrélée aux températures moyennes mesurées dans chaque site, et que les deux espèces ont des exigences thermiques opposées (Horn *et al.*, Soumis, [27]). En effet, *T. destruens* est présent dans les sites où la température minimale moyenne dépasse 5°C, la température moyenne dépasse 10°C et la température maximale moyenne dépasse 15°C, alors que ces limites sont inverses pour *T. piniperda*. De plus, les températures moyennes (minimales, annuelles et maximales) mesurées dans les sites où se trouve *T. destruens* sont significativement plus élevées que pour les sites où se trouve *T. piniperda*. D'autre part, la distribution de *T. piniperda* est fortement corrélée à la présence de pin sylvestre. Notons que nous n'avons échantillonné qu'en Europe et sur le bassin méditerranéen, et que la présence de *T. piniperda* dans le reste de l'Eurasie (mis à part une localité en Chine, voir ci-dessous) doit encore être vérifiée.

... Et en Chine

Par ailleurs, dans le cadre de la thèse de Y. Duan menée entre 2000 et 2004 en cotutelle entre l'Université du Yunnan et l'Université d'Orléans (co-encadrants Ye Hui et F. Lieutier), j'ai été chargée d'encadrer la partie du travail portant sur l'étude de la variabilité génétique de *T. piniperda* en Chine, et sur la comparaison des individus Européens et Chinois de cette espèce. Nous avons réalisé un échantillonnage sur arbres pièges des *Tomicus* présents sur *Pinus yunnanensis* dans l'ensemble de la Province du Yunnan, et nous avons inclus dans l'analyse des individus piégés plus au nord, dans la Province de Ji-Lin. Les échantillons ont été séquencés en utilisant le même marqueur mitochondrial que pour l'étude de *T. piniperda* et *T. destruens* en Europe, et un sous-ensemble des différents individus a également été analysé par séquençage de deux marqueurs nucléaires (ITS2 et domaine D2 du 28SrDNA) (Duan *et al.*, 2004, [13]). Les résultats ont d'abord montré la présence d'une espèce différente, que nous avons ensuite reconnue comme étant l'espèce asiatique *T. brevipilosus*. Les caractères morphologiques permettant de séparer *T. piniperda* et *T. brevipilosus* étant assez discrets, et la présence de cette dernière n'ayant jamais été signalée au Yunnan dans la littérature, le risque existe que les travaux antérieurs, nombreux, concernant *T. piniperda* en Chine aient en réalité porté sur un mélange des deux espèces (par exemple, Ye, 1994; Ye & Lieutier, 1997; Langström *et al.*, 2002; Ye *et al.*, 2002; Lieutier *et al.*, 2003). De plus, nous avons montré que les individus identifiés comme *T. piniperda* au Yunnan étaient très divergents (distances comprises entre 11 et 12% sur le marqueur mitochondrial) à la fois des *T. piniperda* de Ji-Lin et des *T. piniperda* de France. A l'inverse, ces deux derniers groupes étaient génétiquement

très proches (distances d'environ 1%). Des résultats similaires ont été obtenus sur les marqueurs nucléaires (Figure 3). Nous en avons donc conclu que *T. piniperda sensu stricto* était bien présent en Chine (Ji-Lin), mais que l'espèce responsable des dépérissements de *Pinus yunnanensis* au Yunnan était une espèce nouvelle pour la science, qui a été décrite depuis sous le nom de *Tomicus yunnanensis* (Kirkendall *et al.*, 2008).

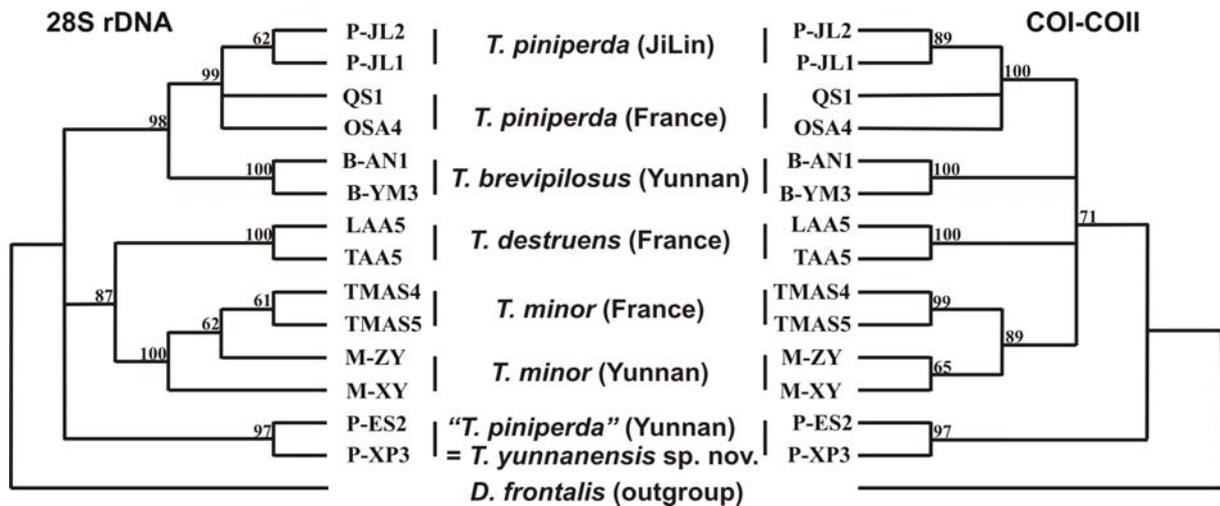


Figure 3 : Arbres phylogénétiques obtenus en maximum de parcimonie à partir des séquences de l'ADNr 28S (domaine D2) à gauche, et d'une partie des gènes COI-COII (à droite). Les nombres situés au niveau de chaque nœud est la valeur de bootstrap obtenue après 500 répliquions. Modifié d'après Duan *et al.* (2004), [13].

II. Phylogéographie de *Tomicus piniperda* et *T. destruens*.

La thèse d'A. Horn (co-encadrement F. Lieutier et moi-même), soutenue en 2006, concernait la comparaison des distributions et des caractéristiques écologiques de *T. piniperda* et *T. destruens*. L'étude de la phylogéographie de ces deux espèces a donc fait partie de ce travail. Une partie de l'échantillonnage et du séquençage a été menée dans le cadre de la thèse de T. Vasconcelos (co-encadrement F. Lieutier et M. Branco), ce qui a permis de réaliser une publication commune entre les deux étudiantes en thèse sur la diversité génétique de *T. destruens* au Portugal (Vasconcelos *et al.*, 2006, [18]). Les fragments d'ADN mitochondrial séquencés pour ces études ont été les mêmes que ceux utilisés pour les études de systématique moléculaire décrites ci-dessus (COI-COII). Notons que nous avons prévu de compléter les données mitochondriales par une étude de génétique des populations à l'aide de marqueurs microsatellites. Cependant, le développement des marqueurs a été difficile pour *T. piniperda* (Kerdelhué *et al.*, 2003, [9]) et n'a pas abouti pour *T. destruens*. Les quelques marqueurs mis au point se sont ensuite révélés difficiles à utiliser en routine, à cause notamment de la présence d'allèles nuls. Les microsatellites mis au point pour *T. piniperda* n'ont finalement été utilisés que pour une étude portant sur un petit nombre de populations (Kerdelhué *et al.*, 2006, [16]).

II.1. Phylogéographie de *Tomicus destruens*

En ce qui concerne l'espèce Méditerranéenne *T. destruens*, nous avons obtenu 53 haplotypes de 617 paires de bases, correspondant à 219 individus séquencés sur l'ensemble du Bassin Méditerranéen. Ce travail est détaillé dans Horn *et al.* (2006, [17]), et les principaux résultats sont résumés ici. Deux clades majeurs ont pu être identifiés, un clade oriental, contenant les populations de la partie est du bassin méditerranéen (Israël, Liban, Turquie, Grèce, Croatie et Italie), et un clade occidental, regroupant les populations situées plus à l'ouest (Maghreb, Péninsule Ibérique, France et Italie). Leur divergence est relativement récente, et date du Pléistocène. Les répartitions des deux principales espèces de pins hôtes *P. halepensis* et *P. pinaster* se confondant avec la structure géographique mise en évidence, il est difficile de séparer l'effet de l'hôte de l'effet géographique. Une zone de contact entre les deux clades a été observée en Italie, dans deux populations situées sur la côte adriatique (Figure 4). Une étude restreinte à cette région serait nécessaire pour mieux la caractériser.

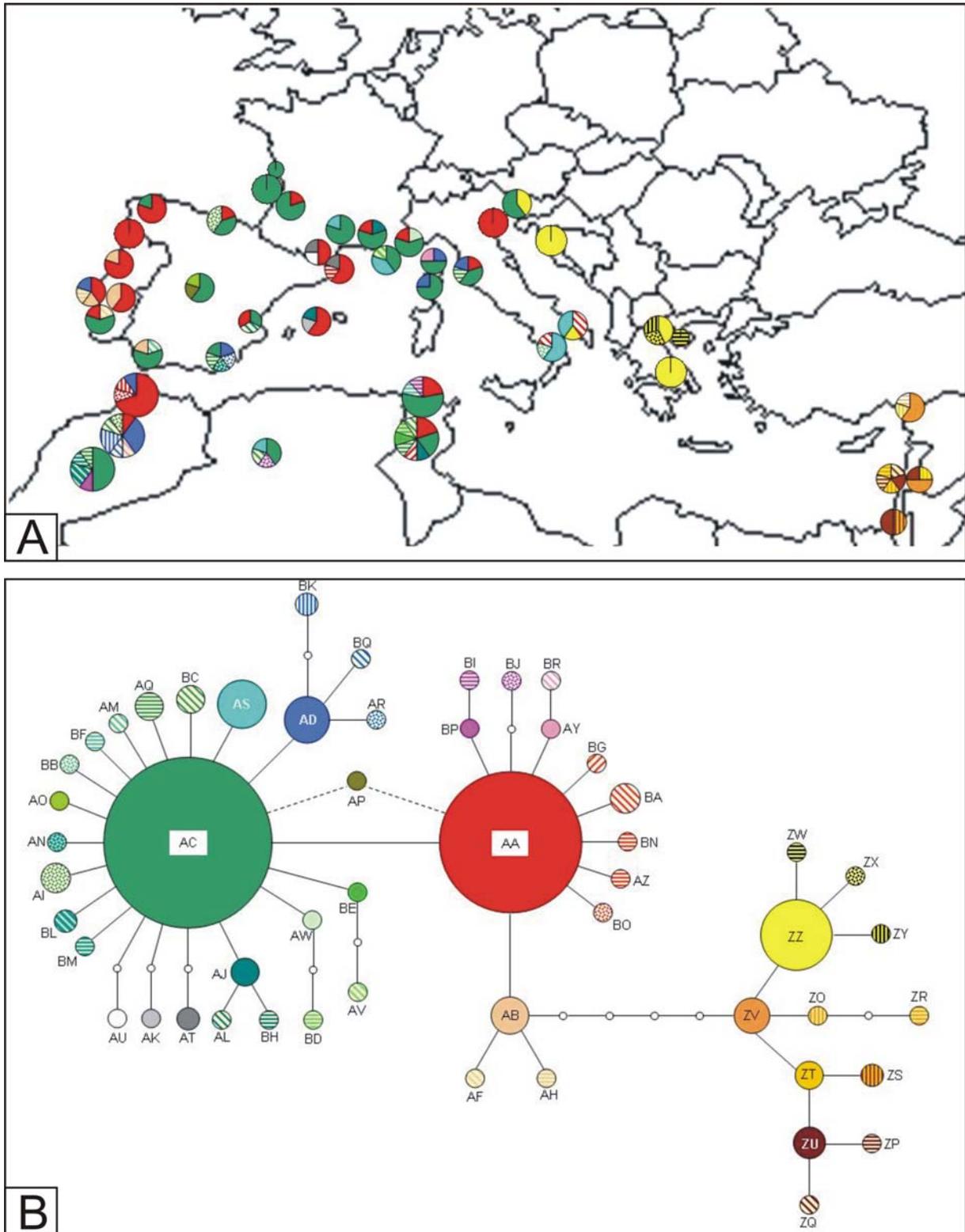


Figure 4 : Distribution spatiale des 53 haplotypes obtenus pour *Tomicus destruens*, et réseau le plus parcimonieux. A. Répartition géographique des haplotypes dans chacune des populations échantillonnées. B. Réseau d'haplotypes (mêmes couleurs que pour la carte). La taille des cercles est proportionnelle au nombre d'individus portant l'haplotype correspondant, les petits cercles correspondent à des haplotypes manquants. Chaque ligne représente un pas mutationnel. Modifié d'après Horn *et al.* (2006), [17].

La structuration du clade oriental, séparé en deux groupes distincts, est très différente de celle du clade occidental, dans lequel deux haplotypes majoritaires ont été mis en évidence, mais sans structure nette. Au Moyen-Orient, les populations de Turquie, du Liban et d'Israël ont une diversité génétique élevée, et correspondent probablement à des populations "reliques", peu affectée par les oscillations climatiques Quaternaires. D'un autre côté, les populations de Grèce, Italie et Croatie ont des diversités plus faibles, avec les populations les plus au nord fixées pour un seul haplotype. Ce type de patron de distribution de la diversité génétique est attendu lors des recolonisations postglaciaires à partir des refuges situés plus au sud. Une telle expansion pourrait être encore d'actualité dans le contexte du réchauffement climatique, mais tester cette hypothèse nécessiterait un suivi des populations dans le temps.

Le clade occidental, quant à lui, regroupe les individus échantillonnés en Afrique du Nord, en Péninsule Ibérique, en France et en Italie. Les populations dont la diversité génétique est maximale sont situées dans le sud de l'aire de ce clade, à savoir en Afrique du Nord, ainsi que dans le sud de l'Italie et de la Péninsule Ibérique. Les haplotypes retrouvés dans le reste de l'aire semblent montrer que les individus ayant participé à la dernière recolonisation post-glaciaire proviennent en particulier des refuges situés au Maghreb, à partir desquels des événements de dispersion longue distance ont pu avoir lieu. Le sud de l'Italie, de l'Espagne et du Portugal semblent plutôt être des zones reliques, à forte diversité génétique, mais dont les haplotypes sont restreints à ces régions. Comme attendu en cas d'expansion dite "pionnière", une diminution de la diversité génétique a été observée dans les populations les plus au nord. De plus, la structuration génétique des populations est plus faible dans le clade occidental, soumis aux oscillations Quaternaire, que dans le clade oriental, où l'impact des glaciations est supposé avoir été très limité, et elle est également plus forte dans le sud de l'aire que dans le nord. Ces résultats sont donc cohérents avec les attendus théoriques. Dans le cas de nombreuses espèces, les refuges les plus au sud sont situés dans la Péninsule Ibérique, le sud de l'Italie et les Balkans. Pour *T. destruens*, les refuges les plus importants se trouvent dans le nord de l'Afrique. Cette différence est probablement due à une forte sensibilité aux températures basses et à une meilleure tolérance à la chaleur de *T. destruens* par rapport aux espèces tempérées généralement étudiées. Dans le cas des scolytes, l'impact du transport de bois par l'homme ne doit cependant pas être négligé, et certains événements de dispersion longue distance pourraient être récents, liés au transport passif des insectes avec les grumes.

II.2. Phylogéographie de *Tomicus piniperda*

Au contraire de *Tomicus destruens*, *T. piniperda* est une espèce adaptée aux régions tempérées froides, puisque son aire de distribution s'étend jusqu'en Russie et en Scandinavie, et que cette espèce est présente à haute altitude, sur les pins de montagne. Par contre, les résultats de piégeage suggèrent que les individus ne peuvent se développer dans les régions chaudes et sèches: l'espèce est absente des rivages méditerranéens. Ces observations sont cohérentes avec l'analyse de Gallego *et al.* (Gallego *et al.*, 2004) en Espagne. Cette espèce a probablement survécu aux glaciations dans des zones refuges situées au sud, dont elle est aujourd'hui absente à cause du réchauffement interglaciaire. Dans ce cas, la diversité génétique signant l'existence passée d'une zone refuge peut aujourd'hui se trouver plus au nord, ou plus en altitude, par rapport à la position réelle de la zone refuge passée. Par ailleurs, un nombre croissant d'études a mis en évidence l'existence, pour les espèces les plus tolérantes au froid, de zones refuges éventuellement fragmentées, situées plus au nord que les refuges "classiques", par exemple dans les régions du centre de l'Europe (Bhagwat & Willis, 2008). La phylogéographie de *T. piniperda* pourrait révéler ce genre de patron évolutif.

Grâce à une collaboration avec C. Stauffer (Univ. Vienne, Autriche), nous avons réalisé un échantillonnage de 34 populations dans 16 pays et sur 6 espèces de pins, pour un total de 150 individus (Horn *et al.*, 2009, [23]). Nous avons obtenu 36 haplotypes de 797 paires de bases. Une analyse spatiale de la variance moléculaire (SAMOVA, Dupanloup *et al.*, 2002) a permis d'identifier quatre groupes d'haplotypes: un groupe ibérique, un groupe pyrénéen, un groupe d'Europe Centrale, et un groupe Européen (sans la Péninsule Ibérique) (Figure 5). Presque la moitié des haplotypes trouvés au cours de cette étude sont endémiques de la Péninsule Ibérique ou des Pyrénées. Aucun haplotype majoritaire n'apparaît dans ces régions, et la richesse allélique et la diversité nucléotidique sont élevées. Ces résultats suggèrent que les populations de *T. piniperda* ont survécu aux glaciations dans l'ensemble de la Péninsule, conformément à l'hypothèse de "refuges dans les refuges" (Gomez & Lunt, 2006), selon laquelle "la" zone refuge de la Péninsule ibérique était en réalité un complexe de zones refuges plus restreintes. Dans le cas de *T. piniperda*, on peut supposer que les populations ont pu endurer les glaciations dans le sud de la Péninsule, où les pins hôtes ont également persisté, et survivre aux interglaciaires grâce à des mouvements vers le nord et en altitude dans les différents massifs montagneux. Un scénario similaire a été proposé pour *Pinus sylvestris*, un des hôtes principaux de *T. piniperda* (Cheddadi *et al.*, 2006).

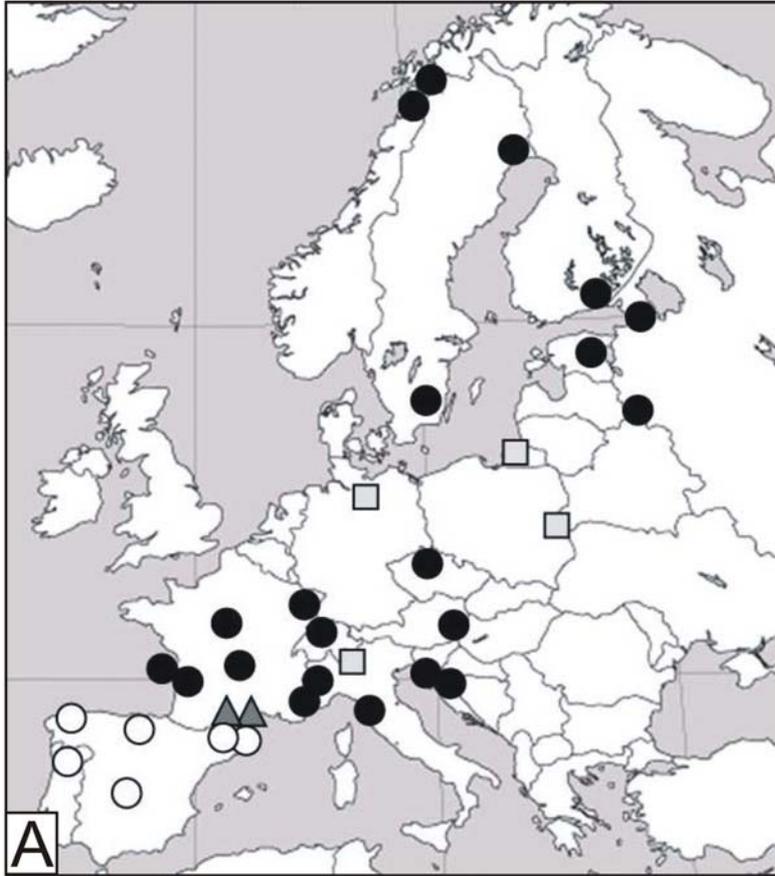
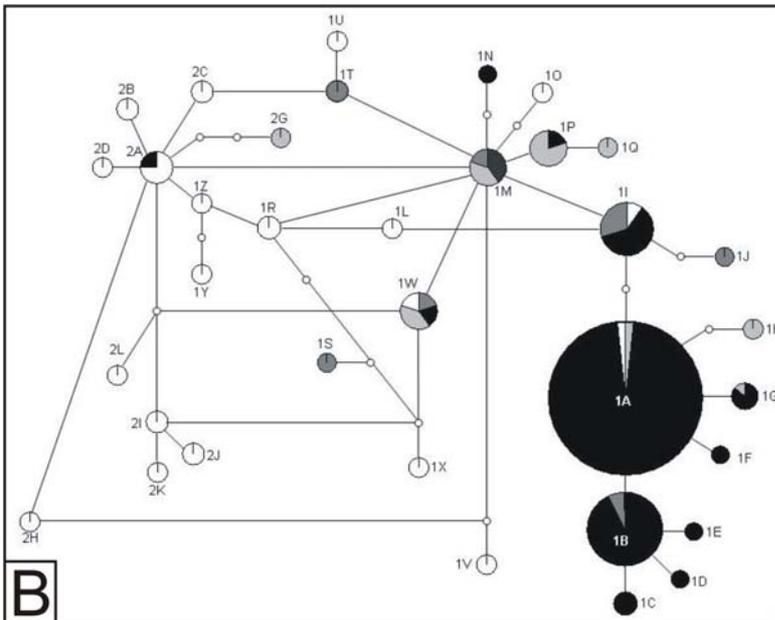


Figure 5 : Distribution spatiale des 4 groupes d'haplotypes obtenus par analyse spatiale de la variance moléculaire (SAMOVA), et réseau le plus parcimonieux des 36 haplotypes trouvés pour *Tomiscus piniperda*. A. Codage des populations échantillonnées en fonction des résultats de la SAMOVA (ronds noirs: groupe européen; Carrés gris: groupe d'Europe Centrale; Triangles: groupe pyrénéen; Carrés blancs: groupe ibérique). B. Réseau d'haplotypes (mêmes codes couleurs que pour la carte). La taille des cercles est proportionnelle au nombre d'individus portant l'haplotype correspondant, les petits cercles correspondent à des haplotypes manquants. Chaque ligne représente un pas mutationnel. Modifié d'après Horn *et al.* (2009), [23].



