

La génétique des populations de la pyrale méditerranéenne du maïs (*Sesamia nonagrioides*) diffère entre les plantes sauvages et cultivées

Abdel Kader Naino Jika, B. Le Ru, C. Capdevielle-Dulac, F. Chardonnet, JF Silvain, L. Kaiser, S. Dupas

Publié: 19 mars 2020 • <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434>

Abstrait

La structure génétique des populations de ravageurs des cultures donne des informations sur leur écologie spatiale, ce qui aide à concevoir des stratégies de gestion. Dans cet article, nous avons étudié la structure génétique du foreur méditerranéen du maïs (MCB), *Sesamia nonagrioides* Lefebvre (Lepidoptera: Noctuidae), l'un des plus importants ravageurs du maïs dans les pays méditerranéens, en utilisant pour la première fois des marqueurs microsatellites dans cette espèce. Des insectes ont été collectés dans vingt-cinq sites du sud-ouest et du sud-est de la France sur des plantes hôtes cultivées et sauvages (*Zea mays*, *Sorghum halepense* et *Typha domingensis*). Contrairement à ce qui a été rapporté jusqu'à présent en France, nous avons constaté que MCB populations pourraient être localement abondantes sur les plantes sauvages locales. L'analyse a été réalisée sur 11 marqueurs microsatellites polymorphes. La variance moléculaire a été significativement déterminée par la géographie, puis par la plante hôte, avec 17% et 4%, respectivement, lorsqu'elle est considérée comme un effet majeur, et avec 14% et 1%, respectivement, lorsqu'elle est considérée comme un effet marginal dans l'analyse permutatoire. Mise à l'échelle pluridimensionnelle (MDS) et le regroupement bayésien GENELAND a suggéré que les populations infectant des plantes sauvages (*T. De domingensis* et *S. Halepense*) étaient plus structurées au niveau local que celles affectant le maïs cultivé. En *S. halepense*, une isolation par distance (IBD) significative a indiqué que ce facteur pourrait expliquer la différenciation génétique des populations de papillons de nuit. Dans *T. domingensis*, la différenciation de la population locale était forte mais ne dépendait pas de la distance. L'implication de cette absence de structure de population dans le maïs et l'hétérogénéité des modèles de génétique des populations chez les plantes sauvages sont discutées dans le contexte de l'hypothèse de la dynamique des populations et des stratégies de gestion des populations.

Citation: Naino Jika AK, Le Ru B, Capdevielle-Dulac C, Chardonnet F, Silvain JF, Kaiser L, et al. (2020) La génétique des populations de la pyrale méditerranéenne du maïs (*Sesamia nonagrioides*) diffère entre les plantes sauvages et cultivées. PLoS ONE 15 (3): e0230434. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434>

Editeur: Tzen-Yuh Chiang, National Cheng Kung University, TAIWAN

Reçu: 4 avril 2019; **Accepté:** 1er mars 2020; **Publié:** 19 mars 2020

Copyright: © 2020 Naino Jika et al. Il s'agit d'un article en libre accès distribué sous les termes de la [licence d'attribution Creative Commons](#), qui permet une utilisation, une distribution et une reproduction sans restriction sur n'importe quel support, à condition que l'auteur original et la source soient crédités.

Disponibilité des données: Toutes les données pertinentes se trouvent dans le manuscrit et ses fichiers d'informations complémentaires.

Financement: Ce travail a été financé par l'Agence Nationale de la Recherche (6e appel Extinction, projet Adaptanthrop ANR-09-PEXT-009) et par les subventions de fonctionnement des auteurs de l'IRD, de l'INRA, du CNRS et de l'ICIPE. Les bailleurs de fonds n'ont joué aucun rôle dans la conception de l'étude, la collecte et l'analyse des données, la décision de publier ou la préparation du manuscrit.

Intérêts concurrents: les auteurs ont déclaré qu'il n'y avait pas d'intérêts concurrents.

introduction

Sesamia nonagrioides Lefebvre (Lepidoptera: Noctuidae), également connu sous le nom de foreur méditerranéen du maïs (MCB), foreur de la tige du maïs ou foreur de la tige rose, est l'un des ravageurs les plus nuisibles du maïs (*Zea mays* L.) dans plusieurs pays du sud de l'Europe. Avec *Ostrinia nubilalis* Huebner (Lepidoptera: Crambidae), dont la distribution se chevauche mais plus au nord, ils peuvent endommager jusqu'à 80% des plants de maïs [1]. En France, les populations de MCB sont établies sur le maïs au sud de 45° de latitudes nord [2], en basse altitude et en zones humides (Aquitaine et sud de la vallée du Rhône). Leur présence dans le maïs a maintenant tendance à s'étendre vers le nord le long de la côte atlantique [3]. Le ravageur est récemment devenu un problème sanitaire sérieux dans le maïs, car il n'y a pas de traitement possible contre la deuxième génération de larves, qui vivent dans des plantes adultes. Un champignon *Fusarium*, qui est toxique pour le bétail, se développe souvent dans les tunnels larvaires [4]. Le nombre de générations chez cette espèce est régi par le début de la diapause et semble être corrélé à la photopériode et à la température [5]. Le nombre va de deux générations en France (mai-juin, juillet-août) [2], à cinq générations en Iran (quatre pendant la saison active, avec une cinquième génération partielle en deuxième plantation) [6]. On en sait très peu sur l'occurrence du MCB sur les plantes hôtes sauvages en Europe et au Moyen-Orient ou sur son rôle dans la dynamique spatiale des populations au fil des saisons, tandis que le rôle potentiel des habitats sauvages en tant que réservoir reste mal documenté.

