

PROPOSITION DE SUJET POUR UN CONTRAT DOCTORAL

<p>Laboratoire Centre d'Études Biologiques de Chizé, UMR 7372</p>
<p>Titre de la thèse</p> <p>Sélection naturelle, causalité et rétro-actions démographiques dans des populations d'oiseaux marins longévifs.</p>
<p>Direction de la thèse <i>directeur-trice-s (grade, HDR) et éventuels co-directeur-trice-s</i></p> <p>Timothée Bonnet, CRCN, dérogation HDR (équipe Prédateurs Marins), direction à 100 %</p>
<p>Adéquation scientifique avec les priorités de l'établissement</p> <p>L'objectif de la thèse est de comprendre les mécanismes de sélection naturelle dans des populations sauvages d'oiseaux marins et de prédire les dynamiques démographiques en réponse aux changements environnementaux à court et long-terme. Pour ce faire, le travail de thèse collectera de nouvelles données dans des colonies d'oiseaux marins des terres australes françaises, et les combinera à des données existantes issues de suivis à long-terme pour appliquer et développer des méthodes de modélisation à la pointe de la connaissance en biologie évolutive et écologie des populations.</p> <p>Cette recherche fondamentale permettra de mieux comprendre, et de mieux prédire, les réponses de la biodiversité océanique aux changements environnementaux d'origine anthropique. Ces résultats permettront une prise en compte de l'adaptation intra et inter-générationnelle par sélection naturelle, phénomènes biologiques encore largement ignorés dans la gestion des populations sauvages, notamment chez les espèces marines. Ce projet s'inscrit donc dans l'axe majeur du LUDI biodiversité et services écosystémiques, et vient y apporter un angle original avec des outils de biologie évolutive, en plus des approches démographiques et écologiques déjà en place dans l'équipe.</p>
<p>Descriptif du sujet <i>(enjeux scientifiques, applicatifs, sociétaux...)</i></p> <p>Les activités humaines modifient l'environnement de nombreuses espèces et, ce faisant, altèrent les pressions de sélection qui s'exercent sur elles (Pelletier & Coltman 2018). Les valeurs ou combinaisons de traits moyennes dans les populations qui résultaient de dynamiques évolutives sur le long terme se retrouvent ainsi plus éloignées des phénotypes optimaux. Ceci menace la persistance des populations, mais dans le même temps peut permettre des réponses à la sélection et une adaptation progressive aux nouvelles conditions. On s'attend classiquement à ce que l'adaptation par réponse à la sélection soit plutôt lente, du moins relativement à des réponses plastiques. Cependant, des travaux théoriques (Gonzales & al. 2013) et des recherches empiriques récentes montrent que ce mécanisme peut être loin d'être négligeable (Bonnet & al. 2022), et en particulier peut faire la différence entre l'extinction ou la survie d'une population à l'échelle de quelques générations (on parle de rescousse évolutive, Gonzales & al. 2013).</p> <p>Malgré cette importance potentielle, notre compréhension des mécanismes et des conséquences actuelles de l'adaptation par réponse à la sélection reste déficiente du fait de plusieurs verrous. Ainsi, si les études démographiques considèrent souvent l'effet de la disparition sélective des individus au sein d'une génération, elles peinent à prendre en compte l'effet entre générations, tandis que les études de génétique quantitative présentent le défaut inverse (van Benthem et al. 2017). Il conviendrait de synthétiser les approches pour capturer les deux effets en même temps. Ensuite, la plupart des connaissances sur l'effet de la sélection proviennent d'analyses réalisées sur le succès reproducteur total des individus au cours de leur vie, ce qui rend difficile la compréhension des mécanismes causaux, et donc les prédictions à long terme. Une meilleure compréhension des conséquences de la sélection à long terme pourrait provenir de modèles décomposant la sélection à travers les phases de la vie des individus (Huisman & al. 2016). Enfin, les approches classiques sont inadaptées pour distinguer le rôle de la compétition dans la sélection, ce qui les empêche de distinguer entre des cas où une réponse à la sélection est bénéfique à la croissance de la population, et des cas où une réponse est neutre, voire délétère (Wilson & al. 2011). Des approches récentes promettent de dépasser cette limite, mais n'ont encore été que très peu appliquées.</p> <p>La thèse se penchera sur ces verrous en utilisant comme système les populations d'albatros des terres australes</p>

française. Ces populations sont suivies depuis plusieurs décennies, avec d'importants volumes de données pour les traits et l'histoire de vie des individus, ce qui permet de modéliser la sélection en détails. Ces espèces étant longévives, elles constituent de bons modèles pour décomposer les mécanismes sélectifs agissant à différentes phases de la vie. Par ailleurs, ces populations sont soumises à de nombreux changements environnementaux d'origine humaine (ex : pêcheries, changement climatique, espèces invasives), sont généralement menacées, et bénéficient de mesures de conservation (Weimerskirch & al 2018). Au-delà de l'opportunité que présente l'étude de ce système d'un point de vue fondamental, une meilleure compréhension des pressions de sélection dans ces populations pourra informer les mesures de conservation.