Il est intéressant de noter que la distribution spatiale actuelle de *T. piniperda* en Espagne, donc pendant l'actuelle période inter-glaciaire, est restreinte aux régions plus fraîches et plus humides, où domine le pin sylvestre (Gallego *et al.*, 2004). Les populations n'ayant pas subi de goulots d'étranglement notables, la diversité génétique est maintenue. Ce type de patron est attendu dans certains cas en limite sud de l'aire de distribution des espèces, lorsque des mouvements de faible amplitude en altitude ou en latitude étaient suffisants pour que les populations retrouvent un environnement favorable (Hewitt, 2001). Les haplotypes du groupe ibérique sont quasi-exclusivement limités à cette région, ce qui suggère que les individus des zones refuges ibériques n'ont pas participé aux recolonisations post-glaciaires du reste de l'Europe. Cependant, la présence rare mais avérée de certains de ces haplotypes dans des populations du reste de l'Europe atteste que des mouvements longue distance restent possibles, même s'ils sont extrêmement limités (Figure 6).

En ce qui concerne l'histoire de l'espèce en dehors de la Péninsule Ibérique et des Pyrénées, nos résultats ont permis de bâtir des scénarios plausibles concernant son histoire récente. Nous avons identifié un groupe particulier en Europe centrale, incluant les individus collectés en Allemagne, Pologne et sur la mer Baltique. Ceci suggère l'existence d'un ou plusieurs refuges situés dans les régions nordiques. *T. piniperda* est une espèce tolérante au froid, mais sensible aux conditions chaudes et sèches. Il est donc vraisemblable que, contrairement à bien des espèces tempérées, elle n'ait pas pu se maintenir dans ses refuges glaciaires pendant les périodes de réchauffement. Les individus sont actuellement présents dans des "refuges interglaciaires", probablement situés au nord des refuges glaciaires. Nous pouvons donc supposer que les haplotypes trouvés de nos jours exclusivement en Europe Centrale (Figure 6) sont le reflet d'un refuge glaciaire passé situé plus au sud, où les pins ont également survécu au maximum glaciaire (Cheddadi *et al.*, 2006; Naydenov *et al.*, 2007). Suivant un raisonnement similaire, nous avons suggéré l'existence d'un refuge glaciaire situé dans le sud des Alpes, et à l'origine d'une part importante des recolonisations vers le Nord de l'Europe et la Scandinavie, et d'un refuge situé dans le sud de l'Italie. Nous avons également découvert quelques haplotypes rares situés à la fois dans le nord de l'Espagne (ou dans les Pyrénées), et dans le nord de l'Italie. On peut imaginer que ces haplotypes proviennent soit d'un refuge ibérique, soit d'un refuge italien. Lors d'un des épisodes de colonisation post-glaciaire, ils ont pu remonter vers le nord, puis survivre à la glaciation suivante dans un refuge différent de leur refuge d'origine. Ces haplotypes peuvent alors être trouvés dans deux zones refuges

différentes. Un scénario similaire a été suggéré pour le pin sylvestre, pour lequel des haplotypes communs ont été trouvés dans des refuges géographiquement distants.

Tomicus piniperda a de bonnes capacités de dispersion, qui peuvent expliquer que le signal phylogéographique que nous avons mis en évidence soit complexe et moins aisé à lire que pour d'autres espèces tempérées. C'est une espèce pour laquelle nous avons pu supposer que les populations actuelles sont situées dans des refuges interglaciaires, et que les zones de plus forte diversité alléliques ne reflètent pas nécessairement l'emplacement des refuges glaciaires passés. Il est intéressant de voir que de nombreuses caractéristiques de son histoire récente sont très similaires à l'histoire de son hôte principal *Pinus sylvestris*, sur lequel ce scolyte a vraisemblablement survécu à la fois lors des maximum glaciaires et lors des interglaciaires.

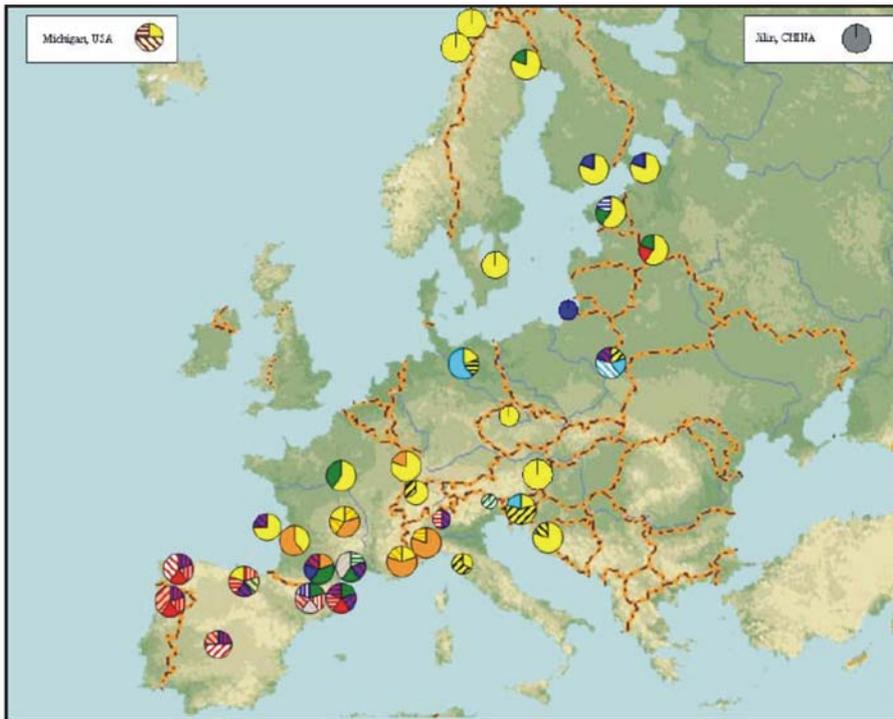
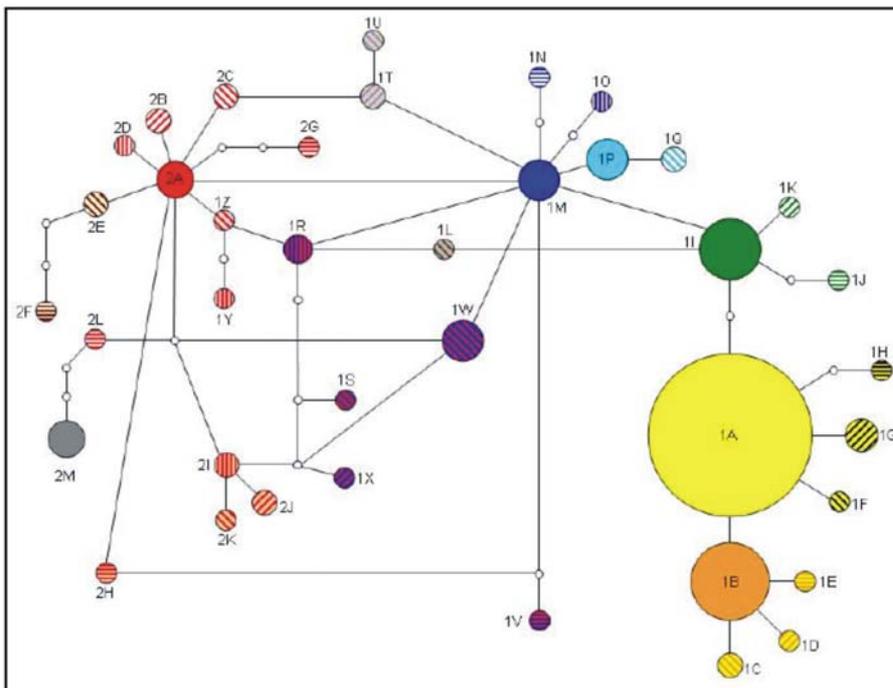


Figure 6 : Distribution spatiale des 36 haplotypes obtenus réseau le plus parcimonieux A. Cartographie des haplotypes trouvés dans chaque localité échantillonnée B. Réseau d'haplotypes (mêmes codes couleurs que pour la carte). La taille des cercles est proportionnelle au nombre d'individus portant l'haplotype correspondant, les petits cercles correspondent à des haplotypes manquants. Chaque ligne représente un pas mutationnel. Modifié d'après Horn *et al.* (2009), [23].



III. Structuration génétique des populations d'*Ips typographus*.

La thèse d'A. Sallé, soutenue en 2004, a porté sur l'écologie du scolyte *Ips typographus*, qui est un des principaux ravageurs connus sur l'Épicéa commun *Picea abies*. Des populations ont été étudiées dans le Nord-Est de la France suite à la tempête de 1999 et aux prévisions de pullulations de scolytes liées aux chablis. Dans le cadre de cette thèse, il était important de connaître l'échelle à laquelle les populations de scolytes étaient différenciées, et de pouvoir estimer les flux de gènes entre populations plus ou moins distantes. Cette thèse était dirigée par F. Lieutier, et j'ai moi-même encadré le doctorant pour la partie génétique. Nous nous sommes d'abord consacrés au développement de marqueurs microsatellites (Sallé *et al.*, 2003, [11]). Le génome des scolytes s'est révélé particulièrement pauvre en motifs microsatellites, et leur mise au point est plus laborieuse que sur d'autres modèles (Arthofer *et al.*, 2007). Nous avons ensuite réalisé un échantillonnage de l'espèce sur son aire de distribution européenne, largement grâce à des contacts extérieurs. Les marqueurs ont également été testés sur la sous-espèce asiatique *I. t. japonicus*, sur laquelle ils se sont révélés utilisables. Le but de ce travail était à la fois de connaître le degré de structuration génétique des populations d'*Ips typographus*, et de comparer l'histoire évolutive de l'insecte à celle de son hôte. Cette espèce est en effet strictement inféodée à l'Épicéa commun en Europe, et nous faisons l'hypothèse que la structure génétique de l'insecte avait pu être fortement influencée par celle de son hôte. De plus, nous nous attendions à trouver l'empreinte de l'histoire post-glaciaire de la plante sur celle de l'insecte. Les résultats ont été publiés en 2007 (Sallé *et al.*, 2007, [20]).

La structuration génétique de l'Épicéa commun en Europe a fait l'objet de plusieurs études utilisant des marqueurs différents. Les résultats sont concordants, et montrent que les populations de cette espèce sont différenciées à cette échelle. Plusieurs refuges glaciaires potentiels ont été suggérés, comme les Carpates, les Balkans, les Alpes Dinariques, les Apennines et la région de Moscou (Vendramin *et al.*, 2000; Gugerli *et al.*, 2001; Sperisen *et al.*, 2001), et les populations ont subi des goulots d'étranglement parfois sévères lors des recolonisations post-glaciaires, en particulier dans les Alpes. En ce qui concerne *Ips typographus*, une analyse menée sur une portion du gène mitochondrial COI avait permis d'émettre l'hypothèse de deux refuges principaux, l'un au sud des Alpes et l'autre dans la région de Moscou, ce qui correspond à deux des refuges connus de sa plante-hôte (Stauffer *et al.*, 1999). Seul le refuge sud aurait contribué à la recolonisation du Nord de l'Europe, les haplotypes divergents trouvés en Russie restant limités à la région de Moscou. Cependant, la

richesse haplotypique restait globalement faible, avec 8 haplotypes trouvés sur l'ensemble de l'aire européenne.

Les résultats que nous avons obtenus grâce aux marqueurs microsatellites ont également mis en évidence une faible diversité génétique, mais montrent une absence de structuration génétique sur l'ensemble de l'aire, avec une valeur de F_{st} global de 0,01. Les deux populations de la sous-espèce asiatiques sont différenciées des populations européennes, mais aucune structure spatiale cohérente n'a pu être trouvée en Europe. Ces résultats suggèrent que les capacités de dispersion sont très élevées chez cette espèce, et les divergences de résultats entre marqueur mitochondrial et microsatellites tendent à montrer que la dispersion est probablement différente selon le sexe, avec des flux de gènes liés aux mâles plus élevés que ceux liés aux femelles. Cette hypothèse est cohérente avec les données biologiques et écologiques connues chez *Ips typographus*. En effet, le mâle est plus grand et supposé meilleur voilier. De plus, à chaque génération, la dispersion vers de nouveaux hôtes potentiels est assurée par le mâle, qui émet ensuite des phéromones d'agrégation auxquelles répondent les femelles. Cette espèce semble capable de fréquents événements de dispersion longue distance, probablement aidés par un transport passif des adultes par le vent.

Ainsi, la structure génétique d'*Ips typographus* en Europe ne reflète aucunement celle de son hôte, malgré l'association étroite entre les deux organismes. Il est probable que la fréquence des épisodes de dispersion longue distance chez l'insecte et la différence de temps de génération expliquent en partie ces différences dans la structuration génétique de l'hôte et de l'insecte associé.

**SECONDE PARTIE: EVOLUTION DES POPULATIONS DE
PROCESSIONNAIRE DU PIN, LE COMPLEXE D'ESPECES
THAUMETOPOEA PITYOCAMPA / *T. WILKINSONI***



Procession



Chenilles sur un nid



Adulte



Nid d'hiver sur pin maritime

Crédit photo: Helena Santos (Univ. Lisbonne) et Jean-Claude Martin (INRA Avignon)

La processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* est un Lépidoptère de la famille des Notodontidae. Cette espèce est principalement associée aux arbres du genre *Pinus*, mais peut également être trouvée sur cèdres (*Cedrus* spp) ou sur le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*). Les chenilles se nourrissent des aiguilles de leur hôte pendant toute la durée de leur développement. Elles ont un mode de vie grégaire, et tissent pendant l'hiver des nids bien reconnaissables. Sous nos latitudes, la reproduction sexuée a lieu en début d'été. Les œufs éclosent quelques semaines plus tard, et le développement larvaire s'étale jusqu'à la fin de l'hiver. A la fin du dernier stade larvaire, entre janvier et mars, les chenilles quittent leur hôte en procession, et vont se nymphoser dans le sol jusqu'à l'émergence des adultes l'été suivant. Ce cycle de vie est cependant variable selon les conditions environnementales, la ponte ayant lieu d'autant plus tôt et la procession d'autant plus tard que les températures hivernales sont basses (Huchon & Démolin, 1970). Ainsi les insectes pondent en juin et réalisent leurs processions de nymphose en avril en limite nord de l'aire de distribution, alors que les pontes et processions ont lieu respectivement en septembre et janvier dans le sud de la Péninsule Ibérique. Cependant, ces dates restent indicatives, et peuvent fluctuer d'une année sur l'autre en fonction notamment des conditions climatiques. Ainsi, il arrive couramment que les processions soient observées dès le mois de décembre sur l'île de Ré ; plus exceptionnellement, des processions extrêmement précoces ont eu lieu cette année dans certaines régions de France (dès la fin octobre dans les Landes, obs. pers.). *Thaumetopoea pityocampa* fait partie d'un complexe d'espèces réparti sur l'ensemble du bassin méditerranéen, jusqu'en façade atlantique. Une espèce ou sous-espèce proche, *T. wilkinsoni*, a été décrite pour la première fois à Chypre (Tams, 1924) et se trouverait dans la partie orientale de cette aire de distribution. L'histoire phylogénétique et phylogéographique de l'ensemble du complexe sera décrite plus bas.

La processionnaire du pin est un des défoliateurs principaux des forêts de pins. Elle est responsable de dégâts sylvicoles qui peuvent être importants, mais également de problèmes de santé publique et animale, car ses chenilles sont urticantes et peuvent provoquer des réactions allergiques graves. Son aire de distribution potentielle est largement liée aux conditions de températures hivernales (en-deçà de certains seuils, les larves ne peuvent plus se nourrir et meurent de faim; la température létale se situerait aux alentours de -16°C). Avec l'augmentation récente des températures, on observe en Europe une expansion régulière des populations vers le Nord et en altitude (Battisti *et al.*, 2005).

Depuis quelques années, cette espèce fait l'objet de nombreuses recherches, et est devenue un organisme modèle en entomologie dans le département EFPA de l'INRA (centres d'Orléans, Avignon, Bordeaux-Pierroton, prochainement Montpellier). Plusieurs projets ont été développés depuis 2002, aussi bien dans le cadre de recherches fondamentales en écologie, en phylogénie ou en génétique des populations, que dans le cadre de recherches finalisées ou directement appliquées (lutte). De nombreuses questions peuvent être abordées sur ce modèle biologique (évolution des traits adaptatifs, dynamique des populations, analyse de l'expansion en lien avec les changements globaux, interactions plante-insecte, modélisation des processus de dispersion...). S'il peut être intéressant de mener des recherches en utilisant plusieurs modèles biologiques dont l'étude est bien adaptée à des questions précises, il est aussi pertinent que des approches complémentaires sur un seul et même modèle puissent bénéficier les unes des autres pour faire avancer les connaissances. L'accumulation de données permet petit à petit de dépasser le stade de la proposition d'hypothèses et de réellement appréhender les mécanismes sous-jacents. Mener des recherches complémentaires sur le long terme sur un seul modèle biologique permet par exemple d'investir sur la mise au point d'outils (notamment moléculaires, voir ci-dessous), coûteuse à la fois en terme de temps et de budget, effort qui reste souvent limité lorsque plusieurs modèles biologiques sont étudiés, ou que les recherches sur un organisme doivent être faites à court terme. Les recherches en cours sur cette espèce impliquent plusieurs Unités INRA, mais également des partenaires européens parmi lesquels les équipes d'Andrea Battisti (Univ. Padoue, Italie) et de Manuela Branco (Univ. Lisbonne, Portugal). Il est bien entendu nécessaire que les travaux menés dans les différents laboratoires restent complémentaires, ce qui est facilité par des participations communes aux projets et par des réunions régulières.

Ma participation aux projets liés à la processionnaire a commencé en 2002, avec le projet Européen Promoth (Coordination A. Battisti). A l'INRA d'Orléans, où j'étais alors affectée, j'ai travaillé en étroite collaboration avec J. Rousselet qui travaille principalement sur cette espèce. Mon implication dans ces projets s'est accrue au cours du temps, en particulier depuis mon arrivée dans l'UMR BIOGECO à l'INRA de Bordeaux. Je détaillerai ci-après les principaux résultats obtenus sur l'étude de l'histoire évolutive du complexe d'espèces *T. pityocampa* / *T. wilkinsoni*, puis présenterai le travail réalisé dans le cadre de la thèse d'Helena Santos (co-encadrée par M. Branco et moi-même), qui porte sur l'étude d'un cas exceptionnel de différenciation allochronique chez cette espèce.