Des analyses phylogéographiques utilisant un gène nucléaire et deux gènes mitochondriaux [7] suggèrent que les populations européennes proviennent d'un seul événement de colonisation en Afrique. On pense que ce processus de colonisation s'est produit il y a environ 100 000 ans, soit à travers le détroit de Gibraltar, soit à travers le Sahara et le Sinaï, qui étaient des lieux de végétation entre les deux dernières périodes glaciaires. Buès et coll. (1996), qui ont analysé les populations européennes et marocaines à l'aide du polymorphisme allozyme, ont suggéré l'existence de deux groupes de population, l'un allant du nord-ouest de l'Espagne au sud-ouest de la France et le second du Maroc et du nord-est de l'Espagne au sud-est de la France [8]. En

Europe, avec un échantillonnage plus à l'est, Margaritopoulos *et al.* (2007), utilisant le polymorphisme de longueur de fragment amplifié (AFLP), ont observé un autre groupe de population dans le sud de la Grèce qui était séparé du groupe de population en Espagne, dans le sud-ouest de la France, en Italie et dans le nord de la Grèce [9]. Enfin, De la Poza *et al.* (2008), sur la base d'ADN polymorphe amplifié au hasard (RAPD), ont suggéré que les populations d'Espagne et du sud-ouest de la France étaient séparées des populations d'Italie, de Grèce et de Turquie [10]. Il est encore difficile de tirer une structure générale des populations à partir de ces études car elles portent sur différentes régions et différents marqueurs, mais elles suggèrent généralement la présence en Europe d'une population continentale, et de plusieurs populations plus méridionales dans la péninsule européenne.

Bien que le MCB soit connu pour se nourrir d'une diversité de *Poales* sauvages et cultivés [11], les études considérant les espèces végétales hôtes comme un facteur de la structure génétique de la population de papillons sont encore limitées. Cette différenciation génétique entre les populations de plantes hôtes cultivées et sauvages ont été démontrées dans les espèces de lépidoptères ([douze - quatorze] pour *O. Nubilalis*) et noctuelles ([15 , 16] pour *Spodoptera frugiperda*). Il a également été suggéré pour *Sesamia calamistis* [17]. La question est d'un intérêt crucial pour le MCB, qui est supposé avoir colonisé l'Europe bien avant l'avènement de l'agriculture et probablement co-évolué avec des plantes hôtes sauvages présentes dans cette région depuis [7]. Une étude pionnière a été menée par Leniaud *et al.* (2006) sur chenilles recueillies à partir du maïs (*Z. Mays*), le sorgho cultivé (*Sorghum* sp), tournesol (*Helianthus annuus* L.), poivre (*Capsicum frutescens* L.) et le cantaloup (*Cucumis melo* L.) dans les régions du sud de la France [18]. En utilisant le polymorphisme allozyme, les auteurs ont constaté que la diversité hôte-plante, plutôt que la distance spatiale, était clairement associée à la différenciation génétique entre les populations. Ils ont interprété leurs résultats comme une conséquence des différentes pressions sélectives exercées de manière répétée sur les différents hôtes et / ou des différences génétiques fixes dues à l'accouplement assortatif, c'est-à-dire les races hôtes MCB. Des études supplémentaires sont donc nécessaires pour mieux évaluer la plante hôte et les déterminants géographiques de la structure génétique fine du MCB.

Dans cet article, nous avons utilisé pour la première fois des marqueurs microsatellites et échantillonné des plantes hôtes cultivées et non cultivées dans le sud de la France pour évaluer la structure génétique du MCB. Les marqueurs microsatellites sont co-dominants, hautement polymorphes et plus susceptibles d'être neutres [19] par rapport aux marqueurs précédemment utilisés qui ne possèdent pas au moins une de ces caractéristiques (allozymes, RFLP, AFLP, RAPD). L'objectif principal de cette étude était d'évaluer le rôle relatif de la plante hôte et de la géographie dans la structure génétique locale du MCB dans le sud de la France et de discuter de la dynamique des populations de cette espèce à la lumière des données disponibles. Nous avons échantillonné les populations de MCB sur le maïs, le *sorgho halepense* et le *Typha domingensis* dans le sud de la France. Nous avons analysé conjointement les facteurs géographiques et écologiques de différenciation génétique au moyen de statistiques descriptives multidimensionnelles et de tests de permutation pour les effets majeurs et marginaux.

matériel et méthodes

Échantillonnage d'insectes

Les larves ont été collectées à la fois sur des plantes hôtes sauvages et cultivées dans vingt-cinq sites dans deux régions du sud de la France (Fig. 1). Dans la région sud-ouest, l'échantillonnage a été effectué dans un champ de maïs du département du Lot (Lavergne) en décembre 2008 et dans sept champs de maïs du département de la Haute Garonne en mars 2012 et 2014 (tableau 1). Dans cette zone de culture intensive du maïs (par exemple à Longages en Haute Garonne, 33% des terres agricoles utilisées sont consacrées au maïs, Arvalis, données non publiées 2010), les plantes hôtes sauvages pour le MCB sont rares, et nous n'avons pas réussi à trouver le papillon de nuit en eux. Dans la région de la vallée du Rhône, des larves ont été prélevées sur deux plantes hôtes sauvages, *Typha domingensis* (la principale plante hôte sauvage du MCB dans sa région africaine d'origine) et *Sorgho halepense*, dans 14 points de collecte de la Bouche du Rhône (Camargue, sud d'Arles) et dans un point de collecte de la vallée du Rhône en Ardèche (Aubenas) en juillet 2012 (tableau S1). Dans cette zone, le maïs est rare (Arles, 0,15% des terres agricoles utilisées sont consacrées au maïs, Arvalis, données non publiées 2010), ce qui rend difficile la collecte d'insectes sur cette culture. Par la suite, le terme «population» fait référence aux individus MCB collectés auprès de la même plante hôte au même endroit (champ ou point de collecte) à la même date. Même si nous ne pouvions pas trouver d'endroits hébergeant le MCB sur des plantes sauvages et cultivées, avoir des échantillons sur la même plante de différentes localités a aidé à déterminer l'effet dû à la distance, et avoir des échantillons de la même localité sur différentes plantes sauvages a aidé à déterminer l'effet des plantes. Au total, 451 chenilles ont été échantillonnées et chaque individu a été conservé dans de l'éthanol (95%) avant l'extraction de l'ADN.