Pour comprendre et prédire complètement le processus d'adaptation par réponse à la sélection, il faut considérer trois volets : premièrement, les propriétés génétiques (variances-covariances additives génétiques, héritabilité, évolvabilité) des traits sélectionnés ; deuxièmement, les patrons de sélection multivariés, c'est à dire en prenant en compte les corrélations entre les différents traits considérés (Lande & Arnold 1983) ; et enfin, un aspect presque toujours négligé, les mécanismes causaux de la sélection et le potentiel pour un changement de trait moyen de causer une amélioration de la survie ou de la reproduction moyenne (en effet, ce potentiel peut être plus ou moins présent, et est notamment absent quand la sélection correspond à de la compétition dans un jeu à somme nulle). L'estimation des propriétés génétiques des populations d'études est déjà en cours au sein de l'équipe. Le sujet de thèse se focalisera sur la sélection et portera donc sur les deux autres volets, abordés au travers de 3 axes d'étude principaux.

Un premier axe, portera sur l'étude de la sélection sur les propriétés des nids d'albatros à Kerguelen. Les traits liés à la reproduction ont été moins étudiés que ceux liés à la survie chez les albatros, et à ma connaissance aucune étude n'a porté sur la variation des propriétés des nids d'albatros. Pourtant, ces structures élaborées pourraient s'avérer cruciales dans la survie des œufs et poussins avant l'envol, puis tout au cours de la vie (Perez & al 2020). De plus, ces traits sont conceptuellement originaux car ils peuvent se voir comme des phénotypes étendus et partagés. Des variations entre individus ou entre couples dans les propriétés des nids pourraient donc avoir une importance sélective. L'étudiant.e, prendra des mesures de dimensions, forme, localisation physique et relatives aux autres nids. On testera ensuite s'il y a de la variation inter-individuelle/couple et si elle est sélectionnée.

Un second axe portera sur l'estimation des pressions de sélection multivariées sur l'ensemble des traits disponibles (morphologie, phénologie, comportement, histoire de vie, et nouvelles données sur les nids) afin de prédire les changements phénotypiques intra- et inter-générationnels. Différentes mesures pourront être extraites de ces analyses. D'abord, on pourra mesurer dans chaque population la force totale de la sélection (Henshaw & Zemel 2017), et la décomposer en contributions de différents régimes de sélection. Ensuite, les différentiels de sélection liés à la viabilité permettront de mesurer les changements phénotypiques intra-générationnels. Enfin, les gradients de sélection multivariées pourront être combinés à des matrices de variances-covariances additives génétiques, déjà estimées, pour prédire les réponses évolutives à court terme et tester la présence de conflits entre pressions de sélection contraignant les réponses (Morrissey & al. 2012).

Un troisième axe portera sur la construction de modèles causaux de la sélection. Pour commencer, l'étudiant.e décomposera les épisodes de sélection au cours de la vie des individus : survie à différents âges, maturation et accès à la reproduction, puis succès reproducteur. Cet exercice s'appuiera sur les modèles démographiques qui décomposent déjà les histoires de vie de cette façon pour les espèces étudiées (Fay & al. 2017). On pourra ensuite proposer et tester des modèles causaux de sélection sous la forme de diagrammes acycliques et de gradients de sélection étendus (Morrissey 2014), tout en prenant en compte l'effet des variations environnementales, les données manquantes et des boucles de rétro-actions. Ceci permettra de formuler des prédictions sur l'effet de réponses à la sélection sur la valeur moyenne des paramètres démographiques (survie, maturation, reproduction), puis de prédire quelles pressions de sélection sont susceptibles ou non d'augmenter le taux de croissance de la population et d'aider la population à s'adapter à différents changements environnementaux. Pour cet axe en particulier on privilégiera des approches Bayésiennes, qui facilitent la prise en compte de données manquantes, la construction de modèles à plusieurs niveaux de hiérarchie, et la propagation de l'incertitude à des paramètres dérivés (Gelman & al 2013).