I. Histoire évolutive du complexe *Thaumetopoea pityocampa* / *T. wilkinsoni*

La processionnaire du pin est connue de l'ensemble du pourtour méditerranéen. Cependant le statut taxonomique de cet insecte est incertain. Une espèce différente, *T. wilkinsoni*, a été décrite dans les années 1920 à Chypre (Tams, 1924). Cependant, d'après certains auteurs, il pourrait s'agir d'un écotype et non d'une espèce différente (Démolin & Frérot, 1993). En 2002, une première étude menée à l'Université de Padoue (Italie) utilisant des marqueurs moléculaires (séquençage d'une partie des gènes COI et COII, et marqueurs AFLP) a montré qu'une population de Turquie était fortement différenciée de quelques populations italiennes, françaises et espagnoles de *T. pityocampa*, ce qui pouvait suggérer que *T. wilkinsoni* pourrait être une espèce distincte, et que son aire de distribution n'était pas limitée à Chypre (Salvato *et al.*, 2002). En collaboration étroite avec l'équipe d'Andrea Battisti (Univ. Padoue, Italie), nous avons donc décidé de réaliser un échantillonnage systématique sur l'ensemble du pourtour méditerranéen afin d'étudier la structure phylogéographique de l'espèce (ou du complexe d'espèces) sur l'ensemble de son aire grâce à l'analyse d'une portion des gènes COI et COII. Ces données ont été complétées par des données AFLP et microsatellites au Moyen-Orient. L'ensemble de ce travail a été mené conjointement par les chercheurs de Padoue et de l'INRA d'Orléans, l'acquisition des données mitochondriales (600 pb réparties sur le COI et le COII) et le typage AFLP étant réalisée à Padoue, tandis que le génotypage microsatellites était assuré à Orléans. L'analyse phylogénétique des données a été réalisée conjointement par L. Zane (Univ. Padoue) et moi-même. Cette étude avait plusieurs objectifs: (i) caractériser le degré de divergence entre *T. pityocampa* et *T. wilkinsoni* et préciser les aires de distribution des deux espèces, ainsi que les zones de contact potentielles; (2) étudier la structure phylogéographique de chacun des deux groupes, afin d'identifier les zones refuges, les voies de colonisation post-glaciaires, et les principales barrières aux flux de gènes; (3) comprendre l'impact de l'intensité des oscillations climatiques du Quaternaire, en comparant la structuration des populations observée dans des régions soumises à des cycles glaciaires plus ou moins marqués.

Le travail ciblé sur le Moyen-Orient a été principalement mené par nos collègues italiens, et a permis la publication d'un article pour lequel je suis 3^{ème} auteur (Simonato *et al.*, 2007, [22]). Par la suite, j'ai pris en charge l'étude générale de la phylogénie/phylogéographie du complexe d'espèces, ce qui a donné un article dont je suis 1^{er} auteur (Kerdelhué *et al.*, 2009, [24]). En parallèle, j'ai travaillé avec J. Rousselet sur une étude ciblée sur la diversité génétique de *T. pityocampa* en France et en Péninsule Ibérique, basée sur le séquençage systématique de la

moitié du gène COI. L'échantillonnage dense de populations dans cette région nous a permis de mieux appréhender le rôle des massifs montagneux dans la structuration génétique maternelle chez cette espèce, et de connaître l'origine des populations actuellement en expansion vers le nord. Ces résultats ont conduit à la publication d'un article dont je suis dernier auteur (Rousselet *et al.*, 2010, [26]).

Sur l'ensemble du Bassin Méditerranéen

Les résultats montrent que les lignées maternelles sont fortement structurées dans l'espace (Kerdelhué *et al.*, 2009, [24]). Sur l'ensemble de la Méditerranée, nous avons mis en évidence trois clades majeurs fortement différenciés et strictement allopatriques, alors que nous attendions une dichotomie *T. pityocampa* / *T. wilkinsoni*. Je ne discuterai pas ici du statut taxonomique de ces entités, des données nucléaires et morphologiques étant nécessaires à une éventuelle révision taxonomique. Un travail en ce sens est actuellement en cours avec les scientifiques de l'équipe d'A. Battisti à Padoue. Les données mitochondriales font apparaître un clade présent en Europe (de la Péninsule Ibérique à l'est de la Grèce, en passant par la France, l'Italie et une partie des Balkans) et dans une partie du Maghreb (Maroc et sud de l'Algérie), ce qui pourrait correspondre à *T. pityocampa sensu stricto* ("clade *pityocampa*"); un second clade regroupe les populations de Chypre, Turquie, Liban, Israël, mais également de Crète, et pourrait correspondre à *T. wilkinsoni* ("clade *wilkinsoni*"). Un troisième clade comprend les individus d'une partie de l'Algérie, de Tunisie et de Libye, et ne correspond à aucune entité taxonomique connue ("clade ENA", pour Eastern-North Africa). La divergence de ces différents clades pourrait dater de 6 à 7 millions d'années d'après les méthodes bayésiennes développées pour les données moléculaires (Figure 7).

Par ailleurs, les résultats ont montré une très forte structuration spatiale au sein de chacun des trois clades majeurs, mise à part dans une large partie de l'Europe. Le clade *pityocampa* est ainsi formé de 5 sous-clades (Sud Maroc, Nord Maroc, Corse, Péninsule Ibérique, et reste de l'Europe), le clade *wilkinsoni* contient 4 sous-clades (Crète, Chypre, Est-Turquie et Ouest-Turquie) et le clade ENA en contient 3 (Algérie, Tunisie et Libye). La plupart des haplotypes trouvés (54 sur 67) sont endémiques d'un site d'échantillonnage ou d'une région. Cela tend à montrer que les flux de gènes femelles sont très restreints dans l'espace. Les limites géographiques exactes de chaque clade et sous-clade devront être étudiées désormais à l'aide d'échantillonnages adaptés, menés sur une grille plus dense (voir ci-dessous pour l'étude plus précise des sous-clades ibérique et européen).

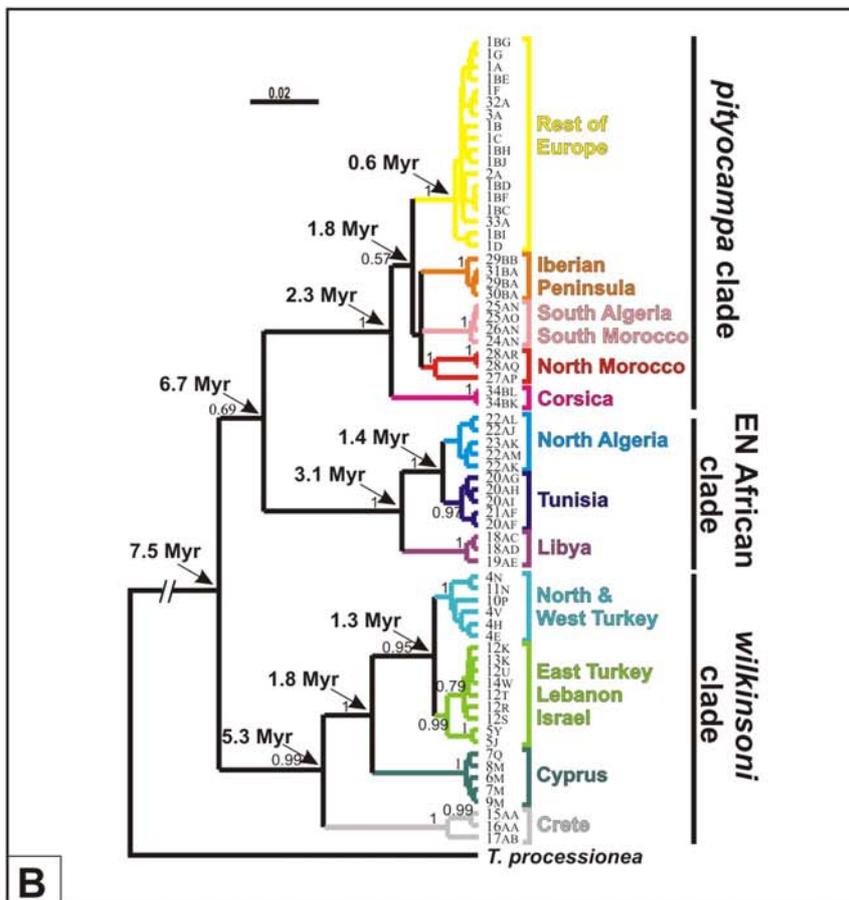
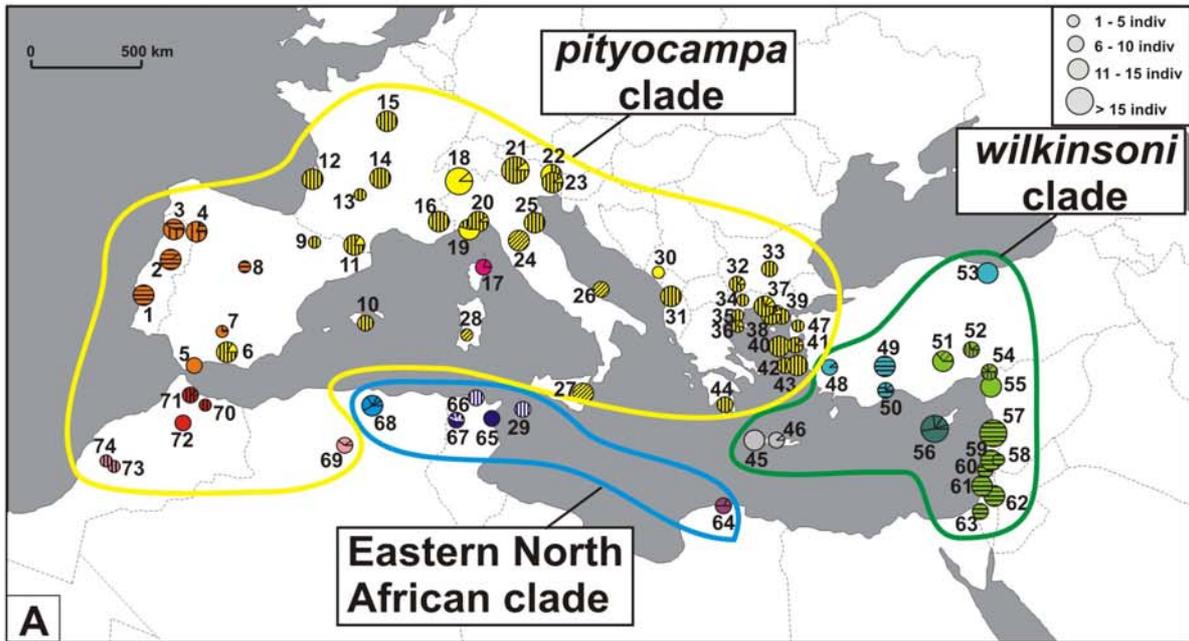


Figure 7: Distribution géographique des trois clades identifiés sur la base des séquences mitochondriales (A) et arbre phylogénétique des haplotypes correspondant. D'après Kerdelhué *et al.* (2009), [24].

D'autre part, l'utilisation conjointe de marqueurs mitochondriaux et nucléaires pourraient mettre en évidence d'éventuelles zones de contact ou zones hybrides. Une telle analyse est prévue en Turquie, dans la zone de contact probable entre *T. pityocampa* et *T. wilkinsoni*, dans le cadre du travail de thèse de K. Ipekdal (Univ. Ankara) qui viendra travailler en France au printemps 2010.

Les résultats montrent de plus une très forte différenciation de la plupart des populations insulaires (Corse, Chypre, Crète) ou très isolées (Libye). Cette divergence est vraisemblablement due à la fois à l'effet de fondation et à la dérive génétique, et probablement aux pressions de sélection qui ont ensuite joué dans ces environnements particuliers.

Dans la plupart des régions, la diversité haplotypique est forte et les résultats ne montrent aucun signe d'instabilité démographique. Cependant, la situation est très différente en Europe (excepté en Péninsule Ibérique), où nous avons trouvé un haplotype majoritaire dont la distribution géographique est très large (des Pyrénées jusqu'en Grèce), où les populations sont peu structurées dans l'espace et ont probablement connu des épisodes d'expansion démographique récents (tests d'écart à la neutralité, et analyse de "mismatch"). Il est probable que ces caractéristiques des populations européennes soient liées à l'impact des oscillations climatiques du Quaternaire, qui ont été maximales dans ces régions. La distribution actuelle de la diversité génétique de la processionnaire en Europe reflète la dernière recolonisation post-glaciaire, avec quelques régions refuges dans lesquelles on trouve des haplotypes endémiques (Pyrénées, Alpes, Ligurie, Balkans). Dans le reste de l'aire de distribution du complexe *T. pityocampa* / *T. wilkinsoni*, la forte structuration des populations est probablement liée au fait que l'impact des oscillations climatiques du Quaternaire a été limité, ce qui est en accord avec les attendus (Pinho *et al.*, 2007).

Au Moyen-Orient, nous avons pu étudier une large part de l'aire de distribution de *T. wilkinsoni*, à l'exception de la Crète, à l'aide de marqueurs mitochondriaux et nucléaires (AFLPs et microsatellites, Simonato *et al.* (2007, [22])). Tous les marqueurs suggèrent que les individus trouvés en Israël proviennent d'une expansion graduelle récente vers le sud à partir des populations naturelles les plus proches, c'est-à-dire provenant de Turquie. Cette zone d'expansion correspond aux régions dans lesquelles des pins ont été plantées depuis le début du XX^{ème} siècle. Cependant, les résultats obtenus sur les marqueurs nucléaires et mitochondriaux ne sont pas congruents en ce qui concerne les relations entre les populations Chypriotes et les populations continentales (Figure 8). En effet, comme on l'a vu plus haut, les

données mitochondriales suggèrent un fort isolement des populations de Chypre, alors que les données AFLPs et microsatellites montrent qu'il existe des flux de gènes entre Chypre et les populations de la côte turque la plus proche. Ceci peut être expliqué si on suppose que les capacités de dispersion sont plus importantes pour les mâles que pour les femelles. Les lignées maternelles ont alors pu rester isolées pendant de longues périodes, alors que les flux de gènes paternels restent relativement importants. Il conviendra donc d'étudier plus précisément les régions pour lesquelles la lignée maternelle est très différenciée à l'aide de marqueurs nucléaires, afin de caractériser également la structuration liée aux mâles.

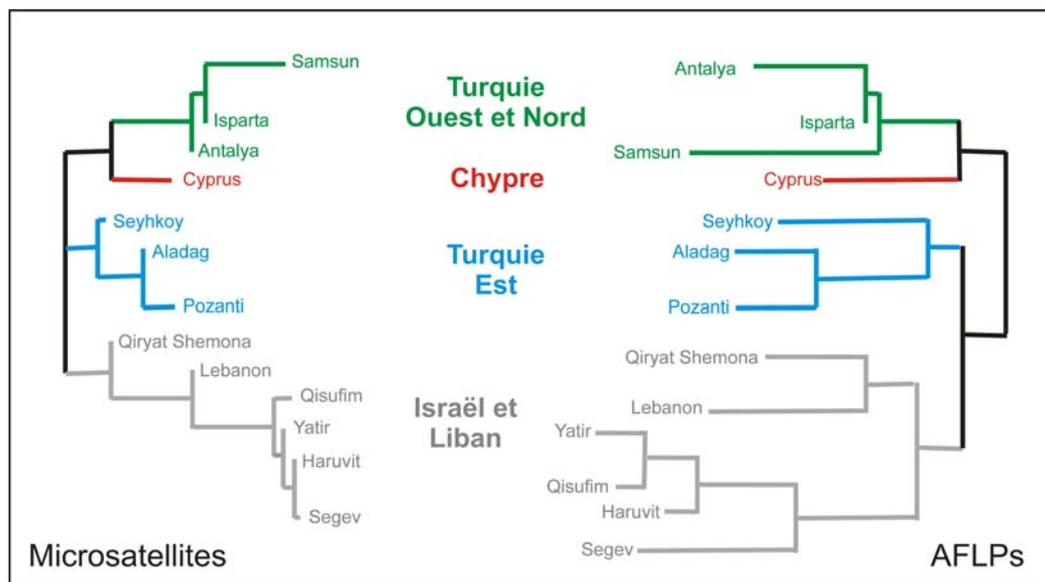


Figure 8: Arbres phylogénétique des populations de *T. wilkinsoni* de Turquie, Liban, Israël et Chypre, obtenu en Neighbor-Joining à partir des données microsatellites (à gauche) et AFLPs (à droite). D'après Simonato *et al.* (2007), [22].

En Europe de l'Ouest

La structuration des populations de la Péninsule Ibérique au Nord de l'Italie a ensuite été étudiée à l'aide d'un échantillonnage assez dense, et en utilisant la seconde moitié du gène COI (environ 800 pb). Le but de ce travail était de caractériser la séparation géographique des sous-clades Ibérique et Européen, de comprendre le rôle des massifs montagneux dans l'isolement des populations de processionnaire du pin, et de retracer plus finement les voies de colonisation post-glaciaire dans cette région. Les zones d'altitude sont supposées jouer un rôle de barrière à la dispersion chez cet insecte, car les conditions environnementales n'y sont pas favorables. Ce travail a été principalement réalisé à l'INRA d'Orléans, sous la conduite de J. Rousselet, et nous avons conjointement réalisé l'analyse et l'interprétation des données

(Rousselet *et al.*, 2010, [26]). Ce jeu de données sera rapidement complété par une analyse des mêmes populations à l'aide de cinq marqueurs microsatellites.

Les résultats ont permis de préciser la distribution dans l'espace du sous-clade Ibérique. Contrairement à ce qui était attendu, la séparation des sous-clades Ibérique et Européen ne se situe pas le long des Pyrénées, mais selon une limite située le long du bassin de l'Ebre, au nord de l'Espagne, puis suivant une ligne nord-sud proche du rivage Méditerranéen (voir Figure 9). Le bassin de l'Ebre constitue une zone de contact entre les deux sous-clades. Aucun haplotype ibérique n'apparaît au nord des Pyrénées, ce qui montre que ce groupe n'a pas participé à la recolonisation post-glaciaire du reste de l'Europe, du moins en ce qui concerne les lignées maternelles. L'échantillonnage en Espagne et au Portugal n'est pas suffisamment dense pour permettre de décrire précisément des patrons géographiques de distribution de la diversité génétique, mais on peut s'attendre, comme pour d'autres organismes et en particulier pour *T. piniperda* (Horn *et al.*, 2009, [23]), à trouver de multiples zone refuge au sein de la Péninsule Ibérique (Gomez & Lunt, 2006).

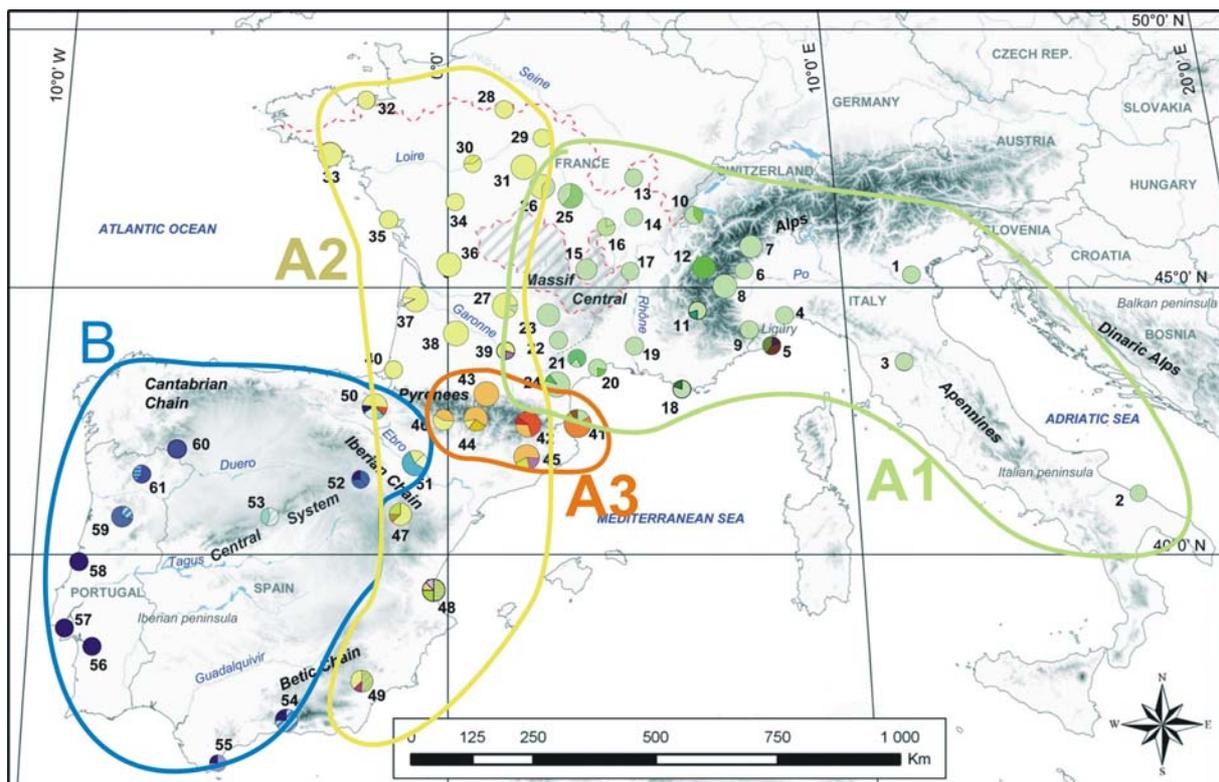


Figure 9: Distribution géographique des 46 haplotypes COI trouvés en Péninsule Ibérique, France et Italie. Le code couleur correspond aux couleurs utilisées dans la figure 10. Les numéros renvoient aux codes des populations utilisés dans l'article correspondant (Rousselet *et al.* 2010, [26]).