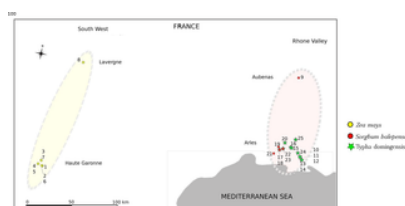


Figure 1. Localisation géographique de S. échantillons de nonagrioides (MCB).

Les ellipses représentent les deux régions étudiées (jaune: sud-ouest et marron: vallée du Rhône); les carrés colorés distinguent le comté. Les cercles jaunes et rouges représentent des échantillons de MCB prélevés sur *Zea mays* et *Sorghum halepense*, respectivement; les étoiles vertes représentent des individus prélevés sur *Typha domingensis*. Une superposition d'étoile verte et correspond de cercle rouge pour les localités dans lesquelles les insectes ont été récoltés sur les deux *S. halepense*, et *T. domingensis*.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.g001>

Population	Locality	Host Plant	Date	Latitude	Longitude	Size
1	Langage 1 (01)	Z. mays	March 12	43.3695	1.9495	30
2	Langage 2 (01)	Z. mays	March 12	43.3746	1.2807	30
3	St-Jean-de-Bouillan (01)	Z. mays	March 12	43.4448	1.0907	29
4	Langage 3 (01)	Z. mays	March 19	43.3689	1.9256	29
5	Langage 4 (01)	Z. mays	March 19	43.3699	1.199	29
6	Pleuchanville (01)	Z. mays	March 19	43.4095	1.9792	29
7	Cantemerle (01)	Z. mays	March 19	43.4713	1.9792	29
8*	Langage 001	Z. mays	May 08	44.78	1.73	3
9*	Adieu (07)	S. halapense	July 12	44.569	4.698	8
10*	Adieu 2 (07)	Z. domingensis	July 12	43.885	4.714	8
11	Adieu 1 (07)	Z. domingensis	July 12	43.885	4.714	30
12	Adieu 3 (07)	Z. domingensis	July 12	43.882	4.713	29
13*	Adieu 4 (07)	Z. domingensis	July 12	43.883	4.744	3
14	Adieu 7 (07)	Z. domingensis	July 12	43.852	4.717	19
15	Adieu 1 (07)	Z. domingensis	July 12	43.883	4.688	8
16*	Adieu 8 (07)	Z. domingensis	July 12	43.822	4.589	8
17	Adieu 22 (07)	S. halapense	July 12	43.109	4.639	48
18	Adieu 12 (07)	Z. domingensis	July 12	43.938	4.638	48
19*	Adieu 13 (07)	S. halapense	July 12	43.42007	4.62002	2
20*	Adieu 14 (07)	Z. domingensis	July 12	43.646	4.513	8
21	Adieu 15 (07)	S. halapense	July 12	43.561	4.513	30
22	Adieu 16 (07)	Z. domingensis	July 12	43.485	4.486	30
23	Adieu 18 (07)	S. halapense	July 12	43.685	4.486	30
24	Adieu 17 (07)	Z. domingensis	July 12	43.584	4.486	2
25	Adieu 19 (07)	Z. domingensis	July 12	43.527	4.486	8

* These populations are not well populated given the small size, but are individuals collected from the same host plant in the same location as the main data.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.t001>

Tableau 1. S . Caractéristiques de la population *nonagrioides* et coordonnées de l'emplacement de l'échantillon.

Z. mays : plante cultivée, *T. domingensis* et *S. halapense* : plante sauvage. Le numéro entre parenthèses dans la colonne des localités est le numéro du département (Lot: 46; Haute-Garonne: 31; Bouches-du-Rhône: 13; Ardèche: 07).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.t001>

Analyse moléculaire

Les extractions d'ADN ont été réalisées sur des larves de troisième stade (corps entier) à l'aide du kit Qiagen® Dneasy Blood and Tissue. Les loci microsatellites utilisés ont été développés par Capdevielle *et al.* en 2012 (données non publiées) utilisant le séquençage de nouvelle génération, confirmé par amplification, qui nous a permis d'identifier 17 marqueurs appropriés (SN01; SN16; SN20; SN44; SN15; SN22; SN37; SN18; SN25; SN34; SN42; SN21; SN32; SN45; SN68; SN59; SN61). Afin de développer des amplifications PCR multiplex efficaces et fiables, ces 17 marqueurs microsatellites ont été testés dans des combinaisons de trois à quatre locus par réaction d'amplification. Cinq multiplexes présentant des profils d'amplification clairs et sans ambiguïté ont été sélectionnés: **multiplex 1** : SN01; SN16; SN20; SN44; **multiplex 2** : SN15; SN22; SN37; **multiplex 3**: SN18; SN25; SN34; SN42; **multiplex 4** : SN21; SN32; SN45; **multiplex 5** : SN68; SN59; SN61. La PCR finale consistait en 5 µl de Platinum® Multiplex PCR Master Mix (Applied Biosystems®), 1 µl Primer Mix, 3 µl de H₂O et 1 µl d'ADN.