Cette thèse permettra donc d'enrichir des connaissances précieuses à la fois pour la compréhension fondamentale de la sélection dans la nature et pour la gestion des populations sauvages. L'étudiant.e pourra développer des compétences variées, combinant expérience de terrain, expertise sur la théorie de la sélection, gestion de données, programmation informatique et modélisation statistique avancée.

Références

van Benthem, K. J. et al. Disentangling evolutionary, plastic and demographic processes underlying trait dynamics : A review of four frameworks. Methods Ecol. Evol. 8, 75–85 (2017).

Bonnet, T. et al. Genetic variance in fitness indicates rapid contemporary adaptive evolution in wild animals. Science

376, 1012–1016 (2022).

Fay, R. et al. *Contrasting effects of climate and population density over time and life stages in a long-lived seabird.* *Funct. Ecol.* 31, 1275–1284 (2017).

Gelman, A. et al. *Bayesian Data Analysis. Third edition.* CRC press (2013).

Gonzalez, A. et al. *Evolutionary rescue: an emerging focus at the intersection between ecology and evolution.* *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 368, 20120404 (2013).

Henshaw, J. & Zemel, Y. *A unified measure of linear and nonlinear selection on quantitative traits.* *Evolution* 8, 5 (2017).

Huisman, J. & al. *Inbreeding depression across the lifespan in a wild mammal population.* *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 13 (2016)

Lande, R. & Arnold, S.J. *The Measurement of Selection on Correlated Characters.* *Evolution* 37, 6 (1983).

Morrissey, M. & al. *Genetic analysis of life-history constraint and evolution in a wild ungulate population.* *The American Naturalist* 179, 4 (2012).

Morrissey, M. *Selection and evolution of causally covarying traits* (2014).

Pelletier, F. & Coltman, D. W. *Will human influences on evolutionary dynamics in the wild pervade the Anthropocene?* *BMC Biol.* 16, 7 (2018).

Perez, D.M. et al. *Climate as an Evolutionary Driver of Nest Morphology in Birds: A Review.* *Frontiers in Ecology and Evolution* (2020).

Weimerskirch et al. *Status and trends of albatrosses in the French Southern Territories, Western Indian Ocean.* *Polar Biology* 41, 10 (2018).

Wilson et al. *Indirect genetics effects and evolutionary constraint: an analysis of social dominance in red deer, *Cervus elaphus*.* *Journal of Evolutionary Biology* 24, 4 (2011).

Contexte partenarial (cotutelle internationale, EU-CONEXUS, partenariat avec un autre laboratoire, une entreprise...)

Cette thèse sera effectuée en collaboration avec l'Institut Polaire Français (IPEV) au travers d'un projet dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises (109 ORNITHOE2, labellisé Suivi à Long Terme du Vivant par l'INEE) et de la Zone Atelier Antarctique et Terres Australes (ZATA) faisant partie du réseau des Zones Ateliers du CNRS et des réseaux LTSER (Long-Term Socio-Ecological Research) internationaux.

Les résultats issus de la thèse pourront être utilisés pour aider à mettre en place des mesures de conservation des espèces ciblées en partenariat étroit avec la Réserve Naturelle Nationale des Terres Australes Françaises et avec l'Accord pour la Conservation des Albatros et des Pétrels ratifié par la France.

Impacts (scientifiques, technologiques, socio-économiques, environnementaux, sociétaux...)

Le sujet s'inscrit complètement dans une approche de création de connaissances fondamentales et des applications à court terme ne sont pas envisagées. Cependant, le sujet répond à des attentes sociétales de compréhension des impacts des changements environnementaux anthropiques sur la biodiversité, notamment sur les espèces étendards et sentinelles tels que les albatros. À plus long terme, la compréhension plus fine des processus démographiques et sélectifs dans les populations d'albatros pourra informer les mesures de conservation implémentées par nos partenaires dans les terres australes françaises (Réserve Naturelle Nationale des TAF) et plus largement par les gestionnaires de la faune sauvage (Agreement on the Conservation of Albatrosses and Petrels, Convention for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources, IUCN).