Par ailleurs, au sein du sous-clade européen, trois lignées distinctes et largement allopatriques ont été mises en évidence, chacune étant caractérisée par un haplotype majoritaire et plusieurs haplotypes plus rares divergents de l'haplotype principal par 1 à 3 mutations (Figures 9 et 10). L'une de ces lignées (A1) est située à l'est de la zone étudiée, de l'Italie au Massif Central; la seconde (A2) se trouve à l'est de la Péninsule Ibérique et dans l'ouest de la France, tandis que la troisième (A3) est endémique de la région Pyrénéenne. Pour chacune de ces lignées, des zones de plus forte diversité haplotypique, correspondant vraisemblablement à des refuges, peuvent être identifiées. Pour le groupe A1, il s'agit de la Ligurie, mais également des zones de basse et moyenne altitudes dans les Alpes et le sud du Massif Central. Il est bien entendu probable qu'un échantillonnage dans la région balkanique permettrait de mettre en évidence d'autres régions de forte diversité. Pour le groupe A2, les zones refuges se situent clairement à l'est de l'Espagne, cette lignée ayant ensuite colonisé l'ouest de la France en contournant les Pyrénées à la fin de la dernière période glaciaire. Pour ce groupe, les résultats montrent une expansion démographique récente, et une perte significative de diversité haplotypique en latitude. Les plantations massives de pin dans ces régions, et l'actuel réchauffement climatique, sont autant de facteurs qui ont certainement favorisé l'expansion rapide de la processionnaire dans ces régions.

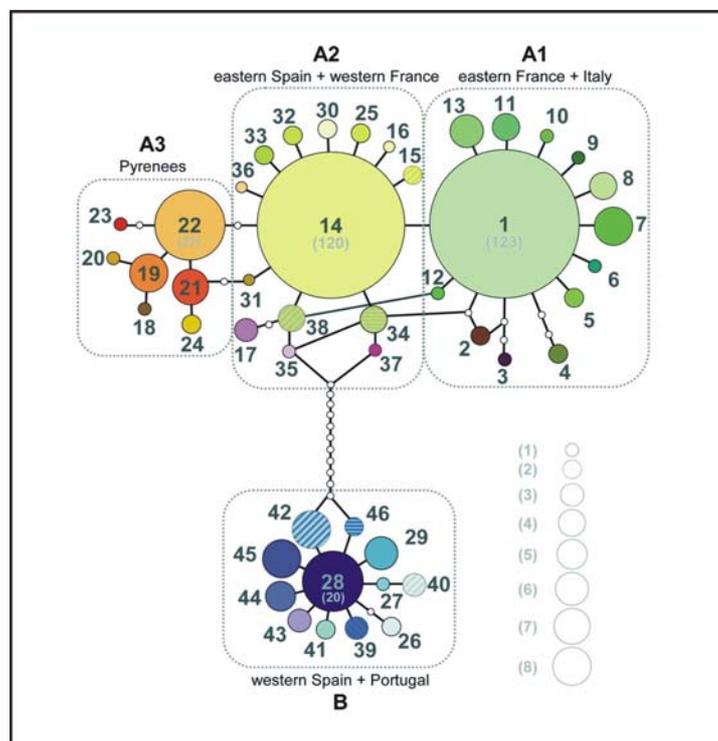


Figure 10: Réseau des 46 haplotypes, mêmes couleurs que pour la carte, figure 9. La taille des cercles est proportionnelle au nombre d'individus portant l'haplotype correspondant, les petits cercles correspondent à des haplotypes manquants. Chaque ligne représente un pas mutationnel. D'après Rousselet et al. (2010), [26].

Le groupe A3 quant à lui a une distribution géographique assez restreinte. Les données suggèrent que *T. pityocampa* a pu survivre *in situ* aux glaciations dans les Pyrénées, mais que ce groupe est resté confiné aux régions montagneuses et n'a aucunement participé à la recolonisation des régions situées plus au nord. Il est probable que les populations ont pu trouver au cours du Quaternaire des conditions de développement favorables en se déplaçant le long des pentes, sur les pins de montagne. Notons que cette région a une diversité génétique importante car elle se trouve dans la région de contact des trois lignées A1, A2 et A3. Les Pyrénées constituent donc à la fois une zone refuge et une région d'admixture pour la processionnaire du pin.

Ainsi, contrairement à ce que nous avons supposé, les régions montagneuses n'ont pas simplement joué le rôle de barrière à la dispersion pour *T. pityocampa*. Au contraire, les régions de moyenne altitude apparaissent comme des régions de diversité maximale, et les zones de contact entre sous-clades et/ou entre lignées se situent généralement en plaine, à distance des zones d'altitude. Il est intéressant de noter que les zones refuges que nous avons mises en évidence correspondent pour la plupart à des régions identifiées par ailleurs comme les refuges probables de différentes espèces de plante dans le Bassin Méditerranéen (Médail & Diadema, 2009).

II. Etude d'un cas exceptionnel de différenciation allochronique chez la processionnaire du pin

Au Portugal, dans les forêts de basse altitude, l'émergence des adultes et la ponte ont lieu entre fin août et début octobre, et les processions sont observées entre janvier et février. Or en 1997, dans le Parc National de Leiria, situé à 200 km au nord de Lisbonne (voir carte Figure 12), des larves de dernier stade ont été découvertes en grand nombre au mois d'août, et les processions ont eu lieu avant la mi-septembre. Des pièges à phéromones ont alors été posés par les chercheurs de l'Université de Lisbonne, qui ont pu ainsi capturer des mâles de processionnaire du pin dès le début du mois de mai. Une période de vol si précoce n'a jamais été signalée dans aucune population de processionnaire du pin, et correspond donc à une situation tout à fait exceptionnelle. Après quelques saisons de suivi des dates de vol des papillons, ils ont pu mettre en évidence localement deux périodes d'activité des adultes, la première entre mai et juillet, et la seconde entre fin août et début octobre (Figure 11). En parallèle, un suivi de la présence de larves sur le terrain a montré que certains individus se développaient entre juin et septembre (développement larvaire estival), tandis que d'autres colonies se développaient entre octobre et janvier, soit pendant l'hiver, conformément à ce qui est observé dans les autres pinèdes de plaine au Portugal. Il a alors été supposé que le premier pic de vol, décalé par rapport aux dates "normales" d'activité des adultes dans cette région, correspondait à la période de reproduction des individus donnant naissance aux larves à développement estival (ci-après "population d'été"). La première question posée a été de savoir si ces individus à cycle biologique décalé appartenaient bien à la même espèce que les individus sympatriques à cycle "normal" (population d'hiver), et si tel était le cas, si les deux populations étaient génétiquement différenciées, ou s'il existait deux périodes de vol au sein d'une même population. Un objectif était de pouvoir proposer des scénarios expliquant l'évolution et le maintien d'un cycle de développement nouveau chez cette espèce. Si les individus "d'été" forment une population génétiquement distincte, avec des flux de gènes négligeables entre individus des deux populations sympatriques, on se trouverait en présence d'un cas de différenciation allochronique (Alexander & Bigelow, 1960), c'est-à-dire lié à un décalage dans le temps de l'activité de reproduction. Ceci pourrait représenter une des toutes premières étapes vers un événement de spéciation sympatrique. Or, si l'hypothèse de spéciation sympatrique liée à une différenciation allochronique est parfois trouvée dans la littérature, les études de cas avérés restent rares (Simon *et al.*, 2000; Ritchie, 2001; Miyatake *et al.*, 2002; Friesen *et al.*, 2007). Le cas de décalage phénologique observé chez la

processionnaire du pin à Leiria, et ses conséquences évolutives, pourrait donc devenir un exemple type pour l'étude des processus de spéciation sympatrique.

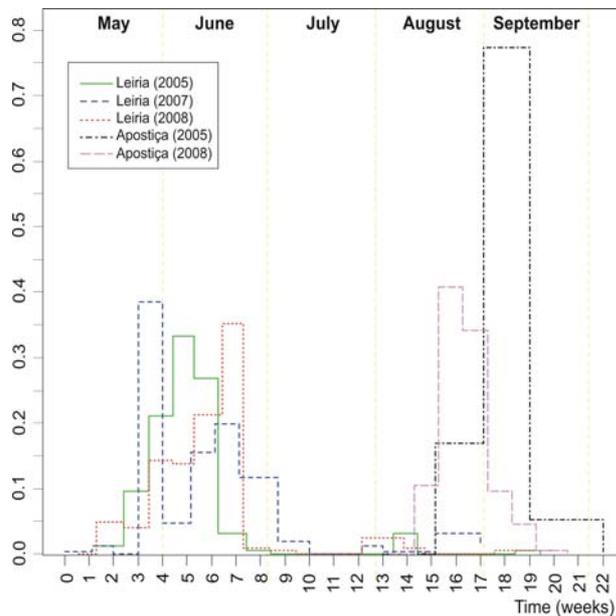


Figure 11: Evolution de la proportion de mâles capturés par site (Leiria: site dans lequel des individus à phénologie hivernale et à phénologie estivale co-existent; Apostiça: site où seuls des individus à phénologie hivernale existent). D'après Santos *et al.*, in prep.

Des résultats préliminaires d'élevage en conditions contrôlées d'individus des populations d'été et d'hiver à Leiria suggèrent que la différence de cycle biologique est génétiquement contrôlée. Nous pouvons émettre trois hypothèses principales quant à l'origine de cette exceptionnelle différence phénologique:

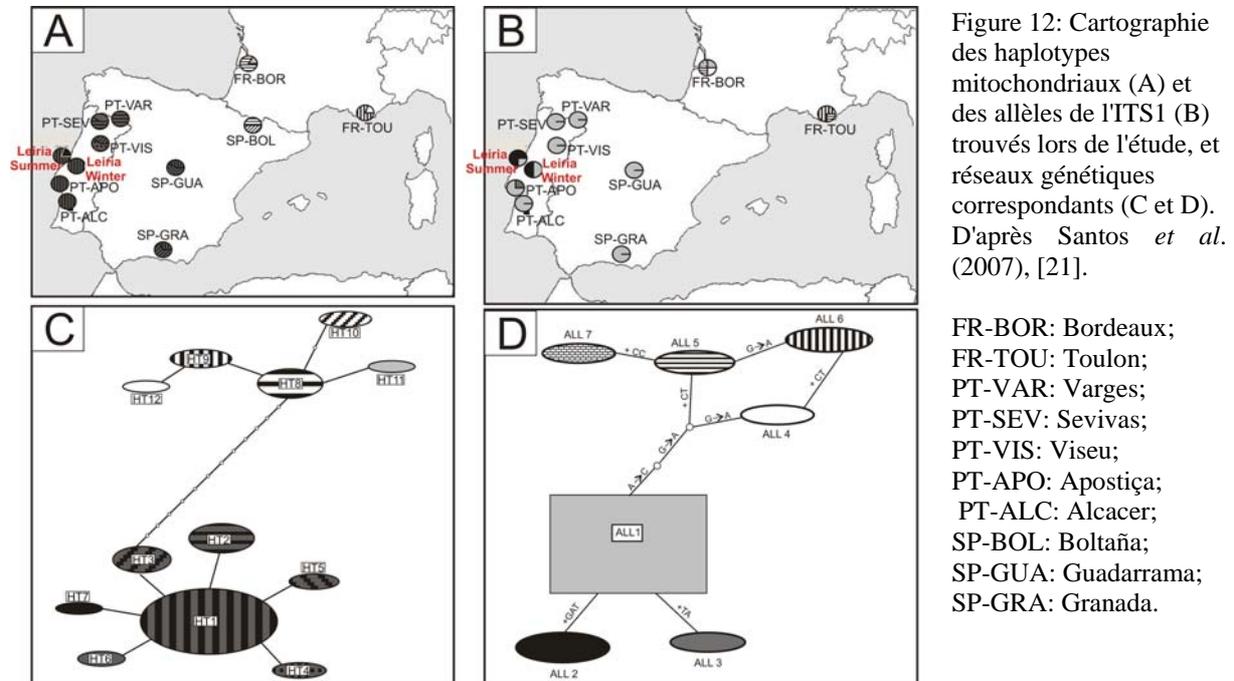
- L'hypothèse 1 est que les individus d'été appartiennent en réalité à une espèce différente ayant un développement larvaire en été, comme *T. pinivora*, ou à une espèce non décrite de *Thaumetopoea* passée jusqu'alors inaperçue.

- L'hypothèse 2 (origine locale) est que les individus d'été seraient issus localement d'individus *T. pityocampa* à phénologie normale ayant subi une mutation dans une région contrôlant la date de sortie de diapause (et donc d'émergence adulte). Il faut alors supposer qu'un nombre suffisant d'individus ait ainsi muté pour permettre de fonder une population. Sous cette hypothèse, on s'attend à ce que les individus d'été ne puissent pas être distingués des individus d'hiver de la même forêt sur la base des marqueurs classiquement utilisés en phylogéographie ou pour l'étude d'espèces proches (gènes mitochondriaux COI, COII ou cytochrome b, ITS nucléaires); on s'attend aussi à ce que les marqueurs microsatellites hypervariables révèlent un fort effet de fondation dans la population d'été (diminution de la diversité allélique, éventuellement distortion des fréquences observées, tous les allèles observés pour des individus d'été doivent être connus de la population d'hiver).

- L'hypothèse 3 (origine hybride) est que le décalage phénologique serait consécutif à un événement d'hybridation, soit avec une espèce proche, soit avec des individus provenant d'un clade différent de *T. pityocampa* et donc d'une autre région. En effet, l'hybridation, même si elle reste rare, est une des causes principales d'apparition de diversité génétique, d'innovations fonctionnelles, et à terme de spéciation (Seehausen, 2004). Chez d'autres Lépidoptères, il a été montré que l'hybridation interspécifique pouvait être à l'origine de mutants phénologiques ayant une activité reproductive décalée dans le temps par rapport aux espèces parentes (Scriber & Ordning, 2005). Dans ce cas, si l'hybridation n'implique que des mâles en provenance d'un site distant, on s'attend à ce que les marqueurs mitochondriaux ne portent aucune empreinte de cet événement, contrairement aux marqueurs nucléaires. La part du génome actuel des individus de la population d'été provenant de l'épisode d'hybridation dépend de la capacité ou non des hybrides à se croiser à nouveau avec la population non-mutante locale, et des pressions de sélection jouant sur les individus introgressés. Au bout de quelques générations, il est possible que seules quelques régions du génome, dont la ou les régions contrôlant la date de sortie de diapause et d'émergence des adultes, portent la trace de l'événement d'hybridation passé.

Suite à l'obtention d'un projet d'action intégrée (PAI Pessoa) finançant des échanges de scientifiques et d'étudiants entre la France et le Portugal, J. Rousselet et moi-même avons accueilli à Orléans une étudiante de Master de l'Université de Lisbonne, H. Santos, que nous avons encadrée au laboratoire pour la caractérisation génétique de la population d'été. Ce travail a fait l'objet d'une publication en 2007, dont je suis dernier auteur (Santos *et al.*, 2007, [21]). La même année, cette étudiante a démarré une thèse à Lisbonne, co-encadrée par M. Branco et moi-même. Les thèses durent plus longtemps au Portugal qu'en France, la soutenance est prévue en 2011. Ce travail de thèse porte sur la caractérisation écologique et génétique de la population d'été, et sur l'étude de l'héritabilité de la phénologie chez la processionnaire du pin. H. Santos fait des séjours réguliers en France, dans l'UMR BIOGECO, afin de réaliser sous ma responsabilité l'analyse génétique des populations (aussi bien le travail au laboratoire que l'analyse des données), tandis que les expérimentations écologiques et observations de terrain sont faites au Portugal et supervisées par M. Branco. Les résultats que nous avons obtenus montrent indubitablement que les individus à phénologie décalée appartiennent à l'espèce *T. pityocampa*, et qu'ils sont génétiquement très proches des individus à cycle normal (haplotypes mitochondriaux identiques, allèles de l'ITS1 nucléaire partagés entre la population d'hiver et la population d'été, voir Figure 12). Il ne s'agit

donc pas d'une espèce cryptique, et les séquences obtenues sur les marqueurs neutres classiquement utilisés pour les études intra-spécifiques ou entre espèces proches ne permettent pas de distinguer les individus des deux populations.



Nous avons alors dans un second temps génotypé des larves des deux populations, récoltées au cours de plusieurs années, à l'aide de 6 marqueurs microsatellites précédemment mis au point (Rousselet *et al.*, 2004, [12]). Quelques populations proches ont été échantillonnées au Portugal et en Espagne et typées avec les mêmes marqueurs, afin de comparer les indices de différenciation obtenus entre la population d'été et celle d'hiver aux indices correspondants à des paires de populations géographiquement éloignées. Pour résumer, nous avons ainsi pu montrer que la différenciation entre population d'été et population d'hiver est forte et significative et correspond aux valeurs maximales de F_{st} par paire observées dans le jeu de données (entre 0,21 et 0,30 entre populations d'été et d'hiver, alors que les F_{st} entre les populations à phénologie normale sont comprises entre 0,03 et 0,16, le maximum étant atteint pour des populations distantes d'environ 500 km). Inversement, les F_{st} sont non-significatifs entre échantillonnages successifs d'une même population, ce qui montre la stabilité génétique dans le temps des populations d'été et d'hiver de Leiria. Une analyse multivariée des données microsatellites montre clairement que l'axe 1 sépare les individus d'été de tous les autres (Figure 13), tandis que les analyses d'assignation individuelle menées avec le logiciel Structure (Pritchard *et al.*, 2000) montrent également que les individus d'été forment une

population fortement différenciée. D'autre part, la diversité allélique de la population d'été est moindre que celle de la population d'hiver de la même localité (différence significative pour 3 loci sur les 6), et tous les allèles trouvés dans la population d'été sont également trouvés dans la population d'hiver de Leiria, à l'exception notable d'un locus pour lequel un ensemble d'allèles n'a été jusqu'à présent détecté que dans la population d'été, pour toutes les années de collecte.

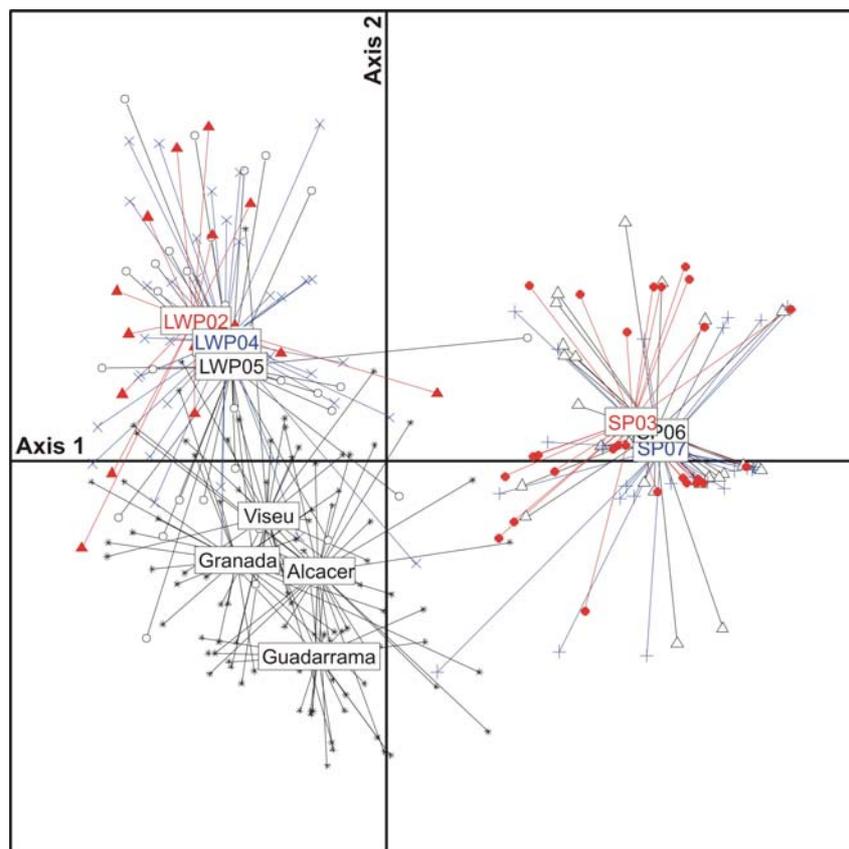


Figure 13: Typologie des populations de processionnaire du pin obtenue par analyse en composantes principales sur les données de génotypage. Projection des individus sur le plan défini par les deux premières composantes. Les individus appartenant à la même population et récoltés la même année sont reliés au barycentre de leur nuage.