Les amplifications ont été réalisées dans un thermocycleur à 96 puits en utilisant le programme suivant: 5 mn à 95 ° C pour activer la taq polymérase, suivi de 25 cycles de dénaturation de 30 s à 95 ° C, 30 s pour un recuit d'amorce à 55 ° C et 30 s extension à 72 ° C, et extension finale de 5 mn à 72 ° C. Les fragments amplifiés ont été détectés par un séquenceur capillaire ABI 3130xl (Applied Biosystems®). Les profils microsatellites et la notation des allèles ont été réalisés à l'aide du logiciel GeneMapper (version 4.0). Le score du génotype a été vérifié manuellement pour chaque individu. Deux loci ayant trop de données manquantes (SN32 et SN61) et deux autres, qui n'étaient pas du tout polymorphes dans nos échantillons (SN25 et SN68), ont été supprimés. Les 13 loci microsatellites restants ont été analysés séparément pour VÉRIFIER LEUR conformité aux attentes d'équilibre de Hardy-Weinberg (HW) à l'aide de GENEPOP4.0.1 [20].

Les lépidoptères sont connus pour avoir une fréquence élevée d'allèles nuls [21 , 22]. Ces allèles sont dus à une variation nucléotidique dans la région flanquante et font apparaître un locus homozygote, ou n'entraînent aucune amplification si les deux allèles au locus sont nuls. La présence d'allèles nuls pouvant surestimer les statistiques F [23], nous avons vérifié leur présence et estimé leurs proportions à l'aide du logiciel INEst [24]. Six loci étaient suspects de présenter des allèles nuls (SN 01; SN16; SN 21; SN22; SN 37 et SN 44). Le biais introduit par les allèles nuls sur les statistiques F est considéré comme significatif lorsque leur fréquence est supérieure à 0,2 [23 , 25 , 26]. Nous avons donc éliminé tous les loci suspects ayant des fréquences supérieures à 0,2 (SN 16 et SN59), ce qui conduit aux 11 marqueurs microsatellites utilisés dans cette étude.

analyses statistiques

Diversité génétique.

La diversité génétique des populations a été évaluée pour les populations représentées par au moins 5 individus, en estimant la richesse allélique (A_r), à l'aide du logiciel F_{STAT} v2.9.3.2 [27], et le nombre d'allèles par locus, les observés (H_o) et hétérozygotie attendue sans biais (H_e) pour chaque locus dans chaque population, en utilisant le logiciel GENETIX v4.05 [28]. Nous avons utilisé les logiciels Genetix et FreeNA pour estimer les valeurs F_{IS} pour chaque population et les valeurs F_{ST} par paires entre toutes les paires de populations, entre les régions, les comtés, les localités ou les usines, et l'ensemble des F_{ST} valeurs. L'intervalle de confiance F_{IS} à 95% (IC à 95%) et la signification F_{ST} ont été calculés sur la base de 1000 bootstraps sur les loci.

Structure génétique du MCB.

Un arbre de voisinage a été construit sur la base des distances de Cavalli-Sforza et Edward (1967) en utilisant POPULATIONS v 1.2.32 [29]. La fiabilité de chaque nœud a été estimée par 1 000 ré-échantillonnages des données sur les loci. Nous avons également réalisé une mise à l'échelle multidimensionnelle non métrique (MDS), un équivalent non linéaire de l'analyse des coordonnées principales, qui nous a permis d'optimiser la représentation graphique des données de distance génétique. La structure génétique de la population a été davantage caractérisée à l'aide d'approches d'assignation bayésienne mises en œuvre dans STRUCTURE 2.3.4 [30], TESS 2.3.1 [31] et GENELAND 4.06 [32].

Bien que TESS et GENELAND puissent prendre en compte les informations géographiques dans la définition des clusters, cette option n'a pas été utilisée. Elle aurait favorisé les facteurs spatiaux au détriment des facteurs écologiques que nous entendions comparer dans notre étude. Pour STRUCTURE et TESS, le modèle «Admixture» a été réalisé, permettant à K de varier de 2 à 10 (5 répétitions de $3,10^4$ itérations de rodage suivies de $7,10^6$ itérations pour STRUCTURE et $7,10^5$ itérations pour TESS, pour chaque valeur de K). Pour la STRUCTURE, nous avons utilisé un modèle avec des fréquences alléliques corrélées [33] et la meilleure solution a été identifiée à l'aide des statistiques ΔK [27]. Pour TESS, nous avons réalisé le modèle Auto-Régressif Conditionnel (CAR) avec une tendance spatiale (ψ) fixée à zéro, très proche de l'algorithme implémenté dans STRUCTURE [30 , 33]. Les résultats obtenus avec les différentes valeurs de K ont été comparés en utilisant le critère d'information d'écart (DIC). Afin d'identifier l'existence de solutions distinctes à travers les réplicats TESS et STRUCTURE, nous avons utilisé le logiciel CLUMPP v1.1.2 [34] pour calculer un coefficient de similarité symétrique entre les différents réplicats (algorithme glouton, 100 séquences d'entrée aléatoires, statistique G'). L'analyse réalisée avec GENELAND a utilisé un modèle non spatial et corrélé les fréquences

d'allèles entre les clusters [33], avec un nombre d'itérations de 106, un amincissement de 100, et avec le nombre possible de grappes variant de 1 à 20. La gravure a été fixée à 2000 (20% des itérations enregistrées) après visualisation de la trace postérieure. L'analyse de la chaîne post-processus a considéré une grille de 100 sur 100 pour la cartographie.

Enfin, nous avons réalisé un clustering DAPC non bayésien basé sur PCA et analyse discriminante [35] en utilisant la commande find.clusters implémentée dans le package adegenet R.

Des affichages graphiques des probabilités d'attribution individuelles ont été générés à l'aide de Distruct v1.1 [36].

Corrélation entre les distances génétiques et géographiques.

L'isolement par distance (IBD) a été testé en utilisant des individus comme unité de réplication. Elle a utilisé une régression linéaire de $F_{ST} / (1 - F_{ST})$ estimée par a_{values} , par le logarithme des distances géographiques, comme proposé par Rousset [37] à l'aide du logiciel GENEPOP v4.0.1 [20], tandis que la relation statistique a été testée à l'aide du Coefficient de corrélation de rang de Spearman (permutations).

Effets sur les plantes et la localité.