Programme de travail du doctorant (tâches confiées au doctorant)

1) Collecte de données sur le terrain : L'étudiant.e réalisera des mesures sur les nids d'albatros à sourcil noir sur la colonie du Canyon des Sourcils Noirs à Kerguelen qui est suivie et étudiée depuis plusieurs décennies. En plus de ce travail directement lié au projet, l'étudiant.e participera à la collecte de données pour le suivi à long-terme (ex : suivi de la reproduction, contrôle de bagues, mesures morphométriques), données qui seront également utilisées pour les axes 2 et 3 de la thèse. La première campagne de terrain intervenant tôt après le début de la thèse, le protocole de terrain sera préparé en amont par le superviseur, en concertation avec le reste de l'équipe, mais discuté et amendé avec l'étudiant.e dans le premier mois de thèse. Les premières données seront analysées dès le retour du terrain pour donner une opportunité de développer ou améliorer le protocole pour la seconde campagne de terrain et pour la collecte de données réalisée entre temps par les volontaires hivernants.

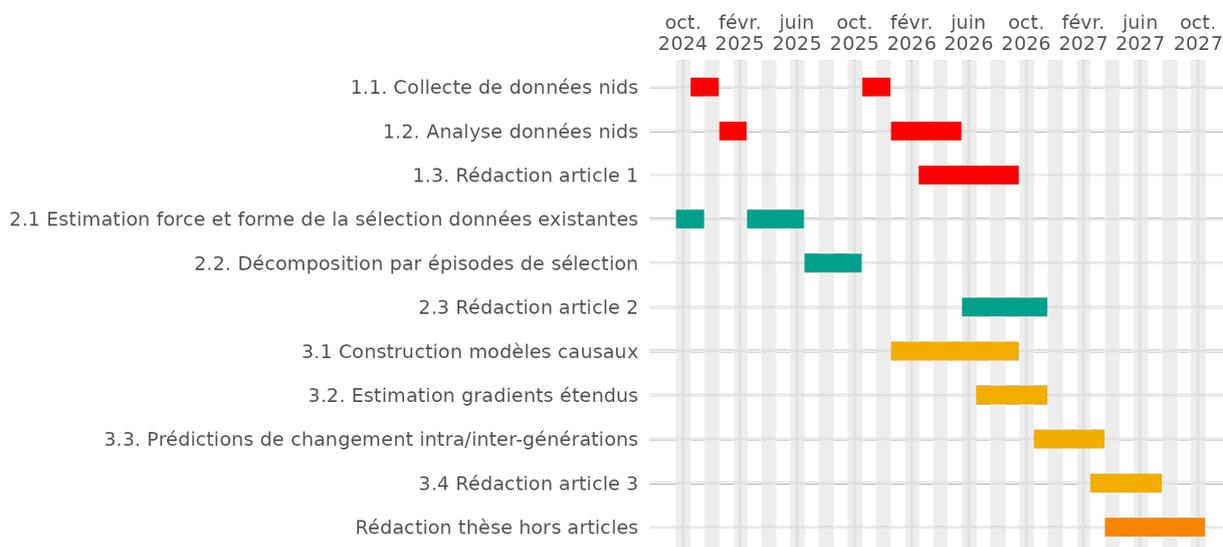
2) Analyses statistiques : Le cœur de la thèse reposera sur des analyses statistiques des données, nouvelles et existantes. L'étudiant.e modélisera la sélection selon différentes approches statistiques, certaines très communes et fondamentales (ex : Gradients multivariés de Lande et Arnold), d'autres très récentes et encore en développement (ex : mesure de sélection totale, gradients de sélection étendus d'Henshaw et Morrissey, décomposition sur les histoires de vie à la Reid). L'étudiant devra se familiariser avec les fondements mathématiques et théoriques de ces approches pour les appliquer au mieux. Ces approches ont progressé de façon importante au cours des 5 dernières années, et de nouvelles pistes de progrès, bien qu'imprévisibles, sont tout à fait envisageables étant donnée la dynamique. L'étudiant.e pourra donc éventuellement proposer des développements méthodologiques, sous la forme d'un axe supplémentaire ou au sein d'un autre axe.

3) Rédaction d'articles scientifiques et communication : Sur la base des analyses réalisées, l'étudiant.e produira des articles scientifiques à destination de revues scientifiques internationales à comité de lecture. Il/elle présentera ses travaux lors de colloques locaux (ex: journées LUDI, journées prédateurs marins au CEBC/LRU, colloque des doctorants) et conférences internationales. Il communiquera également ses résultats aux citoyens via des réseaux sociaux, potentiellement des articles grand public présentant selon l'intérêt que ses travaux génèrent, et des événements de vulgarisation scientifique (ex : fête de la science).