LWP02, LWP04 et LWP05: Population à phénologie normale, Leiria, Portugal; individus échantillonnés respectivement en 2002, 2004 et 2005. SP03, SP06 et SP07: Population d'été, Leiria, Portugal; individus échantillonnés respectivement en 2003, 2006 et 2007. Viseu, Alcacer, Granada et Guadarrama: populations à phénologie normale situées au Portugal et en Espagne (voir carte, Figure 12).

Ces résultats suggèrent que la population d'été a été fondée localement, probablement à partir d'individus ayant brusquement changé de cycle biologique. Les flux de gènes entre les deux populations semblent extrêmement réduits, et leurs caractéristiques génétiques sont stables dans le temps, au moins à l'échelle de quelques années. Les données obtenues sur les marqueurs mitochondriaux et nucléaires (ITS1, et données préliminaires sur une portion du gène de la photolyase) permettent de rejeter l'hypothèse d'un événement d'hybridation récent avec des individus migrants en provenance d'une autre région, sauf si on suppose que l'introgession ne concerne désormais plus qu'une petite partie du génome contenant le ou les gènes impliqués dans le contrôle de la date d'émergence des adultes. De plus, pour 5 des 6 loci microsatellites étudiés, les résultats sont compatibles avec l'hypothèse d'origine locale de la population d'été (allèles moins nombreux, et inclus dans l'ensemble des allèles observés dans la population d'hiver). Cependant, les résultats obtenus sur le 6^{ème} locus (MS-*Thpit2*) sont contradictoires. Pour ce marqueur, au contraire, la population d'été présente un ensemble d'allèles plus longs, qui n'ont pour l'instant jamais été trouvés ailleurs, en plus d'une partie des allèles (plus courts) trouvés dans la population d'hiver (Figure 14). Certains de ces allèles longs ont été clonés et séquencés, et les résultats montrent qu'ils présentent un nombre de répétitions compatible avec la longueur du fragment de PCR observé. Les fragments plus longs ne sont donc pas dus à une interruption du motif microsatellite liée à une insertion.

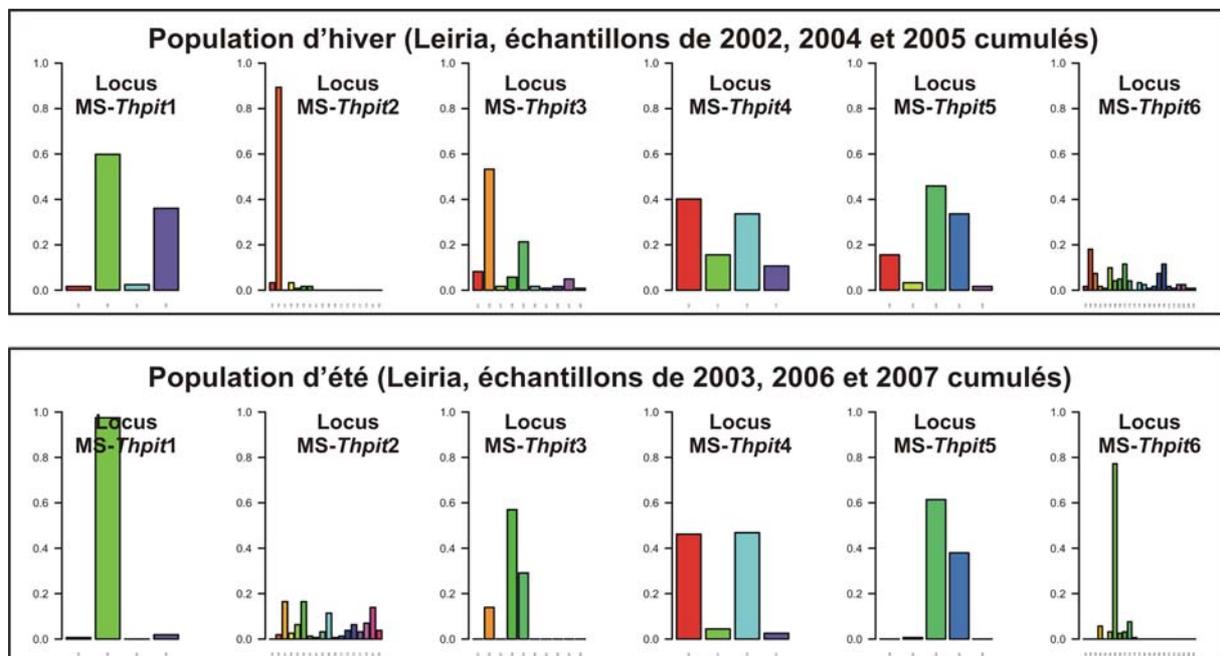


Figure 14: Histogramme des fréquences alléliques obtenues dans les populations d'été et d'hiver de Leiria pour chacun des 6 loci microsatellites utilisés. Noter le grand nombre d'allèles trouvés dans la population d'été pour le locus MS-*Thpit2* (voir texte).

De plus, les données brutes ne laissent pas supposer l'existence d'une duplication, puisqu'il n'est jamais arrivé d'observer plus de deux bandes par individu. S'il s'agit d'une duplication, il faudrait alors faire l'hypothèse que seul le locus dupliqué est amplifié dans la population d'été, alors que seul le locus d'origine est amplifié dans les autres populations. Cependant, ce locus présentant des fréquences élevées d'allèles nuls, et ce pour toutes les populations, les résultats pourraient être entachés par des biais. Si on admettait cependant que ces résultats sont fiables, les hypothèses compatibles avec les observations seraient:

(i) que ces allèles "longs" existent dans les populations à cycle normal, leurs fréquences dans ces populations sont faibles et les allèles n'ont jamais été détectés. L'effet fondateur lié au décalage phénologique de certains individus aurait par hasard favorisé ces allèles rares. Un échantillonnage important en Péninsule Ibérique devrait dans ce cas permettre d'observer ces allèles dans des individus à cycle normal.

(ii) qu'un de ces allèles long est présent mais rare dans les populations à cycle normal, qu'il s'est retrouvé par hasard dans la population d'été (effet stochastique lié à l'effet fondateur), et qu'un taux de mutation important sur ce locus ait permis l'apparition de nouveaux allèles "longs" dans la population d'été.

(iii) que ces allèles longs sont présents dans des individus provenant d'une autre région, et responsables de l'événement d'hybridation à l'origine de la "fondation" de la population d'été. Cela nécessite également de supposer que le locus concerné se trouve dans une des régions du génome dans lesquelles des signes de l'introggression passée sont toujours détectés. En effet, aucun des autres marqueurs nucléaires ne vient confirmer l'hypothèse d'une hybridation passée.

Ainsi, l'ensemble des résultats obtenus vont dans le sens d'une extrême réduction des flux de gènes entre population d'été et population d'hiver à Leiria. Suivie depuis 1997, la population d'été se maintient avec des effectifs élevés d'après les observations de terrain. Dans le même temps, la population d'hiver semble avoir localement régressé, sans qu'on sache pour l'instant s'il s'agit d'une baisse temporaire des effectifs (la processionnaire du pin étant connue comme une espèce cyclique en termes de dynamique des populations) ou si cette baisse va s'inscrire dans la durée et peut être reliée à l'existence de la population d'été. Quoi qu'il en soit, les individus ayant un développement larvaire estival rencontrent des conditions environnementales atypiques par rapport aux individus à phénologie normale. Par exemple, l'émergence adulte, la ponte et l'embryogénèse ont lieu au printemps, alors que la température extérieure est inférieure aux températures auxquelles ces phases du cycle de développement

ont normalement lieu. A l'inverse, les premiers stades larvaires se déroulent sous des températures supérieures. En ce qui concerne les relations biotiques, il est probable que la qualité du feuillage consommé soit différente selon les saisons (même si dans les deux cas, les larves se nourrissent préférentiellement des aiguilles de l'année précédente), et que les pressions liées aux ennemis naturels ne soient également pas les mêmes. Les pressions de sélection opérant sur les deux populations sont donc différentes, ce qui pourrait à terme accélérer le processus de divergence écologique et favoriser un événement de spéciation sympatrique.

Des expériences complémentaires vont être menées dans le cadre de la thèse d'H. Santos afin d'affiner les scénarios possibles. Dans un premier temps, nous allons compléter les données de génotypage grâce à 13 loci microsatellites supplémentaires mis au point par la société Ecogenics dans le cadre du projet ANR Urticlim. Ces marqueurs devraient augmenter la puissance des tests, et permettre de confirmer ou d'infirmer l'existence d'un effet fondateur dans la population d'été. De plus, nous pourrions ainsi détecter si d'autres loci se comportent comme *MS-Thpit2*, ou si les résultats obtenus avec ce marqueur sont exceptionnels. D'autre part, nous allons tenter de redéfinir des amorces sur ce locus, afin de voir si les résultats obtenus sont comparables et s'il est possible de diminuer la fréquence des allèles nuls. Il est également prévu que les mâles capturés lors des campagnes de piégeages phéromonaux soient génotypés à l'aide des 19 loci microsatellites actuellement au point. En effet, si les périodes d'activité des mâles semblent non chevauchantes et suggèrent une absence de flux de gènes entre les deux populations, il reste possible que certains individus ayant eu un développement larvaire en été retrouvent une phénologie normale lors de la sortie de diapause, et émergent en août-septembre (ou inversement). On pourrait alors trouver des adultes dont les caractéristiques génétiques ne correspondent pas à leurs caractéristiques phénotypiques. Le résultat du génotypage des mâles capturés sur le terrain permettra ainsi d'estimer s'il existe des flux d'individus entre les deux populations.

En parallèle, toujours dans le cadre de la thèse d'H. Santos, des travaux sont menés au Portugal sur certaines caractéristiques écologiques de la population d'été, qui pourraient avoir divergé de celles de la population d'hiver en quelques générations (fécondité, capacité de développement des larves à différentes températures, capacité d'adaptation à différents hôtes). Des résultats issus d'élevages en conditions contrôlées montrent déjà que le taux de survie des jeunes larves soumises à des températures extrêmes (42°C) est meilleur pour la population

d'été que pour la population d'hiver de Leiria et que pour une population échantillonnée dans les Landes, en France. Ceci suggère que les caractéristiques physiologiques de la population d'été ont évolué et que la processionnaire du pin peut s'adapter à des conditions thermiques changeantes. Des travaux similaires sont en cours pour tester les capacités de survie au stade embryonnaire. H. Santos travaille également sur l'étude de l'héritabilité du trait "date d'émergence des adultes" par des croisements au laboratoire entre population d'été et population d'hiver. Les expériences ont été répétées deux années successives et les résultats sont en cours d'analyse.

PERSPECTIVES ET PROJETS

Dans les années à venir, je compte développer des projets autour de trois grands axes en utilisant la processionnaire du pin et les espèces associées comme modèles biologiques. L'axe principal sera centré sur l'étude des bases génétiques de la phénologie, à la fois par des approches gènes candidats et par des approches de scans génomiques; le deuxième axe sera l'étude du complexe d'espèce *T. pityocampa* / *T. wilkinsoni* (incluant le clade "ENA" décrit ci-dessus) et sa révision taxonomique éventuelle; le troisième axe portera sur l'analyse comparée de la structure phylogénétique et phylogéographique de la processionnaire et de certains de ses parasitoïdes associés. Ces projets seront développés dans le cadre de l'UMR CBGP (Centre de Biologie et de Gestion des Populations) à Montpellier, où j'ai obtenu une mobilité qui sera effective en septembre 2010. Les collaborateurs avec lesquels je compte travailler dans cette Unité sont identifiés dans la suite du texte.

1- Etude de la phénologie de la processionnaire du pin et des gènes potentiellement impliqués dans le déterminisme de ce trait.

J'ai déjà initié un projet de recherche sur les gènes potentiellement impliqués dans le contrôle du cycle biologique chez la processionnaire du pin via une approche "gènes candidats", qui consiste à tester l'implication de gènes choisis a priori dans la variation du caractère étudié. Ce travail a pu commencer grâce à un soutien du Département EFPA (projet innovant 2008) et à un appel d'offre interne au réseau d'excellence (NoE) Evoltree. Une étude bibliographique a permis de sélectionner plusieurs gènes pouvant avoir un lien avec la phénologie (voir par exemple Regier *et al.*, 1998; Dopman *et al.*, 2005; Scriber & Ording, 2005; Merlin *et al.*, 2006; Jing *et al.*, 2007; Kourti & Gkouvtis, 2007; Zhu *et al.*, 2008). Certains sont impliqués dans les horloges biologiques [*period*, *cryptochromes*, *timeless*, *clock*, *cycle*...], d'autres dans la régulation de la diapause et du développement [*DH-pBAN* (Diapause Hormone – phéromone biosynthesis activating neuropeptide), *diapause hormone*, *juvenile hormone*, *ecdyson*, *ultraspiracle*, *Protoracicotropic hormone*...]. Deux marqueurs supplémentaires sont liés au chromosome sexuel, au sein duquel des QTL impliqués dans la levée de diapause ont été mis en évidence chez d'autres Lépidoptères [*LdH* (lactate déshydrogénase) et *Tpi* (triose-phosphate isomérase)]. Dans l'UMR BIOGECO, ce travail implique Christian Burban (IR2) et une étudiante de Master 2, Isabelle Pivotto, qui travaillera sur le sujet jusqu'en juin 2010.

Dans un premier temps, nous avons bénéficié d'un séquençage partiel du transcriptome de la processionnaire du pin, réalisé par des collègues du Max Planck Institute de Jena dans le cadre du réseau Evoltree (IA1.2: development of genomic resources). Deux banques de cDNA ont été construites pour les populations d'été et d'hiver de Leiria, à partir d'échantillons de larves de dernier stade, de chrysalides et d'adultes. Ces banques ont d'abord été analysées avec des méthodes de séquençage bas-débit type Sanger, puis à l'aide d'un séquençage haut-débit dit "nouvelle génération" (un run de pyroséquençage 454 Titanium). Nous avons à notre disposition depuis février 2009 environ 10 000 séquences Sanger, et nous venons d'obtenir les données issues du pyroséquençage (soit environ 500 000 séquences de 300 paires de bases en moyenne pour chacune des populations de Leiria). Dans la banque de séquences Sanger, nous avons identifié trois des gènes candidats sélectionnés après analyse bibliographique. Pour deux d'entre eux (*Photolyase* et *Timeless*), des amorces ont été dessinées et permettent l'amplification et le séquençage d'une portion du gène (un exon de 700 pb environ pour la photolyase, et un fragment de 1000 pb contenant un intron de 800 pb environ pour timeless). Le principe maintenant sera de séquencer entre 5 et 15 individus par population, tout d'abord pour les individus des populations d'hiver et d'été de la forêt de Leiria, mais aussi sur un ensemble de populations sur la Péninsule Ibérique puis sur l'ensemble de l'aire afin de caractériser le polymorphisme de ces gènes et la distribution dans l'espace de leur diversité génétique. Cela nous permettra de tester l'implication de ces gènes dans le contrôle de la phénologie, et d'évaluer leur utilisation possible en phylogénie/phylogéographie (voir axe 2). Plusieurs gènes viennent d'être identifiés dans les résultats du pyroséquençage (timeless, cryptochromes, doubletime, ecdysone, period, Tpi, Ldh...). Leur amplification et séquençage en populations naturelles sont en cours de mise au point. Il conviendra à terme, en collaboration avec C. Burban resté à Biogeco, d'identifier un maximum de gènes présents dans les banques et d'annoter le transcriptome. Les ressources génomiques devraient permettre de disposer d'un catalogue de gènes important, et probablement d'identifier une partie des autres gènes candidats sélectionnés afin de continuer ce travail.

De plus, je suis la coordinatrice d'un projet de recherches soumis à l'ANR en janvier 2010, en collaboration avec Réjane Streiff, Renaud Vitalis et Mathieu Gautier qui travailleront ou travailleront dans un avenir proche au CBGP. Nous prévoyons des approches utilisant les méthodes de "genome-scan" et de recherche de signatures de sélection (Storz, 2005). Une collaboration étroite avec ces chercheurs me permettra de mettre en œuvre des approches génomiques et de bénéficier de leur expérience aussi bien pour les protocoles expérimentaux

que pour l'analyse et l'interprétation des données. En effet, Renaud Vitalis est spécialisé dans les analyses théoriques et les algorithmes permettant d'identifier les signatures de sélection et à terme de quantifier l'intensité de cette sélection; Mathieu Gautier a une solide expérience du développement d'approches de génomique des populations et d'analyse du génome – il a jusqu'à présent travaillé sur des organismes modèles (les Bovins) et souhaite maintenant se tourner vers des approches en populations naturelles sur des organismes non-modèles; enfin Réjane Streiff est une généticienne des populations et biologiste évolutive qui a commencé depuis quelques années à se tourner vers la génomique des populations chez un autre Lépidoptère phytophage, la pyrale du maïs. Les approches "genome scan" seront complémentaires de l'approche "gènes candidats" décrite plus haut et déjà initiée. En effet, elles permettent d'avoir accès à un grand nombre de marqueurs distribués sur l'ensemble du génome, sans connaissances a priori, et de rechercher ceux potentiellement sous sélection (par exemple, les marqueurs pour lesquels la différenciation entre deux groupes de populations est significativement supérieure à la différenciation moyenne mesurée pour l'ensemble des autres marqueurs). Dans le cadre du projet proposé, la recherche de marqueurs sous sélection sera centrée sur des traits liés au cycle de vie. En pratique, nous utiliserons les nouvelles technologies permettant du séquençage et du génotypage haut-débit. Dans un premier temps, cela nous servira à identifier un grand nombre (plusieurs milliers) de zones polymorphes dans des individus issus de populations à phénologies contrastée, zones situées aussi bien dans des régions codantes que non-codantes du génome. Cette connaissance nous servira ensuite à construire des puces pour génotyper plusieurs centaines d'individus échantillonnés dans des sites pour lesquels la phénologie sera finement caractérisée à la fois sur le terrain et en laboratoire. Ainsi, nous pourrons étudier le lien entre le phénotype et le génotype des individus et caractériser les régions du génome les plus probablement impliqués dans le contrôle de la phénologie. De plus, nous pourrons utiliser les croisements et élevages réalisés au Portugal par l'équipe de M. Branco pour tenter de cartographier les marqueurs mis en évidence. Pour mener à bien ce travail, nous bénéficierons également de l'expertise des chercheurs de l'UMR BIVI (Biologie Intégrative et Virologie des Insectes, INRA-Univ. Montpellier II), qui développent des recherches sur le génome du genre *Spodoptera* (Lepidoptera: Noctuidae) et ont des compétences indéniables dans ce domaine.

2 - La processionnaire du pin, un complexe d'espèces?

Au CBGP, Emmanuelle Jouselin développe des travaux sur les phylogénies d'insectes phytophages et sur la phylogénie comparée (comparaisons de topologies d'arbres obtenus à partir de différents marqueurs, et comparaisons de phylogénies d'espèces en interaction). Gaël Kergoat a axé ses projets de recherches sur l'étude des complexes d'espèces (à l'aide de marqueurs moléculaires et morphologiques) et sur le développement et l'application de méthodes de reconstruction phylogénétique innovantes. Le développement d'outils génomiques pour la processionnaire du pin (voir ci-dessus, première partie du projet) nous permettra de tester des marqueurs nucléaires qui pourraient se révéler pertinents pour reconstruire la phylogénie du groupe. J'ai à ma disposition un bon échantillonnage du complexe d'espèce sur l'ensemble de son aire, ainsi que des échantillons des sept espèces du genre *Thaumetopoea*. Grâce à des collaborations avec E. Jouselin et G. Kergoat, je pourrai envisager une étude approfondie de l'évolution du genre. En particulier, une bonne connaissance de la structuration génétique du complexe d'espèce sur l'ensemble de son aire, utilisant plusieurs marqueurs, permettra d'avoir un cadre phylogénétique fiable pour appréhender l'évolution des traits d'histoire de vie et comprendre les différences observées entre populations (phénologie, adaptation locale à l'hôte, résistance à la chaleur ou au froid, capacités de dispersion etc.). Ceci pourrait se révéler important pour améliorer les stratégies locales de gestion de cet insecte, et éventuellement revoir sa taxonomie.

3 – Approche de phylogénie/phylogéographie comparée

Un cortège de parasitoïdes et prédateurs est associé à la processionnaire du pin *sensu lato* sur l'ensemble de son aire, les différentes espèces se développant aux dépens des œufs, des différents stades larvaires, des nymphes ou des adultes. Certains de ces ennemis naturels sont des spécialistes, qui ne sont connus que du complexe *T. pityocampa* / *T. wilkinsoni* ; d'autres sont des généralistes, associés à un spectre d'hôtes plus ou moins large. Les parasitoïdes et prédateurs de la processionnaire du pin sont bien connus sur son aire de répartition "historique", mais les cortèges ont été peu étudiés dans les zones en expansion, où il est probable que les ennemis naturels, en particulier les spécialistes, soient moins abondants. D'autre part, ils ont été étudiés d'un point de vue taxonomique et écologique, mais leur diversité intra-spécifique est méconnue.