Des indices de diversité génétique ont été utilisés pour étudier les différences entre les insectes prélevés sur différentes plantes hôtes ou à différents endroits. Pour cela, nous avons utilisé l'analyse non paramétrique de la variance de Kruskal-Wallis en utilisant les populations comme unité de répétition, suivie d'une comparaison multiple *post-hoc* (test de la somme des rangs de Wilcoxon ajusté par un Bonferroni séquentiel lorsque des effets significatifs sont détectés), en utilisant R [38]. Pour distinguer l'effet de la géographie et de la plante hôte dans la différenciation génétique entre les populations de MCB, nous avons réalisé une analyse permutationnelle multivariée de la variance (PAMOVA), une extension de l'analyse moléculaire de la variance (AMOVA) [39] qui nous a permis d'estimer les effets de manière non hiérarchique, soit en tant qu'effet principal, soit en tant qu'effet résiduel, et ainsi rendre compte de la corrélation entre les facteurs [40]. L'importance de la région, de la localité et des plantes a été considérée de manière séquentielle par des analyses permutationnelles utilisant la fonction *adonis* implémentée dans le package vegan R [41]. Les effets marginaux des plantes ont été estimés après prise en compte de l'effet de localité, afin d'évaluer la structure due à l'usine uniquement. Pour évaluer l'effet de la géographie sur la différenciation génétique, nous avons effectué des tests de manteau dans les différents échantillons de plantes hôtes dans le sud-ouest et dans la vallée du Rhône séparément et parmi tous les ensembles de données.

Résultats

Diversité génétique intra-population

La richesse allélique (A_r) et l'hétérozygotie attendue (H_e) variaient respectivement de 1,32 à 1,56 (moyenne de 1,46) et de 0,32 à 0,56 (moyenne de 0,46) (tableau 1). Le nombre d'allèles par locus variait de 2 (locus 11) à 13 (locus 2) avec une moyenne de 5,8 (tableau S2). L'écart moyen par rapport aux attentes du PS était variable d'une population à l'autre, le F_{IS} variant de 0,15 à -0,19 (moyenne de 0,032). Ces indices de diversité génétique intra-population n'étaient pas significativement différents parmi les insectes prélevés dans les deux régions (le sud-ouest et la vallée du Rhône; $P = 0,6$ pour H_e , $P = 0,55$ pour H_o ; $P = 0,14$ pour F_{IS} , $P = 0,6$ pour A_r), des différentes populations au sein des régions ($P = 0,46$ pour H_e , $P = 0,46$ pour H_o ; $P = 0,46$ pour F_{IS} , $P = 0,46$ pour A_r) et des trois plantes hôtes différentes ($P = 0,24$ pour H_e , $P = 0,84$ pour H_o ; $P = 0,16$ pour F_{IS} , $P = 0,24$ pour A_r) ou maïs vs plantes hôtes sauvages ($P = 0,6$ pour H_e , $P = 0,55$ pour H_o ; $P = 0,14$ pour F_{IS} , $P = 0,597$ pour A_r) (tableau 2).

Population	Localité	H_e (95% CI)	H_o (95% CI)	F_{IS} (95% CI)	A_r
1	Longages 1 (S1)	0,457 (0,27)	0,457 (0,27)	0,000 (-0,24-0,002)	1,43
2	Longages 2 (S1)	0,468 (0,28)	0,468 (0,28)	0,000 (0,000-0,19)	1,46
3	St Charles de Borneo (S1)	0,451 (0,27)	0,451 (0,26)	0,101 (0,019-0,18)	1,43
4	Longages 4 (S1)	0,473 (0,29)	0,473 (0,29)	0,000 (0,000-0,19)	1,47
5	Longages 4 (S1)	0,469 (0,29)	0,469 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
6	Longages 5 (S1)	0,466 (0,29)	0,466 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
7	Castellon (S1)	0,469 (0,29)	0,469 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
8	Castellon (S1)	0,469 (0,29)	0,469 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
9	Castellon (S1)	0,469 (0,29)	0,469 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
10	Arles 1 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
11	Arles 2 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
12	Arles 3 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
13	Arles 4 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
14	Arles 5 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
15	Arles 6 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
16	Arles 7 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
17	Arles 8 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
18	Arles 9 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
19	Arles 10 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
20	Arles 11 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
21	Arles 12 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
22	Arles 13 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
23	Arles 14 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
24	Arles 15 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
25	Arles 16 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
26	Arles 17 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
27	Arles 18 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
28	Arles 19 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46
29	Arles 20 (S1)	0,464 (0,29)	0,464 (0,29)	0,000 (0,019-0,18)	1,46

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.t002>

Tableau 2. Indices de diversité génétique par population (populations d'au moins 5 individus); SD: écart type; IC: intervalle de confiance; H_e : hétérozygotie attendue impartiale; H_o : hétérozygotie observée, F_{IS} : coefficient de consanguinité et richesse allélique A_r .
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.t002>