Risques et plan de contingence. La collecte de données sur le terrain sera nécessaire à la réalisation de l'axe 1. Si l'étudiant.e n'était pas en mesure de réaliser le terrain (ex : santé personnelle), la collecte de données pourra être réalisée par l'encadrant ou par les volontaires au service civique présents sur place. Dans le cas le plus extrême où aucune collecte de donnée ne serait possible (ex : grave crise internationale), ce premier axe devrait être abandonné. Il serait alors remplacé par un chapitre faisant usage des données déjà existantes et portant sur la synthèse des modèles causaux de sélections (axe 3) avec les modèles démographiques développés par l'équipe prédateurs marins. Les deux autres axes ne présentent pas de risques de faisabilité puisqu'ils sont basés sur l'analyse d'importants volumes de données déjà existants et stockés au CEBC.

Calendrier de réalisation

Planning prévisionnel



Lors de la thèse, deux missions de 2 à 3 mois sont prévues dans les TAAF, afin de participer à la collecte des données sur les nids et contribuer aux suivis à long-terme des populations étudiées. L'analyse des données nids sera réalisée dès la fin de la première saison de terrain afin de pouvoir ajuster le protocole si besoin, mais l'analyse finale et l'écriture de l'article attendra la fin de la seconde saison de terrain. En attendant la complétion du nouveau jeu de données, l'étudiant.e pourra commencer à travailler sur le second axe, qui lui permettra notamment d'acquérir tous les concepts et compétences de bases pour la modélisation de la sélection. Selon l'avancement le second article pourra être commencé en parallèle du premier, lors des étapes de soumissions. La construction de modèles causaux pour l'axe 3 représente un important travail de synthèse et de développement de modèles statistiques et on y consacra une part importante de la seconde année. Une fois réalisé, ce travail pourra être exploité rapidement et aboutir à un troisième article et à la finalisation de la thèse en troisième année. La participation à au moins deux congrès scientifiques (si possible un en France et un à l'étranger), ainsi qu'à la réunion du groupe de travail WAMBAM sur la génétique quantitative et la sélection en population sauvages (prévu en 2025), est attendue lors de la thèse. Tout au long de la thèse, l'étudiant.e s'impliquera dans les activités scientifiques du CEBC, notamment via la participation au

séminaires, aux clubs journaux, résultats et programmation informatique.

Accompagnement du doctorant / Fonctionnement de la thèse (*accompagnement humain, matériel, financier, en particulier pour la prise en charge du fonctionnement de la thèse et des dépenses associées*)

Cette thèse sera supervisée à 100 % par Timothée Bonnet, dont ce sera la seule thèse supervisée pour au moins un an. Le ou la doctorant(e) pourra bénéficier du soutien de collaborateurs au sein de l'équipe prédateurs marins, notamment Christophe Barbraud et Karine Delord qui maîtrisent les jeux de données, les systèmes biologiques et les modèles démographiques. En dehors du CEBC la thèse bénéficiera d'un réseau de collaborateurs experts sur les méthodes et la théorie de génétique quantitative et sélection naturelle, comme Michael Morrissey (U. St Andrew, UK), Loeske Kruuk (U. Edinburgh, UK) ou Anne Charmantier (CEFE, Montpellier).

Le projet est basé majoritairement sur l'analyse de données déjà existantes et hébergées au CEBC et ne nécessitant pas de moyens particuliers. Toute la logistique de terrain pour la collecte de nouvelles données sera prise en charge par l'Institut Polaire IPEV, via le projet 109 ORNITHOE2, renouvelé jusqu'en 2028. Les coûts ordinaires associés au doctorat (publication, conférence, soutenance) pourront être couverts pour partie par les dotations récurrentes de l'équipe, pour partie par des demandes spécifiques auprès de sociétés savantes et des partenaires récurrents de l'équipe (Agreement on the Conservation of Albatrosses and Petrels, Réserve Naturelle Nationale des Terres Australes Françaises).

Un bureau, un ordinateur portable neuf et périphériques associés sont à disposition pour le doctorat.

Le suivi de la ou du doctorant sera effectué par un rendez-vous normalement hebdomadaire avec le directeur de thèse. Le travail de terrain sera systématiquement accompagné par la présence d'un des directeurs de thèse ou de personnes expérimentés à ces sites de terrain éloignés (TAAF). Des comités de suivi de thèse annuels seront organisés avec des chercheurs extérieurs.