Un projet visant à décrire la structuration génétique de deux espèces de parasitoïdes des œufs de processionnaire a été initié par M.-A. Auger-Rozenberg à Orléans, en collaboration avec moi. Nous avons commencé un travail préliminaire sur une espèce spécialiste et deux généralistes, probablement présentes sur l'ensemble de l'aire de distribution du complexe *T. pityocampa* / *T. wilkinsoni*. L'objectif principal de ce travail est de déterminer si l'histoire évolutive de l'hôte est un facteur explicatif prépondérant de la structuration génétique des parasitoïdes spécialistes et généralistes. D'un point de vue finalisé, il est important d'avoir une image précise de la variabilité génétique de ces espèces à l'heure où leur utilisation en lutte biologique est envisagée dans les zones récemment colonisées par leur hôte. Pour cela, nous prévoyons de réaliser le séquençage systématique d'un gène mitochondrial sur une dizaine d'individus par population pour l'ensemble des populations échantillonnées sur le pourtour Méditerranéen. L'échantillonnage a été commencé, et sera poursuivi à l'avenir grâce à un réseau de collaborateurs travaillant sur les processionnaires du pin et leurs parasites. En ce qui concerne les populations de Turquie, ce travail sera réalisé dans le cadre de la thèse de K. Ipekdal, qui effectuera un séjour en France de 6 mois, co-encadré par C. Burban et moi-même, à partir du printemps 2010. Lorsque l'échantillonnage et la caractérisation génétique des individus échantillonnés auront été réalisés, nous pourrons comparer les patrons de diversité génétique des parasitoïdes spécialistes et généralistes à la structure génétique de l'insecte hôte.

Ce travail est désormais inclus dans le projet "PhyloSpace", coordonné par A. Franc (UMR Biogeco) et qui est financé depuis janvier 2010 dans le cadre de l'appel d'offre "6^{ème} extinction" de l'ANR. Ce projet multidisciplinaire regroupe des mathématiciens appliqués, qui développeront des aspects théoriques et de nouveaux algorithmes de reconstruction phylogénétique prenant en compte explicitement l'espace ; des chercheurs en sciences de l'environnement, qui travailleront sur les reconstructions de carte paléogéographiques et paléoclimatiques ; et des biologistes évolutifs travaillant sur divers modèles biologiques pour reconstruire les histoires phylogénétique et phylogéographiques des groupes étudiés (chênes, pucerons du genre *Cinara*, charançons du genre *Pissodes*, et chalcidiens parasitoïdes de la processionnaire). Le but du projet est d'intégrer des cophylogénies, changements d'aires et cartes paléoclimatiques pour inférer l'histoire d'associations sous changements climatiques. L'UMR Biogeco et l'UMR CBGP sont toutes deux partenaires dans ce projet, ainsi que l'URZF à Orléans, et deux Unités du CNRS. Dans le cadre de ma mobilité vers Montpellier, je serai au sein d'un groupe travaillant depuis longtemps sur les reconstructions phylogénétiques (en particulier Emmanuelle Jousset et Armelle Cœur d'Acier, qui développeront les travaux

sur les pucerons dans PhyloSpace et animeront certaines tâches, mais aussi Gaël Kergoat et Jean-Yves Rasplus). Des collaborations fortes seront maintenues avec Biogeco sur ce sujet, d'une part avec A. Franc, coordinateur et animateur de la tâche "innovations méthodologiques", et d'autre part avec Antoine Kremer qui sera impliqué avec un étudiant en thèse dans la phylogénie des chênes (*Quercus* spp.). En ce qui concerne plus particulièrement l'étude des parasitoïdes associés à la processionnaire, nous pourrions également bénéficier au CBGP de l'expertise des chercheurs travaillant en phylogéographie comparée sur d'autres modèles biologiques (par exemple, sur des modèles rongeurs-parasites). En parallèle, l'étude morphologique des espèces concernées pourra être menée en collaboration avec J.-Y. Rasplus, spécialiste des Chalcidiens.

REFERENCES CITEES

- Alexander RD, Bigelow RS (1960). Allochronic speciation in field crickets, and a new species, *Acheta veletis*. *Evolution* **14**: 334-346.
- Arthofer W, Schlick-Steiner B, Steiner F, Avtzis D, Crozier R, Stauffer C (2007). Lessons from a beetle and an ant: Coping with taxon-dependent differences in microsatellite development success. *Journal of Molecular Evolution* **65**: 304-307.
- Avise JC (2009). Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* **36**: 3-15.
- Avise JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, Reeb CA, Saunders NC (1987). Intraspecific phylogeography : the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 489-522.
- Battisti A, Stastny M, Netherer S, Robinet C, Schopf A, Roques A, Larsson S (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications* **15**: 2084-2096.
- Berlocher SH, Feder JL (2002). Sympatric speciation in phytophagous insects: moving beyond controversy? *Annual Review of Entomology* **47**: 773-815.
- Bhagwat SA, Willis KJ (2008). Species persistence in northerly glacial refugia of Europe: a matter of chance or biogeographical traits? *Journal of Biogeography* **35**: 464-482.
- Cheddadi R, Vendramin GG, Litt T, François L, Kageyama M, Lorentz S, Laurent J-M, de Beaulieu J-L, Sadori L, Jost A, Lunt D (2006). Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris*. *Global Ecology and Biogeography* **15**: 271-282.
- Cooley JR, Simon C, Marshall DC, Slon K, Ehrhardt C (2001). Allochronic speciation, secondary contact, and reproductive character displacement in periodical cicadas (Hemiptera: *Magicicada* spp): genetic, morphological and behavioural evidence. *Molecular Ecology* **10**: 661-671.
- Démolin G, Frérot B (1993). Sex pheromone of the processionary moth and biosystematic consideration within the genus *Thaumetopoea* (Thaumetopoeidae Thaumetopoeinae). *Bollettino di Zoologia Agraria e Bachicoltura* **25**: 33-40.
- Dopman EB, Pérez L, Bogdanowicz SM, Harrison RG (2005). Consequences of reproductive barriers for genealogical discordance in the European corn borer. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **102**: 14706-14711.
- Dres M, Mallet J (2002). Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **357**: 471-492.
- Duan Y, Kerdelhué C, Ye H, Lieutier F (2004). Genetic study of the forest pest *Tomicus piniperda* (Coleoptera, Scolytidae) in Yunnan Province (China) compared to Europe: New insights for the systematics and evolution of the genus *Tomicus*. *Heredity* **93**: 416-422.
- Dupanloup I, Schneider S, Excoffier L (2002). A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology* **11**: 2571-2581.
- Dynesius M, Jansson R (2000). Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* **97**: 9115-9120.
- Emelianov I, Drès M, Baltensweiler W, Mallet J (2001). Host-induced assortative mating in host races of the larch budmoth. *Evolution* **55**: 2002-2010.

- Faccoli M (2006). Morphological separation of *Tomicus piniperda* and *T. destruens* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): new and old characters. *European Journal of Entomology* **103**: 433-442.
- Feder JL, Filchak KE (1999). It's about time: the evidence for host-mediated selection in the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella*, and its implications for fitness trade-offs in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **91**: 211-225.
- Friesen VL, Smith AL, Gomez-Diaz E, Bolton M, Furness RW, Gonzalez-Solis J, Monteiro LR (2007). Sympatric speciation by allochrony in a seabird. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **104**: 18589-18594.
- Gallego D, Canovas F, Esteve MA, Galian J (2004). Descriptive biogeography of *Tomicus* (Coleoptera : Scolytidae) species in Spain. *Journal of Biogeography* **31**: 2011-2024.
- Gan J (2004). Risk and damage of southern pine beetle outbreaks under global climate change. *Forest Ecology and Management* **191**: 61-71.
- Gomez A, Lunt D (2006). Refugia within refugia: Patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. In: Weiss S, Ferrand N (Editeurs), *Phylogeography in Southern European refugia: Evolutionary perspectives on the origins and conservation of European biodiversity*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 155-188.
- Grégoire J-C, Evans HF (2004). Damage and control of Bawbilt organisms an overview. In: Lieutier F, Day K, Battisti A, Grégoire J-C, Evans HF (Editeurs), *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 19-37.
- Gugerli F, Sperisen C, Büchler U, Magni F, Geburek T, Jeandroz S, Senn J (2001). Haplotype variation in a mitochondrial tandem repeat of Norway spruce (*Picea abies*) populations suggests a serious founder effect during postglacial re-colonization of the western Alps. *Molecular Ecology* **10**: 1255-1263.
- Hewitt GM (1999). Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* **68**: 87-112.
- Hewitt GM (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**: 907-913.
- Hewitt GM (2001). Speciation, hybrid zones and phylogeography - or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology* **10**: 537-549.
- Hewitt GM (2004). Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**: 183-195.
- Hickerson MJ, Carstens BC, Cavender-Bares J, Crandall KA, Graham CH, Johnson JB, Rissler L, Victoriano PF, Yoder AD (2010). Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **54**: 291-301.
- Horn A (2006). Comparaison des distributions passée et présente de deux espèces proches de scolytes, *Tomicus piniperda* et *T. destruens* (Coleoptera : Scolytinae). Thèse, Université d'Orléans, Orléans, France.
- Horn A, Rossi JP, Lieutier F, Kerdelhué C (Soumis). Climate and host availability affect the respective distributions of two closely related bark-beetles in Europe and the Mediterranean Basin. Soumis à *Agricultural and Forest Entomology*.
- Horn A, Roux-Morabito G, Lieutier F, Kerdelhué C (2006). Phylogeographic structure and past history of the circum-Mediterranean species *Tomicus destruens* Woll. (Coleoptera: Scolytinae). *Molecular Ecology* **15**: 1603-1615.
- Horn A, Stauffer C, Lieutier F, Kerdelhué C (2009). Complex post-glacial history of the bark beetle *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera, Scolytinae). *Heredity* **103**: 238-247.
- Huchon H, Démolin G (1970). La bioécologie de la processionnaire du pin. Dispersion potentielle - Dispersion actuelle. *Revue Forestière Française* **22**: 220-234.

- Ibrahim KM, Nichols RA, Hewitt GM (1996). Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion. *Heredity* **77**: 282-291.
- Jing T-Z, Wang Z-Y, Qi F-H, Liu K-Y (2007). Molecular characterization of diapause hormone and pheromone biosynthesis activating neuropeptide from the black-back prominent moth, *Clostera anastomosis* (L.) (Lepidoptera, Notodontidae). *Insect Biochemistry and Molecular Biology* **37**: 1262-1271.
- Kelley ST, Farrell BD (1998). Is specialization a dead end? The phylogeny of host use in *Dendroctonus* bark beetles (Scolytidae). *Evolution* **52**: 1731-1743.
- Kelley ST, Mitton JB, Paine TD (1999). Strong differentiation in mitochondrial DNA of *Dendroctonus brevicomis* (Coleoptera: Scolytidae) on different subspecies of Ponderosa pine. *Annals of the Entomological Society of America* **92**: 194-197.
- Kerdelhué C, Magnoux E, Lieutier F, Roques A, Rousselet J (2006). Comparative population genetic study of two oligophagous insects associated with the same hosts. *Heredity* **97**: 38-45.
- Kerdelhué C, Mondor-Genson G, Rasplus J-Y, Robert A, Lieutier F (2003). Characterization of 5 microsatellite loci in the pine shoot beetle *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae). *Molecular Ecology Notes* **3**: 100-101.
- Kerdelhué C, Roux-Morabito G, Forichon J, Chambon J-M, Robert A, Lieutier F (2002). Population genetic structure of *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera: Scolytidae) and validation of *T. destruens* (Woll.). *Molecular Ecology* **11**: 483-494.
- Kerdelhué C, Zane L, Simonato M, Salvato P, Rousselet J, Roques A, Battisti A (2009). Quaternary history and contemporary patterns in a currently expanding species. *BMC Evolutionary Biology* **9**: 220.
- Kirkendall LR, Faccoli M, Ye H (2008). Description of the Yunnan shoot borer, *Tomicus yunnanensis* Kirkendall & Faccoli sp. n. (Curculionidae, Scolytinae), an unusually aggressive pine shoot beetle from southern China, with a key to the species of *Tomicus*. *Zootaxa* **1819**: 25-39.
- Kourti A, Gkouvitass T (2007). Insect photoperiodism and circadian clocks: expression patterns of genes period, timeless, cycle and cryptochrome in *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera : Noctuidae). *Journal of Insect Science, Univ. Arizona*: 7.
- Langström B, Lisha L, Hongpin L, Peng C, Haoran L, Hellqvist C, Lieutier F (2002). Shoot feeding ecology of *Tomicus piniperda* and *T. minor* (Col. Scolytidae) in Southern China. *Journal of Applied Entomology* **126**: 333-342.
- Lieutier F (2002). Mechanisms of resistance in conifers and bark beetle attack strategies. In: Wagner MR, Clancy KM, Lieutier F, Paine TD (Editeurs), *Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 31-77.
- Lieutier F, Yart A, Ye H (2003). Shoot damage by *Tomicus* sp. (Coleoptera: Scolytidae) and effect of *Pinus yunnanensis* resistance to subsequent reproductive attacks in the stem. *Agricultural and Forest Entomology* **5**: 227-233.
- Médail F, Diadema K (2009). Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography* **In press**.
- Merlin C, François M-C, Queguiner I, Maibèche-Coisné M, Jacquin-Joly E (2006). Evidence for a putative antennal clock in *Mamestra brassicae*: Molecular cloning and characterization of two clock genes - *period* and *cryptochrome* - in antennae. *Insect Molecular Biology* **15**: 137-145.
- Miyatake T, Matsumoto A, Matsuyama T, Ueda HR, Toyosato T, Tanimura T (2002). The *period* gene and allochronic reproductive isolation in *Bactrocera cucurbitae*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **269**: 2467-2472.

- Naydenov K, Senneville S, Beaulieu J, Tremblay F, Bousquet J (2007). Glacial vicariance in Eurasia: mitochondrial DNA evidence from Scots pine for a complex heritage involving genetically distinct refugia at mid-northern latitudes and in Asia Minor. *BMC Evolutionary Biology* **7**: 233.
- Nichols RA, Hewitt GM (1994). The genetic consequences of long-distance dispersal during colonization. *Heredity* **72**: 312-317.
- Peccoud J, Ollivier A, Plantegenest M, Simon J-C (2009). A continuum of genetic divergence from sympatric host races to species in the pea aphid complex. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **106**: 7495-7500.
- Petit RJ, Aguinagalde I, de Beaulieu JL, Bittkau C, Brewer S, Cheddadi R, Ennos R, Fineschi S, Grivet D, Lascoux M, Mohanty A, Muller-Starck GM, Demesure-Musch B, Palme A, Martin JP, Rendell S, Vendramin GG (2003). Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* **300**: 1563-1565.
- Pinho C, Harris DJ, Ferrand N (2007). Contrasting patterns of population subdivision and historical demography in three western Mediterranean lizard species inferred from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology* **16**: 1191-1205.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**: 945-959.
- Regier JC, Fang QQ, Mitter C, Peigler RS, Friedlander TP, Solis MA (1998). Evolution and phylogenetic utility of the *period* gene in Lepidoptera. *Molecular Biology & Evolution* **15**: 1172-1183.
- Ritchie MG (2001). Chronic speciation in periodical cicadas. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 59-61.
- Rossi J-P, Samalens J-C, Guyon D, van Halder I, Jactel H, Menassieu P, Piou D (2009). Multiscale spatial variation of the bark beetle *Ips sexdentatus* damage in a pine plantation forest (Landes de Gascogne, Southwestern France). *Forest Ecology and Management* **257**: 1551-1557.
- Rousselet J, Magnoux E, Kerdelhué C (2004). Characterization of five microsatellite loci in the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera Notodontidae Thaumetopoeinae). *Molecular Ecology Notes* **4**: 213-214.
- Rousselet J, Zhao R, Argal D, Simonato M, Battisti A, Roques A, Kerdelhué C (2010). The role of topography in structuring the demographic history of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera: Notodontidae). *Journal of Biogeography* **Sous presse**.
- Rubinoff D, Holland BS (2005). Between two extremes: mitochondrial DNA is neither the panacea nor the nemesis of phylogenetic and taxonomic inference. *Systematic Biology* **54**: 952-961.
- Rundle HD, Nosil P (2005). Ecological speciation. *Ecology Letters* **8**: 336-352.
- Sallé A, Arthofer W, Lieutier F, Stauffer C, Kerdelhué C (2007). Phylogeography of a host-specific insect: the genetic structure of *Ips typographus* in Europe does not reflect the past fragmentation of its host. *Biological Journal of the Linnean Society* **90**: 239-246.
- Sallé A, Kerdelhué C, Breton M, Lieutier F (2003). Characterization of microsatellite loci in the spruce bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera : Scolytinae). *Molecular Ecology Notes* **3**: 336-337.
- Salvato P, Battisti A, Concato S, Masutti L, Patarnello T, Zane L (2002). Genetic differentiation in the winter pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa-wilkinsoni* complex), inferred by AFLP and mitochondrial DNA markers. *Molecular Ecology* **11**: 2435-2444.
- Santos H, Rousselet J, Magnoux E, Paiva MR, Branco M, Kerdelhué C (2007). Genetic isolation through time: allochronic differentiation of a phenologically atypical

- population of the pine processionary moth. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **274**: 935-941.
- Sauvard D (2004). General biology of bark beetles. In: Lieutier F, Day K, Battisti A, Grégoire J-C, Evans HF (Editeurs), *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 63-88.
- Schluter D (2001). Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 372-380.
- Schmitt T (2007). Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology* **4**: 11.
- Scriber JM, Ording GJ (2005). Ecological speciation without host plant specialisation; possible origins of a recently described *Papilio* species. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **115**: 247-263.
- Seehausen O (2004). Hybridization and adaptive radiation. *Trends in Ecology & Evolution* **19**: 198-207.
- Simon C, Buckley TR, Frati F, Stewart JB, Beckenbach AT (2006). Incorporating molecular evolution into phylogenetic analysis, and a new compilation of conserved polymerase chain reaction primers for animal mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**: 545-579.
- Simon C, Frati F, Beckenbach A, Crespi B, Liu H, Flook P (1994). Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America* **87**: 651-701.
- Simon C, Tang J, Dalwadi S, Staley G, Deniega J, Unnasch TR (2000). Genetic evidence for assortative mating between 13-year cicadas and sympatric '17-year cicadas with 13-year life cycles' provides support for allochronic speciation. *Evolution* **54**: 1326-1336.
- Simonato M, Mendel Z, Kerdelhué C, Rousset J, Magnoux E, Salvato P, Roques A, Battisti A, Zane L (2007). Phylogeography of the pine processionary moth *Thaumetopoea wilkinsoni* in the Near East. *Molecular Ecology* **16**: 2273-2283.
- Sperisen C, Büchler U, Gugerli F, Mátyás G, Geburek T, Vendramin GG (2001). Tandem repeats in plant mitochondrial genomes: application to the analysis of population differentiation in the conifer Norway spruce. *Molecular Ecology* **10**: 257-263.
- Stauffer C, Lakatos F, Hewitt GM (1999). Phylogeography and postglacial colonization routes of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Molecular Ecology* **8**: 763-774.
- Storz JF (2005). Using genome scans of DNA polymorphism to infer adaptive population divergence. *Molecular Ecology* **14**: 671-688.
- Tams WHT (1924). A new processionary moth (Notodontidae) injurious to pine trees in Cyprus. *Bulletin of Entomological Research* **15**: 293-294.
- Turelli M, Barton NH, Coyne JA (2001). Theory and speciation. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 330-343.
- Vasconcelos T, Horn A, Lieutier F, Branco M, Kerdelhué C (2006). Distribution and population genetic structure of the Mediterranean pine shoot beetle *Tomicus destruens* Woll. in the Iberian Peninsula and Southern France. *Agricultural and Forest Entomology* **8**: 103-111.
- Vendramin GG, Anzidei M, Madaghiele A, Sperisen C, Bucci G (2000). Chloroplast microsatellite analysis reveals the presence of population subdivision in Norway spruce (*Picea abies* K.). *Genome* **43**: 68-78.
- Via S (2001). Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 381-390.

- Xie X, Michel AP, Schwarz D, Rull J, Velez S, Forbes AA, Aluja M, Feder JL (2008). Radiation and divergence in the *Rhagoletis Pomonella* species complex: inferences from DNA sequence data. *Journal of Evolutionary Biology* **21**: 900-913.
- Yamamoto S, Sota T (2009). Incipient allochronic speciation by climatic disruption of the reproductive period. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**: 2711-2719.
- Ye H (1994). Influence of temperature on the experimental population of the pine shoot beetle, *Tomicus piniperda* (L.) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* **117**: 190-194.
- Ye H, Haack RA, Lu J (2002). *Tomicus piniperda* (Scolytidae): a serious pest of Yunnan pine in Southwestern China. *Newsletter of the Michigan Entomological Society* **47**: 18-19.
- Ye H, Lieutier F (1997). Shoot aggregation by *Tomicus piniperda* L. (Col: Scolytidae) in Yunnan, Southwestern China. *Annales des Sciences Forestières* **54**: 635-641.
- Zhu H, Sauman I, Yuan Q, Casselman A, Emery-Le M, Emery P, Reppert SM (2008). Cryptochromes define a novel circadian clock mechanism in monarch butterflies that may underlie sun compass navigation. *PLoS Biology* **6**: e4.