Regroupement génétique

Les modèles d'adjoints (TESS et STRUCTURE) ont donné des résultats comparables et différaient de GENELAND (Fig 2). Le nombre optimal de clusters était $K = 3$ pour STRUCTURE, alors que dans l'analyse avec le logiciel TESS, la courbe DIC n'a pas atteint strictement un plateau (S1 Fig). Cependant, lorsque K était supérieur à 4, les solutions proposées par TESS incluait des grappes vides, de sorte que la structure génétique observée était très similaire aux solutions obtenues pour $K = 4$. Pour ces raisons, nous nous concentrons sur $K = 4$ comme meilleure solution TESS; l'un des clusters dans TESS (solution $K = 4$) n'a apporté qu'une petite contribution mélangée. Parmi les cinq répétitions effectuées avec le nombre optimal de clusters pour STRUCTURE et TESS, nous avons trouvé des résultats très similaires (Fig 2, S2 et S3 Figs). Les populations du sud-ouest (Haute Garonne et Lavergne) dans TESS et la population d'Arles 4 dans TESS et STRUCTURE étaient très peu mélangées et constituées majoritairement d'un seul cluster. Toutes les autres populations ont été constituées d'individus mélangés, soutenant des niveaux élevés de flux génétique continu parmi toutes les populations analysées (figure 2). Les résultats ont révélé dans les deux analyses que la population d'Arles 4 était clairement différente de toutes les autres populations, même des spécimens de MCB prélevés dans des localités très proches (Fig 2). Les résultats de GENELAND (modèle sans mélange et non spatial) étaient différents. Un fort regroupement local avec 10 clusters correspondant aux populations locales a été observé (Fig 2). Les individus de différentes localités, même très proches, étaient généralement affectés à des grappes différentes, et les individus de la même localité étaient généralement assignés à la même grappe unique (sauf pour Longages 4). Le F_{IS} dans les 10 grappes variait de -0,18 à 0,15 avec une moyenne de -0,01, ce qui suggère que les grappes définies étaient proches de l'équilibre de Hardy Weinberg. D'autre part, en utilisant le DAPC sans modèle, le BIC présente des valeurs minimales pour le nombre de clusters entre 20 et 29 (S4 Fig) sans signal géographique (S5 Fig).

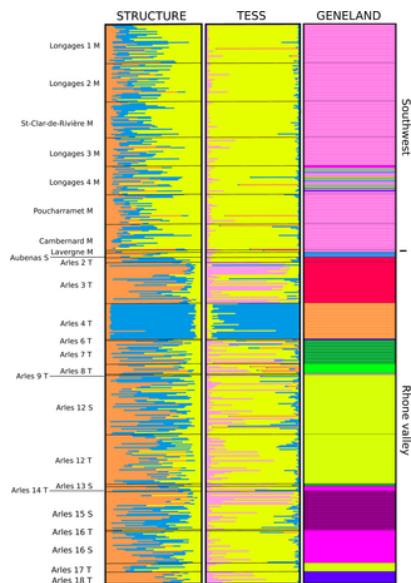


Figure 2. Structure génétique de *S. nonagrioides* dans le sud de la France fournis par le clustering bayésien (structure (K = 3), TESS (K = 4) et Geneland (K = 10).

Chaque fine ligne verticale correspond à un individu. Les segments colorés représentent la proportion du génome de chaque individu attribué à chaque cluster génétique.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.g002>

Plante hôte et structure génétique associée géographiquement

L'analyse PAMOVA a été réalisée en considérant les différents facteurs (région, comté, localité ou plante) seuls, comme effet marginal, ou au sein de sous-échantillons pour chaque plante hôte (c'est-à-dire des individus collectés sur la même plante hôte quelle que soit la localité de collecte) ([Tableau 3](#)). Nous avons observé que tous les facteurs étaient significatifs lorsqu'ils étaient considérés soit seuls ($P < 10^{-5}$, $F_{ST} = 0,057$ chez les plantes hôtes, [Fig.3](#)) ou comme un effet marginal imbriqué dans leur supérieur hiérarchique (comté dans les régions, $P < 10^{-5}$; localité dans le comté, $P < 10^{-4}$), des plantes à l'intérieur des localités ($P = 0,0003$) et réciproquement des localités à l'intérieur des usines ($P < 0,0001$). Lorsque l'on considère la différenciation génétique entre les localités situées dans les sous-échantillons de chaque plante hôte, la différenciation géographique a été significative pour *T. domingensis* et *S. halepense* ($P < 0,0001$), mais n'a pas été significative pour le maïs, bien que la distance géographique moyenne entre *T. domingensis* localités était plus petite (16,2 km en moyenne) que entre *S. halepense* ou localités de maïs (49,1 et 44,2 km en moyenne, respectivement). Cette différence de structure géographique selon l'espèce végétale peut être visualisée par des représentations MDS ([La figure 3](#)), où le regroupement des échantillons dans la localité peut être vu à *T. domingensis* et *S. halepense* mais pas pour les échantillons de maïs. Cela indique que les individus collectés sur les plantes hôtes sauvages (*T. domingensis* et *S. halepense*) ont une structure plus géographique par rapport aux personnes recueillies sur le maïs, ce qui suggère que les espèces végétales hôte peut influencer sur la propension du papillon à se disperser ([figure 3](#)).

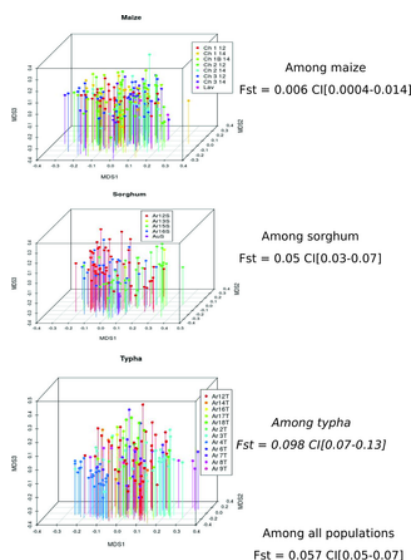


Fig 3. Représentation à l'échelle multidimensionnelle de la distance génétique entre les populations locales du maïs, du *Sorghum halepense* et du *Typha domingensis*, et des valeurs F_{ST} parmi les individus de chaque plante hôte et parmi toutes les populations.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.g003>

	Factor	df	Var. princ.	F	P-value	F _{crit}
M	Region	2	0,014	0,006	0,000	0,000
	Country	2	0,001	0,004	0,000	0,000
	Localities	20	0,172	0,082	0,000	0,001
	Plant	2	0,042	0,209	0,000	0,001
	Country within region	2	0,006	0,003	0,000	0,000
N	Region	2	0,002	0,001	0,000	0,000
	Country	2	0,001	0,001	0,000	0,000
	Localities	20	0,141	0,072	0,000	0,001
	Plant	2	0,007	0,030	0,000	0,001
	Country within region	2	0,001	0,001	0,000	0,000
M	Region	2	0,001	0,001	0,000	0,000
	Country	2	0,001	0,001	0,000	0,000
	Localities	20	0,141	0,072	0,000	0,001
	Plant	2	0,007	0,030	0,000	0,001
	Country within region	2	0,001	0,001	0,000	0,000