CURRICULUM VITAE

KERDELHUE Carole, Anne, Élisabeth

Date et lieu de naissance : 15 juin 1972 à Fréjus (Var)
Nationalité : Française
Situation de famille : Vie maritale, trois enfants
Situation professionnelle : Chargée de Recherche 1^{ère} classe, INRA Bordeaux, site de Pierroton, UMR1202 BIOGECO, F-33612 Cestas cedex
e-mail : Carole.Kerdelhue@pierroton.inra.fr

DIPLOMES ET TRAJECTOIRE PROFESSIONNELLE:

1989 : Baccalauréat série C, mention très bien, Lycée St-Exupéry (St-Raphaël, Var).

1989-1991 : Classes préparatoires Mathématiques Supérieures et Mathématiques Spéciales C, Lycée St-Louis (Paris).

1991-1994 : Elève de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon (INA-PG).

1994 : DEA "Ecologie Générale et Productions Végétales", filière "Ecologie des Populations et des Peuplements" (Universités Paris VI, Paris XI et INA-PG.). Mention Bien. "Etude de la dynamique de pollinisation et de l'entomofaune de deux figuiers du sous-genre *Sycomorus* en milieu tropical".

1994-1997 : Allocataire MESR, Thèse de doctorat de l'INA-PG : "Les communautés de Chalcidiens sycophiles associées aux figuiers du sous-genre *Sycomorus* : Ecologie et évolution". Mention très honorable avec les félicitations du jury.

Sept. 1998-mars 1999 : Stage post-doctoral à l'université de Rochester (état de New York, USA), sous la direction de W. Stephan. "Etude du polymorphisme génétique chez plusieurs espèces du genre *Lycopersicon*, en relation avec les taux de recombinaison et le mode de reproduction".

Avril 1999-Mai 2004: Chargée de recherche (2^{ème} puis 1^{ère} classe), INRA centre d'Orléans, Unité de Zoologie forestière. Thème principal : étude de la structuration génétique des populations de scolytes, et rôle de la plante hôte dans l'isolement des populations.

Depuis juin 2004: Chargée de recherche 1^{ère} classe, INRA centre de Bordeaux, UMR BIOGECO. Thème principal: structuration génétique des insectes forestiers à différentes échelles spatiales.

PARTICIPATION A DES INSTANCES SCIENTIFIQUES

Depuis 2000 : Comité de rédaction des "Annales de la Société entomologique de France".

2001 - 2004 : Membre de la Commission de Spécialistes de l'Université d'Orléans.

2006 : Rapporteur pour le concours de recrutement de Maîtres de Conférences du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

2007-2011 : Membre élue du conseil scientifique du département EFPA (INRA).

2007-2010: Membre de la Commission Scientifique Spécialisée "Biologie des Populations et des Ecosystèmes" (évaluation des chercheurs INRA).

2008 : Jury de concours CR2 et CR1 INRA.

2008 : Rapporteur pour le concours de recrutement de Maîtres de Conférences du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

2009 : Jury de concours CR2 et CR1 INRA.

REVISION D'ARTICLES SCIENTIFIQUES ET EXPERTISE :

Rapporteur pour différentes revues internationales: Oikos; Australian Systematic Botany; Biologist; Belgian Journal of Zoology; Zoological Journal of the Linnean Society; Annals of Forest Science; Environmental Entomology; Génétique, Sélection, Evolution; Conservation Genetics; Molecular Phylogenetics and Evolution; Ecography; Oecologia; Biological Journal of the Linnean Society; European Journal of Entomology; Insect Conservation and Diversity; Bulletin of Insectology, Zootaxa...

Rapporteur régulier pour Molecular Ecology; Heredity; Annales de la Société entomologique de France.

2006 : Expertise d'un projet de recherche pour l'Austrian Science Fund.

ANIMATIONS SCIENTIFIQUES ET FONCTIONNEMENT DU COLLECTIF:

2006 : Organisation d'un atelier "Phylogéographie comparée : concepts et méthodes" destiné à des chercheurs, enseignants-chercheurs, post-docs et doctorants de divers horizons. 19-21 juin 2006, Observatoire Océanographique de Banyuls. 24 participants et 7 intervenants. Co-financement GDR CommEvol (Interactions biotiques dans les communautés : Théorie, modèles et données) et le réseau Génétique du département INRA EFPA.

2005-2006: Co-responsable (33%) du développement de la démarche AQR (Assurance Qualité Recherche) au sein de l'UMR BIOGECO.

2005-2009: Co-responsable du fonctionnement et de la maintenance d'une partie du matériel des laboratoires de biologie moléculaire de l'UMR BIOGECO.

2007-2008: Animatrice des réunions scientifiques informelles bimensuelles dans l'équipe Entomologie de l'UMR BIOGECO.

CONTRATS DE RECHERCHE:

Coordination :

2004-2005: Projet d'Action Intégrée (PAI) Amadeus (coll. Univ. Vienne).

2004-2005: PAI Pessoa (coll. Univ. Lisbonne)

2008: Projet innovant du département EFPA (Recherche de marqueurs liés à la phénologie chez la Processionnaire du Pin).

2009-2010: Partenariat Hubert Curien Pessoa en collaboration avec l'Univ. Lisbonne (Processus génétiques et écologiques impliqués dans la différenciation allochronique chez un lépidoptère forestier).

2009-2010: Internal calls for proposal, Evoltree Network of Excellence. Coordination de deux projets (Jera2: genetic diversity in insect natural populations at candidate loci related to phenology and host-use et Jera 3: identification and characterization of candidate loci potentially related to phenology in two insect species).

Soumis: ANR Jeunes Chercheuses, Jeunes Chercheurs (JCJC) 2010, Projet GenoPheno ("GENOmique de la PHENOlogie chez la processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa*").

Participation à des projets de recherche coordonnés par un tiers

2002-2005: Projet Européen PROMOTH (Coord. A Battisiti, Univ. Padoue, Italie), Global change and pine processionary moth: a new challenge for integrated pest management. Participation au WP2 ("Population genetics of expanding populations of the pine processionary moth").

2005-2008: Projet Région Corse (Coord. H. Jactel, UMR BIOGECO), Surveillance de l'invasion de la Corse par la cochenille du pin maritime. Responsable de l'étude génétique des populations invasives de *Matsucoccus feytaudi*.

2006-2010: Réseau d'Excellence (NoE) Européen Evoltree (Coord. A. Kremer, UMR BIOGECO), Evolution of trees as drivers of terrestrial biodiversity. Participation au JERA3 ("Community structure and dynamics") et à l'IA1.2 ("Creation of a virtual laboratory in ecological genetics and genomics").

2008-2011: Projet ANR Urticlim (Coord. A. Roques, INRA Orléans), Anticipation des effets du changement climatique sur l'impact écologique, sanitaire et social d'insectes forestiers urticants. Co-responsable du WP2.2 ("Impact sur la biodiversité dans les zones néo-colonisées, cas des communautés de parasitoïdes").

2007-2010: Projet FCT-Portugal (Fundacao para a Ciencia e a Tecnologia, Coord. M. Branco, Univ. Lisbonne), Analysis of the ongoing evolutionary process of an insect species causing public health concern. Responsable "task2" ("Assessment of the genetic mechanisms associated with the phenological shift", co-encadrement thèse H. Santos).

2010-2013: Projet ANR PhyloSpace (Coord. A. Franc, UMR BIOGECO), Integrating cophylogenies, area shifts and paleomaps for inferring history of associations under climate change. Co-responsable de la tâche 3d (phylogéographie comparée de parasitoïdes de la processionnaire du pin) et animatrice de la tâche 5 (dissémination).

ENSEIGNEMENTS DISPENSES :

INA-PG, Unité de valeur "Entomologie" (2^e année, resp. F. Marion-Poll). L'entomofaune associée au genre *Ficus*. 1994, 1995 et 1996 (3h).

Université de Versailles-St Quentin en Yvelines, Maîtrise de biologie cellulaire et physiologie (module parasitisme), resp. F. Puel. Les relations plantes - insectes (pollinisateurs, phytophages et parasitoïdes) : aspects écologiques et évolutifs, notion de coévolution. 1996 et 1997 (6h).

Université de Tours, DEA "Biologie des Populations et Eco-Ethologie", resp. J. Huignard. Le système figuier, écologie et évolution. 1995, 1996 et 1999 (3h).

Université Paris VI, DEA "Ecologie générale", filière "écologie des populations et des peuplements", resp. M. Hochberg. Les relations mutualistes. 1995, 1996 et 1997 (3h).

Muséum National d'Histoire Naturelle, DEA "Biosystématique", resp. J.-J. Meunier. La coévolution. 1997 (3h).

Université de Dijon, Maîtrise de Biologie des Populations (option biologie évolutive), resp. F. Césilly et M.-J. Perrot-Minot. Principes de reconstruction phylogénétique. 2000 (2h).

Université d'Orléans, Master I Biogéographie et écologie évolutive, resp. G. Roux-Morabito. Ecologie et évolution du système *Ficus*-pollinisateurs. 2005 (2h).

ENCADREMENT DE DOCTORANTS ET D'ETUDIANTS, COMITES DE THESE

ENCADREMENT DE DOCTORANTS.

J'ai participé à l'encadrement de la thèse de doctorat de 5 étudiants, dont 2 en tant que co-encadrante:

2007-2011: Thèse d'Helena Santos, Université de Lisbonne (Portugal).

Co-encadrement (40%). Encadrante principale M. Branco (Univ. Lisbonne).

Sujet: Caractérisation écologique et génétique d'une population de Processionnaire du Pin à phénologie atypique (*Thaumetopoea pityocampa*, Lepidoptera, Notodontidae).

Publications: Une publication sur son Master en 2007, dont je suis dernier auteur [21]; deux publications en préparation (une dont je suis dernier auteur).

2003-2006: Thèse d'Agnès Horn, Université d'Orléans.

Co-encadrement (50%). Encadrant principal F. Lieutier, PR1 (Univ. Orléans).

Sujet: Comparaison des distributions passée et présente de deux espèces proches de scolytes, *Tomicus piniperda* et *T. destruens* (Coleoptera : Scolytinae).

Devenir de l'étudiante: Post-doc à l'Université de Lausanne.

Publications: Trois publications en 2006 et 2009, dont je suis dernier auteur [17, 18, 23]; une publication soumise à Agricultural and Forest Entomology, dont je suis dernier auteur [27].

2001-2004: Thèse d'Aurélien Sallé, Université d'Orléans.

Encadrement du chapitre "structuration génétique" (20%). Encadrant principal F. Lieutier, PR1 (Univ. Orléans).

Sujet: Etude de la variation des caractéristiques génétiques, morphométriques et de la flore fongique associée entre populations latentes et épidémiques d'*Ips typographus*.

Devenir de l'étudiant: Maître de Conférences à l'Université d'Orléans.

Publications: Une publication en 2007 dont je suis dernier auteur [20].

2001-2005: Thèse de Teresa Vasconcelos, cotutelle Université d'Orléans et Université de Lisbonne (Portugal).

Encadrement du chapitre "diversité génétique" (20%). Encadrants principaux F. Lieutier, PR1 (Univ. Orléans) et M. Branco (Univ. Lisbonne).

Sujet: Structuration des populations portugaises de *Tomicus* (Coleoptera : Scolytinae), aspects moléculaires et comportementaux, en liaison avec les espèces de pins hôtes.

Devenir de l'étudiante: Assistant Professor, Escola Superior Agrária, Politechnical Institute of Coimbra, Portugal.

Publications: Une publication en 2006 dont je suis dernier auteur [18].

2000-2004: Thèse de Yanqing Duan, cotutelle Université d'Orléans et Université du Yunnan (Chine).

Encadrement du chapitre "systématique moléculaire et diversité génétique" (20%). Encadrants principaux F. Lieutier, PR1 (Univ. Orléans) et Ye Hui (Univ. Yunnan).

Sujet: Ecologie des relations arbre-insecte et diversité génétique du scolyte *Tomicus piniperda*: études comparées en France et au Yunnan.

Devenir de l'étudiant: Recherche et développement, industrie du tabac, Yunnan, Chine.

Publications: Une publication en 2004 dont je suis co-premier auteur [13].

ENCADREMENT D'ETUDIANTS, NIVEAUX LICENCE A MASTER :

2000: Stage de Maîtrise de J. Sainsard, Univ. Orléans. *Structure génétique des populations de Tomicus piniperda (Coléoptères, Scolytidés) et étude morphologique pour différentes localisations et différents arbres-hôtes.*

2001: Stage de Maîtrise de J.-M. Chambon, Univ. Tours. *Caractérisation génétique de populations françaises de Tomicus (Coleoptera; Scolytidae).* Publication [8].

2000-2001: Stage de DIRS de A. Robert, Univ. Tours. *Evolution et adaptations des populations du Scolyte Tomicus piniperda sur les espèces-hôtes de pins en France.* Publications [8] et [9].

2002: Stage de Maîtrise Sciences et Techniques de C. Chaline, Univ. Orléans. *Rôle de l'hôte dans la séparation de deux espèces de scolytes et dans la structuration des populations naturelles de Tomicus piniperda.*

2004-2005: Stage de Master Thesis de H. Santos, Univ. Lisbonne. *Genetic characterization of a Portuguese population of pine processionary moth (Thaumetopoea pityocampa Den. & Schiff.) (Lepidoptera, Thaumetopoeidae) with distinct biological cycle.* Publication [21].

2005: Stage de L3 de M. Fouché, Univ. Poitiers. *Mise au point de marqueurs microsatellites polymorphes chez la cochenille du pin maritime Matsucoccus feytaudi.*

2008: Stage de M1 de J. Descat, Univ. Bordeaux. *Caractérisation génétique de populations naturelles et invasives de la cochenille du pin maritime Matsucoccus feytaudi Duc.*

2009-2010: Stage de M2 d'Isabelle Pivotto, Univ. Perpignan. *Caractérisation de gènes candidats potentiellement impliqués dans la phénologie chez la processionnaire du pin.*

COMITES DE THESE:

2002: Comité de thèse Solen Boivin, INRA Orléans (encadrement A. Roques)

2002: Comité de thèse d'Aurélien Sallé, INRA-Univ. Orléans (encadrement F. Lieutier)

2008: Comité de thèse de Pierre-Jean Malé, Univ. Paul Sabatier, Toulouse (encadrement A. Quilichini & Jérôme Orivel): Ecologie moléculaire d'une association plante-fourmis.

LISTE DES PUBLICATIONS

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES DANS DES REVUES A COMITE DE LECTURE :

- [1] **Kerdelhué C.** et J.-Y. Rasplus, 1996. Non-pollinating afro-tropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos* **75(1)**: 3-14.
- [2] **Kerdelhué C.** et J.-Y. Rasplus, 1996. The evolution of dioecy among *Ficus* (Moraceae): an alternate hypothesis involving fig wasp pressure on the fig-pollinator mutualism. *Oikos* **77(1)**: 163-166.
- [3] **Kerdelhué C.**, M. Hochberg et J.-Y. Rasplus, 1997. Active pollination of *Ficus sur* by two sympatric fig wasp species in West Africa. *Biotropica* **29(1)**: 69-75.
- [4] Rasplus J.-Y., **C. Kerdelhué**, I. Le Clainche et G. Mondor, 1998. Molecular phylogeny of fig wasps: Agaonidae (Hym. Chalcidoidea) are not monophyletic. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* **321(6)**: 517-527.
- [5] **Kerdelhué C.**, I. Le Clainche et J.-Y. Rasplus, 1999. Molecular phylogeny of the *Ceratosolen* species pollinating *Ficus* of the subgenus *Sycomorus sensu stricto* : biogeography and origins of the species-specificity breakdown cases. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **11(3)**: 401-414.
- [6] **Kerdelhué C.**, J.-P. Rossi et J.-Y. Rasplus, 2000. Comparative community ecology studies on old World figs and fig wasps. *Ecology* **81(10)**: 2832-2849.
- [7] Baudry E., **C. Kerdelhué**, H. Innan et W. Stephan, 2001. Species and recombination effects on DNA variability in the tomato genus. *Genetics* **158(4)**: 1725-1735.
- [8] **Kerdelhué C.**, G. Roux-Morabito, J. Forichon, J.-M. Chambon, A. Robert et F. Lieutier, 2002. Population genetic structure of *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera: Scolytidae) and a validation of *T. destruens* (Woll.). *Molecular Ecology*, **11(3)**: 483-494.
- [9] **Kerdelhué C.**, G. Mondor-Genson, J.-Y. Rasplus, A. Robert et F. Lieutier, 2003. Characterization of 5 microsatellite loci in the pine shoot beetle *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae). *Molecular Ecology Notes*, **3(1)**: 100-101.
- [10] Boivin S., **C. Kerdelhué**, M.-A. Rozenberg, M.-L. Cariou et A. Roques, 2003. Characterization of microsatellite loci in a seed chalcid, *Megastigmus spermotrophus*. *Molecular Ecology Notes*, **3(3)**: 363-365.
- [11] Sallé A., **C. Kerdelhué**, M. Breton et F. Lieutier, 2003. Characterization of microsatellite loci in the spruce bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytinae). *Molecular Ecology Notes*, **3(3)**: 336-337.
- [12] Rousselet J., E. Magnoux et **C. Kerdelhué**, 2004. Characterization of five microsatellite loci in the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera Notodontidae Thaumetopoeinae). *Molecular Ecology Notes*, **4(2)**: 213-214.
- [13] Duan Y.*, **C. Kerdelhué***, H. Ye et F. Lieutier, 2004. Genetic study of the forest pest *Tomicus piniperda* (Coleoptera, Scolytidae) in Yunnan Province (China) compared to Europe: New insights for the systematics and evolution of the genus *Tomicus*. *Heredity*, **93(5)**: 416-422. (*contribution égale des auteurs).

- [14] Shi W., **C. Kerdelhué** et H. Ye, 2005. Population genetic studies of the Oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) in Yunnan (Southwestern China) based on mitochondrial DNA sequences. *Environmental Entomology*, **34(4)**: 977-983.
- [15] Auger-Rozenberg M.-A., **C. Kerdelhué**, E. Magnoux, J. Turgeon, J.-Y. Rasplus et A. Roques, 2006. Molecular phylogeny of conifer seed chalcids in the genus *Megastigmus* (Hymenoptera: Torymidae) and evolution of host-plant use. *Systematic Entomology*, **31(1)**: 47-64.
- [16] **Kerdelhué C.**, E. Magnoux, F. Lieutier, A. Roques et J. Rousselet, 2006. Comparative population genetic study of two oligophagous insects associated with the same hosts. *Heredity*, **97(1)**: 38-45.
- [17] Horn A., G. Roux-Morabito, F. Lieutier et **C. Kerdelhué**, 2006. Phylogeographic structure and past history of the circum-Mediterranean species *Tomicus destruens* Woll. (Coleoptera: Scolytinae). *Molecular Ecology*, **15(6)**: 1603-1615.
- [18] Vasconcelos T., A. Horn, F. Lieutier, M. Branco et **C. Kerdelhué**, 2006. Distribution and population genetic structure of the Mediterranean pine shoot beetle *Tomicus destruens* in the Iberian Peninsula and Southern France. *Agricultural and Forest Entomology*, **8(2)**: 103-111.
- [19] **Kerdelhué C.** et S. Decroocq, 2006. Characterization of 8 new microsatellite loci in the invading maritime pine bast scale *Matsucoccus feytaudi* (Hemiptera: Coccoidea: Margarodidae). *Molecular Ecology Notes*, **6(4)**: 1168-1170.
- [20] Sallé A., W. Arthofer, F. Lieutier, C. Stauffer et **C. Kerdelhué**, 2007. Phylogeography of a host-specific insect: the genetic structure of *Ips typographus* in Europe does not reflect the past fragmentation of its host. *Biological Journal of the Linnean Society*, **90(2)**: 239-246.
- [21] Santos H., J. Rousselet, E. Magnoux, M. Branco, M.R. Paiva et **C. Kerdelhué**, 2007. Genetic isolation through time: allochronic differentiation of a phenologically atypical population of the pine processionary moth. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **274(1612)**: 935-941.
- [22] Simonato M., Z. Mendel, **C. Kerdelhué**, J. Rousselet, E. Magnoux, A. Roques, A. Battisti et L. Zane, 2007. Phylogeography of the pine processionary moth *Thaumetopoea wilkinsoni* in the Near East provides indications on expanding routes. *Molecular Ecology*, **16(11)**: 2273-2283.
- [23] Horn A., C. Stauffer, F. Lieutier et **C. Kerdelhué**, 2009. Complex postglacial history of the temperate bark beetle *Tomicus piniperda* (Coleoptera, Scolytinae). *Heredity*, **103(3)**: 238-247.
- [24] **Kerdelhué C.***, L. Zane*, M. Simonato, P. Salvato, J. Rousselet, A. Roques et A. Battisti, 2009. Quaternary history and contemporary patterns in a currently expanding species. *BMC Evolutionary Biology*, **9**: 220. (*contribution égale des auteurs).
- [25] Shi W., **C. Kerdelhué** et H. Ye, 2010. Population genetic structure of the Oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae) from Yunnan Province (China) and nearby sites across the border. *Genetica*, **138(3)**: 377-385.
- [26] Rousselet J., R. Zhao, D. Argal, M. Simonato, A. Battisti, A. Roques et **C. Kerdelhué**, 2010. The role of topography in structuring the demographic history of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera: Notodontidae). *Journal of Biogeography*, sous presse.

PUBLICATIONS SOUMISES :

- [27] Horn A., J.-P. Rossi, F. Lieutier et **C. Kerdelhué**. Climate and host availability affect the respective distributions of two closely related bark-beetles in Europe and the Mediterranean Basin. Soumis à *Agricultural and Forest Entomology*.
- [28] Cruaud A., R. Jabbour-Zahab, G. Genson, A. Couloux, F. Kjellberg, R. Ubaidillah, P. Yan-Qiong, Y. Da Rong, S. van Noort, **C. Kerdelhué** et J.-Y. Rasplus. Out-of-Australia and around the world: historical biogeography of non-pollinating figwasps (Hymenoptera: Sycophaginae). Soumis à *Global Ecology and Biogeography*.

CHAPITRES D'OUVRAGE :

Dalecky A., **C. Kerdelhué**, S. Johnson, V.R. Razafindratsita, C. Grassi, A.C. Razafiarimalala, D. Overdorff et J.-Y. Rasplus, 2003. Moraceae, *Ficus* and associated fauna. In: Goodman S.M. et J.P. Benstead (Éditeurs), *Madagascar Natural History*. Chicago University Press, Chicago. pp 322-334.

ACTES DE CONGRÈS :

Vasconcelos T., M. Branco, N. Nazaré, **C. Kerdelhué** et F. Lieutier, 2005. Existencia de duas especies de hilésina em Portugal: *Tomicus piniperda* L. e *Tomicus destruens* Woll. Bioecologia das duas pragas e implicação nas medidas profiláticas de controlo. In: Silva R. et F. Rascoa (Éditeurs), *Actas do 5e Congresso Florestal Nacional*. SPCF-Edições, Lisboa, Portugal.

PUBLICATIONS DANS DES REVUES SANS COMITE DE LECTURE, VULGARISATION :

- Kerdelhué C.**, 1997. La coévolution plante-insecte. Comptes rendus des séances de l'année 1997. *Bulletin de la Société entomologique de France*, **102(5)**: 497-499.
- Kerdelhué C.** et J.-Y. Rasplus, 2002. Le séquençage des acides nucléiques et les méthodes d'analyse des données moléculaires en phylogénie. *Mémoires de la Société entomologique de France*, **6**: 97-122.
- Kerdelhué C.**, G. Roux-Morabito et F. Lieutier, 2003. Deux espèces distinctes d'Hylésine du pin, *Tomicus piniperda* et *Tomicus destruens*. *Forêt-entreprise*, **153**: 63-64.
- Piou D. et **C. Kerdelhué**, 2005. Populations précoces de processionnaires du pin : sont-elles présentes en France? *La lettre du DSF*, **31**: 4-5.
- Rasplus J.-Y. et **C. Kerdelhué**, 2007. Les mouches ont les yeux rouges, Daniel Lachaise nous a quittés. *Insectes*, **144(1)**: 19-20.
- Kerdelhué C.**, 2009. Genetic characterization of a phenologically aberrant population of the pine processionary moth. *EvoTREE External Newsletter*, **News2009(1)**: 8-9.
- Contribution au chapitre 3 "La spéciation, un processus toujours en cours", dossier "Darwin, l'évolution en pratique", **INRA Magazine 11**, décembre 2009, X-XII, et au site internet associé (http://www.inra.fr/annee_darwin/inra_magazine).

DOCUMENTS D'EVALUATION :

Kerdelhué, C. 2002. Analyse d'ouvrage "Insect Pest Management, de D. Dent (2000)." *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, **38(3)**: 270.

COMMUNICATIONS ORALES DANS DES COLLOQUES INTERNATIONAUX (l'orateur est souligné):

Kerdelhué C. et J.-Y. Rasplus, 1999. Phylogeography of the *Ceratosolen* species (Chalcidoidea, Agaonidae) pollinating *Ficus* of the subgenus *Sycomorus sensu stricto* : Malagasian origin and world dispersion. 4th International Hymenopterists Conference, Canberra, Australie.

Rasplus J.-Y. et **C. Kerdelhué**, 1999. The polyphyletic origin of fig wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea): successive exploitation of a mutualism. 4th International Hymenopterists Conference, Canberra, Australie.

Baudry E., **C. Kerdelhué** et W. Stephan, 2000. Impact of recombination rates and mating systems on DNA polymorphism in the tomato genus. Evolution 2000, Indiana University Conferences, Bloomington, Indiana, USA.

Kerdelhué C., G. Roux-Morabito, A. Robert et F. Lieutier, 2002. Structuration génétique des scolytes *Tomicus piniperda* et *T. destruens* sur pins : rôle de l'hôte et de l'isolement géographique. Symposium IUFRO "Recherche entomologique dans les écosystèmes méditerranéens", Rabat, Maroc.

Kerdelhué C., A. Robert, C. Chaline, A. Yart et F. Lieutier, 2002. Population genetic structure of *Tomicus piniperda* (Coleoptera : Scolytidae) in France in relation to its host phenolic compounds. IUFRO working party "Tree resistance to insects", Flagstaff, Arizona, USA.

Auger-Rozenberg M.-A., **C. Kerdelhué**, J.-P. Fabre et A. Roques, 2002. Variabilité génétique des espèces autochtones et invasives du genre *Megastigmus* (Chalcidoidea: Torymidae) dans les cédraies et sapinières du Mont Ventoux. 5^{ème} Conférence Internationale Francophone d'Entomologie (CIFE), Montréal, Canada.

Auger-Rozenberg M.-A., **C. Kerdelhué**, E. Magnoux et A. Roques, 2004. Molecular phylogeny of *Megastigmus* seed chalcids (Hymenoptera: Torymidae) related to conifers. XXIIth International Congress of Entomology, Brisbane, Australie.

Vasconcelos T., M. Branco, N. Nazaré, **C. Kerdelhué** et F. Lieutier, 2005. Existencia de duas especies de hilésina em Portugal: *Tomicus piniperda* L. e *Tomicus destruens* Woll. Bioecologia das duas pragas e implicação nas medidas profilacticas de controlo. 5^e Congresso Florestal Nacional. SPCF-Edições, Lisbonne, Portugal.

Battisti A., M. Simonato, L. Zane, J. Rousselet, A. Roques et **C. Kerdelhué**, 2008. Phylogeography as a tool to trace the origin of expanding populations of the pine processionary moth in the Mediterranean area. XXIIIrd International Congress of Entomology, Durban, Afrique du Sud.

Kerdelhué C. et C. Burban, 2008. Tracing the origins of the invasive maritime pine bast scale *Matsucoccus feytaudi* in Corsica and Italy: use of mitochondrial and microsatellite markers. XXIIIrd International Congress of Entomology, Durban, Afrique du Sud.

Kerdelhué C., H. Santos, J. Rousselet, M.-R. Paiva et M. Branco, 2008. Allochronic differentiation of a phenologically atypical population of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera : Notodontidae). XXIIIrd International Congress of Entomology, Durban, Afrique du Sud.

Roux-Morabito G., J. Rousselet et **C. Kerdelhué**, 2008. The role of host tree in shaping the population genetic structure of forest insects. Entomological research in Mediterranean forest ecosystems, Estoril, Portugal.

Santos H., M.-R. Paiva, **C. Kerdelhué** et M. Branco, 2008. Ecological and genetic divergence between two *Thaumetopoea pityocampa* populations with different phenology. Entomological research in Mediterranean forest ecosystems, Estoril, Portugal.

COMMUNICATIONS AFFICHEES DANS DES COLLOQUES INTERNATIONAUX :

Vasconcelos T.M., N. Nazaré, M. Branco, C. Kerdelhué, D. Sauvard et F. Lieutier, 2003. Host preference of *Tomicus piniperda* and *Tomicus destruens* for three pine species. IUFRO working party "Host resistance to insects", Japan.

Auger-Rozenberg M.-A., **C. Kerdelhué**, E. Magnoux et A. Roques, 2005. Biological and genetic impact of the invasive seed chalcid *Megastigmus rafni* (Hymenoptera: Torymidae) on firs stands in Europe. XXIIth IUFRO World Congress: Forests in the balance: linking tradition and technology, Brisbane, Australie.

Horn A., **C. Kerdelhué**, D. Sauvard et F. Lieutier, 2005. Role of temperature and host tree in shaping the distribution range of two closely related species, *Tomicus piniperda* and *T. destruens*. XXIIth IUFRO World Congress: Forests in the balance: linking tradition and technology, Brisbane, Australie.

Rousselet J., **C. Kerdelhué**, C. Robinet, R. Zhao, E. Magnoux, F. Goussard et A. Roques, 2005. Climate change and range expansion: ecological and genetic study of the Northern pioneer populations of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa*. XXIIth IUFRO World Congress: Forests in the balance: linking tradition and technology, Brisbane, Australie.

Horn A., C. Stauffer, F. Lieutier et **C. Kerdelhué**, 2008. Phylogeography of the temperate bark beetle *Tomicus piniperda* (Coleoptera, Scolytinae): new evidence of a complex past history. XXIIIrd International Congress of Entomology, Durban, Afrique du Sud.

Papura D., C. Burban, X. Giresse, **C. Kerdelhué**, F. Delmotte et M. van Helden, 2008. Colonization history of the Nearctic leafhopper *Scaphoideus titanus* in Europe based on microsatellite and mitochondrial DNA variability. XXIIIrd International Congress of Entomology, Durban, Afrique du Sud.

PARTICIPATIONS A DES COLLOQUES NATIONAUX:

Kerdelhué C. et J.-Y. Rasplus, 1995. Poster. Impact des chalcidiens non-pollinisateurs sur le système mutualiste figuier - pollinisateur : étude de deux *Ficus* du sous-genre *Sycomorus* en Afrique tropicale. 17^{eme} colloque de Biologie et de Génétique des Populations, Lyon.

Kerdelhué C. et J.-Y. Rasplus, 1996. Communication orale. Phylogénie moléculaire des chalcidiens pollinisateurs, galligènes et parasitoïdes associés aux *Ficus* du sous-genre

Sycomorus en Afrique tropicale. 18^{ème} colloque de Biologie et de Génétique des Populations, Grenoble.

Kerdelhué C., 2002. Le séquençage des acides nucléiques. Journées d'étude sur les outils et les concepts en systématique entomologique, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Paris.

Kerdelhué C. et C. Burban, 2009. Apport des marqueurs génétiques pour reconstruire l'histoire de l'invasion de la cochenille du pin maritime dans le Sud-Est et la Corse. Santé des forêts - 20 ans d'expérience, un défi pour l'avenir. Colloque DSF, Beaune. Communication affichée.

SEMINAIRES ET CONFERENCES:

Kerdelhué C., 1996. Ecologie et évolution des communautés de chalcidiens associées aux *Ficus* du sous-genre *Sycomorus*. Université Montpellier II. Communication orale.

Kerdelhué C., 1997. La coévolution plantes-insectes. Séminaires mensuels de la Société entomologique de France, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. Communication orale.

Kerdelhué C., 1997. Les relations mutualistes *Ficus*-pollinisateurs, et entomofaune associée. Association des Amis du Muséum, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. Communication orale.

Kerdelhué C., 2000. Les relations mutualistes *Ficus*-pollinisateurs, et entomofaune associée. Séminaire de biologie et écologie évolutive de l'Université de Bourgogne, Dijon. Communication orale.

Kerdelhué C., 2001. Structure génétique du scolyte *Tomicus piniperda* sur ses différents pins-hôtes en France. Journée du programme d'entomologie forestière INRA FMN "les outils moléculaires dans les études d'entomologie forestière", Orléans. Communication orale.

Kerdelhué C., H. Santos, J. Rousselet, C. Burban et M. Branco, 2008. Caractérisation génétique (et écologique) d'une population de processionnaire du pin à cycle décalé, la processionnaire estivale. Rencontre du Groupe des Entomologistes Forestiers Francophones, Bédouin. Communication orale.

Kerdelhué C., 2009. An overview of the phylogeographic structure of the pine processionary moth at different spatial scales. Séminaire invité, Université de la Corogne, Espagne. Communication orale.

RAPPORTS DE STAGE ENCADRES PAR L'AUTEUR

Sainsard J., 2000. Structure génétique des populations de *Tomicus piniperda* (Coléoptères, Scolytidés) et étude morphologique pour différentes localisations et différents arbres-hôtes. *Maîtrise de Biologie Cellulaire et de Physiologie*, Université d'Orléans, 20 pp.

Chambon J.-M., 2001. Caractérisation génétique de populations françaises de *Tomicus* (Coleoptera; Scolytidae). *Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes*, Université de Tours, 16 pp.

- Robert A., 2001. Evolution et adaptations des populations du Scolyte *Tomicus piniperda* sur les espèces-hôtes de pins en France. *Diplôme d'Initiation à la Recherche Scientifique*, Université de Tours, 58 pp.
- Chaline C., 2002. Rôle de l'hôte dans la séparation de deux espèces de scolytes et dans la structuration des populations naturelles de *Tomicus piniperda*. *Maîtrise de Sciences et Techniques, Techniques Bio-Industrielles*, Université d'Orléans, 23 pp.
- Fouché M., 2005. Mise au point de marqueurs microsatellites polymorphes chez la cochenille du pin maritime *Matsucoccus feytaudi*. *License 3, Sciences du Vivants, parcours PCMV*, Université de Poitiers, 10 pp.
- Santos H., 2005. Genetic characterization of a Portuguese population of pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* Den. & Schiff.) (Lepidoptera, Thaumetopoeidae) with distinct biological cycle. *Master thesis*, Universidade Técnica de Lisboa, Instituto Superior de Agronomia, Lisbonne (Portugal), 71 pp.
- Horn A., 2006. Comparaison des distributions passée et présente de deux espèces proches de scolytes, *Tomicus piniperda* et *T. destruens* (Coleoptera : Scolytinae). Thèse de doctorat, Université d'Orléans, France, 180 pp.
- Descat J., 2008. Caractérisation génétique de populations naturelles et invasives de la cochenille du pin maritime *Matsucoccus feytaudi* Duc. *Master I, Science de la Terre et de l'Environnement, Ecologie*, Université de Bordeaux I, 15 pp.

ANNEXES

Le lecteur trouvera ci-après la reproduction des principales publications sur lesquelles ce mémoire est basé, dans l'ordre de citation dans le texte, à savoir:

ANNEXE 1 :

- [8] **Kerdelhué C.**, G. Roux-Morabito, J. Forichon, J.-M. Chambon, A. Robert et F. Lieutier, 2002. Population genetic structure of *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera: Scolytidae) and a validation of *T. destruens* (Woll.). *Molecular Ecology*, **11(3)**: 483-494.

ANNEXE 2 :

- [13] Duan Y.*., **C. Kerdelhué***, H. Ye et F. Lieutier, 2004. Genetic study of the forest pest *Tomicus piniperda* (Coleoptera, Scolytidae) in Yunnan Province (China) compared to Europe: New insights for the systematics and evolution of the genus *Tomicus*. *Heredity*, **93(5)**: 416-422. (*contribution égale des auteurs).

ANNEXE 3 :

- [17] Horn A., G. Roux-Morabito, F. Lieutier et **C. Kerdelhué**, 2006. Phylogeographic structure and past history of the circum-Mediterranean species *Tomicus destruens* Woll. (Coleoptera: Scolytinae). *Molecular Ecology*, **15(6)**: 1603-1615.

ANNEXE 4 :

- [23] Horn A., C. Stauffer, F. Lieutier et **C. Kerdelhué**, 2009. Complex postglacial history of the temperate bark beetle *Tomicus piniperda* (Coleoptera, Scolytinae). *Heredity*, **103(3)**: 238-247.

ANNEXE 5 :

- [20] Sallé A., W. Arthofer, F. Lieutier, C. Stauffer et **C. Kerdelhué**, 2007. Phylogeography of a host-specific insect: the genetic structure of *Ips typographus* in Europe does not reflect the past fragmentation of its host. *Biological Journal of the Linnean Society*, **90(2)**: 239-246.

ANNEXE 6:

- [24] **Kerdelhué C.***, L. Zane*, M. Simonato, P. Salvato, J. Rousselet, A. Roques et A. Battisti, 2009. Quaternary history and contemporary patterns in a currently expanding species. *BMC Evolutionary Biology*, **9**: 220. (*contribution égale des auteurs).

ANNEXE 7 :

- [22] Simonato M., Z. Mendel, **C. Kerdelhué**, J. Rousselet, E. Magnoux, A. Roques, A. Battisti et L. Zane, 2007. Phylogeography of the pine processionary moth *Thaumetopoea wilkinsoni* in the Near East provides indications on expanding routes. *Molecular Ecology*, **16(11)**: 2273-2283.

ANNEXE 8 :

- [26] Rousselet J., R. Zhao, D. Argal, M. Simonato, A. Battisti, A. Roques et **C. Kerdelhué**, 2010. The role of topography in structuring the demographic history of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera: Notodontidae). *Journal of Biogeography*, sous presse.

ANNEXE 9:

- [21] Santos H., J. Rousselet, E. Magnoux, M. Branco, M.R. Paiva et **C. Kerdelhué**, 2007. Genetic isolation through time: allochronic differentiation of a phenologically atypical population of the pine processionary moth. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **274(1612)**: 935-941.

ANNEXE 1 :

- [8] **Kerdelhué C.**, G. Roux-Morabito, J. Forichon, J.-M. Chambon, A. Robert et F. Lieutier, 2002. Population genetic structure of *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera: Scolytidae) and a validation of *T. destruens* (Woll.). *Molecular Ecology*, **11(3)**: 483-494.

ANNEXE 2 :

- [13] Duan Y.*., **C. Kerdelhué***, H. Ye et F. Lieutier, 2004. Genetic study of the forest pest *Tomicus piniperda* (Coleoptera, Scolytidae) in Yunnan Province (China) compared to Europe: New insights for the systematics and evolution of the genus *Tomicus*. *Heredity*, **93(5)**: 416-422. (*contribution égale des auteurs).

ANNEXE 3 :

- [17] Horn A., G. Roux-Morabito, F. Lieutier et **C. Kerdelhué**, 2006. Phylogeographic structure and past history of the circum-Mediterranean species *Tomicus destruens* Woll. (Coleoptera: Scolytinae). *Molecular Ecology*, **15(6)**: 1603-1615.

ANNEXE 4 :

- [23] Horn A., C. Stauffer, F. Lieutier et C. **Kerdelhué**, 2009. Complex postglacial history of the temperate bark beetle *Tomicus piniperda* (Coleoptera, Scolytinae). *Heredity*, **103(3)**: 238-247.

ANNEXE 5 :

- [20] Sallé A., W. Arthofer, F. Lieutier, C. Stauffer et **C. Kerdelhué**, 2007. Phylogeography of a host-specific insect: the genetic structure of *Ips typographus* in Europe does not reflect the past fragmentation of its host. *Biological Journal of the Linnean Society*, **90(2)**: 239-246.

ANNEXE 6:

- [24] **Kerdelhué C.***, L. Zane*, M. Simonato, P. Salvato, J. Rousselet, A. Roques et A. Battisti, 2009. Quaternary history and contemporary patterns in a currently expanding species. *BMC Evolutionary Biology*, **9**: 220. (*contribution égale des auteurs).

ANNEXE 7 :

- [22] Simonato M., Z. Mendel, **C. Kerdelhué**, J. Rousselet, E. Magnoux, A. Roques, A. Battisti et L. Zane, 2007. Phylogeography of the pine processionary moth *Thaumetopoea wilkinsoni* in the Near East provides indications on expanding routes. *Molecular Ecology*, **16(11)**: 2273-2283.

ANNEXE 8 :

- [26] Rousselet J., R. Zhao, D. Argal, M. Simonato, A. Battisti, A. Roques et **C. Kerdelhué**, 2010. The role of topography in structuring the demographic history of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera: Notodontidae). *Journal of Biogeography*, sous presse.

ANNEXE 9:

- [21] Santos H., J. Rousselet, E. Magnoux, M. Branco, M.R. Paiva et **C. Kerdelhué**, 2007. Genetic isolation through time: allochronic differentiation of a phenologically atypical population of the pine processionary moth. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **274(1612)**: 935-941.