Tableau 3. Analyse permutatonnelle de la variance moléculaire (PAMOVA), en utilisant la matrice de distances Cavalli-Sforza et Edward avec 10⁴ permutations.

a) Analyse avec un facteur b) effet marginal c) analyse sur une seule espèce de plante hôte.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.t003>

Les modèles IDB corroborent ce résultat. Pour tenir compte de la différence de taille d'échantillon entre les populations, nous avons effectué des tests de Mantel au niveau individuel (Rousset 2000). Les résultats sont présentés dans le [tableau 4](#). Les tests de Mantel sur l'ensemble des données ont montré que la distance géographique n'expliquait que légèrement la différenciation génétique observée (pente = 0,005; distance maximale entre les populations ≈ 280 km). La diversité génétique n'a montré aucun modèle significatif de MII dans le sud-ouest (mays) non plus dans la vallée du Rhône (sud-ouest: P = 0,170; vallée du Rhône: P = 0,220), ce qui reflète probablement des niveaux très élevés de flux de gènes efficaces. Cependant, lorsque l'on considère les plantes hôtes distinctes, nous avons observé tendance significative IBD dans la vallée du Rhône (P = 0,0006) sur des échantillons de *S. halepense* mais pas sur des échantillons de *T. domingensis* (P = 0,23). Pourtant, dans *T. domingensis*, la différenciation génétique était forte, même à courte distance (F_{ST} = 0,181 entre Arles 3 et Arles 4 à une distance de 0,137 km) ([tableau S3](#)). Ceci est illustré par l'interception importante de la régression IBD dans cette plante hôte ([tableau 4](#)). En revanche, la valeur F_{ST}, sur des échantillons de *S. halepense* dans la vallée du Rhône, était faible à courte distance (F_{ST} = 0,02–0,03 à Arles à une distance de 4,5–13 km), et a augmenté à 0,147–0,30 entre Arles et Aubenas à une distance de 99 à 113 km. Ceci est illustré par la plus petite intersection et la plus grande pente de cette espèce hôte ([Tableau 4](#)). Dans le maïs, la différenciation était faible à faible distance et n'augmentait pas avec la distance.

Sub sample	Slope	P-value	CI Slope	Intercept	CI Intercept
All Data	0,005	1,73E-06	[0,000-0,001]	0,11	[0,002-0,216]
Southwest (maïs)	0,006	0,17	[0,000-0,012]	0,09	[0,001-0,082]
Rhône Valley	0,006	0,22	[0,000-0,012]	0,09	[0,001-0,082]
Valley (domingensis)	0,006	0,22	[0,000-0,012]	0,09	[0,001-0,082]
Southwest (halepense)	0,18	0,0006	[0,000-0,34]	0,79	[0,499-1,082]

Tableau 4. Test de Mantel de différenciation géographique entre individus (Rousset 2000).

Les valeurs p ont été calculées sur 10 000 permutations.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.t004>

Discussion

Existence de races hôtes

L'existence de races d'hôtes, c'est-à-dire de populations génétiquement différenciées spécialisées sur différents hôtes, a été démontrée chez plusieurs espèces de lépidoptères [42] et en particulier chez *Ostrinia nubilalis* [12 , 14 , 18 , 43]. Dans notre étude, la différenciation génétique due à la plante hôte, était limitée mais significative (F_{ST} = 0,01, 4% de variance expliquée). Il était encore important dans sympatrie entre *S. halepense* et *T. domingensis* (F_{ST} = 0,02 à Arles 12 et F_{ST} = 0,05 à Arles 16). Il a été observé dans l'AMOVA comme un effet marginal imbriqué dans la localité. Des différences génétiques similaires entre plantes ont été observées par Leniaud (2006) sur la base de seulement 3 marqueurs d'allozymes polymorphes entre les populations de MCB collectées sur maïs et *sorgho* (F_{ST} = 0,01) dans le sud de la France. A titre de comparaison, le niveau de différenciation entre les mono- et plante hôte dicotylédones variantes de la pyrale du maïs (ECB), maintenant considérés comme des espèces différentes (*Ostrinia nubilalis* et *O. Scapularis*, respectivement) [13] va de F_{ST} = 0,016 [18] à F_{ST} = 0,026 [12] pour les marqueurs allozymes et F_{ST} entre 0,032 et 0,053 pour les marqueurs AFLP [13]. La différenciation plus faible entre le MCB que les variantes végétales ECB en Europe, est illustrée par les analyses de clustering bayésien STRUCTURE, qui ont séparé les espèces d'*Ostrinia* [13] mais n'ont pas séparé les variantes de MCB dans notre étude. En fin de compte, les populations hôtes de l'ECB ont été considérées comme des espèces différentes sur la base des différences de moment d'émergence des papillons et de composition des phéromones sexuelles [44]. En Afrique, il existe des espèces sœurs MCB, avec différents niveaux de spécialisation vers la plante hôte ou l'habitat [11]. Le tableau général est donc une espèce généraliste attaquant le maïs et des parents sauvages plus spécifiques. En Europe, un échantillonnage répétitif du MCB au cours de l'année serait nécessaire pour évaluer la stabilité de la différenciation des plantes. Notez que *S. nonagrioides* sur le maïs pond sous les enroulements de jeunes feuilles de feuilles et dans nos unités d'élevage, en particulier sur des rouleaux de feuilles de papier servant de substituts structurels, absents dans les dicotylédones [45 , 46]. Le MCB échantillonné par Leniaud [18] sur les dicotylédones en Europe peut donc exprimer un comportement d'oviposition différent avec une base génétique probable, par opposition aux populations de monocotylédones de la présente étude. Sinon, *S. Nonagrioides* oviposition et les traits de préférence d'alimentation des larves peuvent être transmis entre les stades et les générations non pas génétiquement, mais en apprenant des signaux chimiques végétaux transférés à travers les stades et la génération [47]. Ce fait a reçu beaucoup d'attention chez les insectes phytophages en raison de son implication possible dans la spéciation écologique et de son implication dans la gestion des ravageurs des cultures [48 , 49]; il a été documenté chez les lépidoptères [50 , 51]. Dans leur méta-analyse des lépidoptères, Petit *et al.* (2015) ont rapporté que la transmission la plus efficace de la préférence a été obtenue dans des études où le caractère était la préférence de ponte des adultes et l'exposition au signal chimique au stade larvaire [52]. Cette transmission de préférence de l'alimentation des larves aux caractères de ponte des adultes a également été observée dans le MCB [52]. De tels traits peuvent conduire à la structure génétique liée à l'hôte que nous avons observée dans cette étude, sans qu'il soit nécessaire d'invoquer la préférence basée sur la génétique, au moins parmi les espèces hôtes monocotylédones. Par conséquent, notre étude ne démontre pas la présence de races hôtes dans la MCB, mais des populations plus ou moins sédentaires sur les colonies de peuplement de plantes sauvages, peut - être expliqué par la biologie connue de *S. nonagrioides* concernant la transmission des préférences entre les stades de développement.

Résultats contrastés et complémentaires entre les méthodes de clustering bayésiennes

Notre étude a montré des résultats contrastés entre les modèles GENELAND non mélangé et TESS-STRUCTURE mélangé. Les clusters GENELAND du Sud-Est de la France correspondaient exactement aux populations locales. Les clusters TESS et STRUCTURE étaient plus homogènes géographiquement. Seule la population d'Arles 4 formait un cluster distinct dans les analyses mélangées, tandis que la plupart des emplacements sur les plantes hôtes sauvages formaient différents groupes dans l'analyse GENELAND non mélangée. Safner *et coll.* ont montré par simulation que GENELAND détecte mieux les barrières perméables que TESS et d'autres méthodes de regroupement [53]. Kalinowski a également suggéré que STRUCTURE ne détecte pas toujours au sein d'une structure génétique d'espèce [54]. Notre étude a confirmé les résultats de Safner *et al.* (2011) et Kalinowski (2011). GENELAND a capturé une structure locale qui n'a pas été capturée par TESS et STRUCTURE. Cette structure locale est confirmée par les valeurs F_{ST} observées à courte distance entre les populations. Les deux approches fournissent des informations complémentaires sur la structure de la population du MCB et semblent fonctionner à des échelles différentes. Nous discutons ensuite de la manière dont les autres statistiques réalisées dans cet article mettent en lumière la raison de ces différences et, par la suite, la biologie de la population de MCB.

L'existence et la nature de la structure génétique dépendent de la plante hôte

De nombreux auteurs [55 , 56] ont considéré *S. nonagrioides* en tant qu'espèce sédentaire. Dans notre étude, une structure génétique significative a été observée parmi les sites d'échantillonnage ($F_{ST} = 0,04$, 17% de variance expliquée dans PAMOVA). Les tests mantelliques de la distance génétique par rapport à la distance géographique étaient globalement significatifs avec une pente extrêmement faible indiquant que la distance joue un faible rôle dans la différenciation génétique ([tableau 4](#)). Pourtant, un arbre de jonction de voisins ([S6 Fig](#)) et le modèle DAPC libre ([S5 Fig](#)) n'a pas montré de signal géographique alors que les clusters bayésiens supposant un modèle mélangé ont montré très peu de signal géographique. D'autres études, se concentrant uniquement sur le maïs, n'ont pas trouvé de différenciation génétique entre les populations de MCB de localités parfois très éloignées. En effet, Margaritopoulos *et al.* (2007), à l'aide de marqueurs AFLP, n'ont pas trouvé de différences génétiques entre les populations collectées sur des sites distants de 1 800 km, d'Axioupoli (Grèce) à Toulouse (France), et De La Poza *et al.* (2008) n'ont pas trouvé de MII significative dans le MCB collecté en Europe, en utilisant des marqueurs RAPD [9 , 10]. De même, Buès *et al.* (1996) ont trouvé de faibles différenciations au niveau de 12 loci d'allozymes parmi les populations de MCB ($F_{ST} = 0,064$) collectées à travers le Maroc, le nord de l'Espagne et le sud de la France [8]. Ces auteurs émettent l'hypothèse que les insectes pourraient voler sur de longues distances, non pas à travers les Pyrénées, mais via les côtes atlantiques ou méditerranéennes, créant ainsi un flux génétique entre les populations. Jones *et coll.* (2016) ont enregistré des performances de vol d'insectes captifs dans un moulin à vent et comparé 24 espèces de noctuelles. Ils ont constaté que les distances totales parcourues pendant la nuit varient de 597 m à 12 352 m avec une valeur moyenne de 4 566 m [57]. Même si cette méthode surestime certainement les distances parcourues dans des conditions de terrain, où le vol peut ne pas être linéaire, elle suggère que les individus MCB pourraient se disperser sur moins de 12 kilomètres au cours de leur vie [58], donc le vol longue distance serait réalisé sur plusieurs générations. La prise en compte, pour la première fois, des plantes sauvages et cultivées dans notre analyse met en lumière le débat sur le comportement de dispersion du MCB: le modèle non mélangé GENELAND et la représentation MDS suggèrent que le modèle d'IBD dépend de la plante hôte. Grappes bayésiennes GENELAND ont été très localisées sur *S. halepense* et *T. domingensis* et très régional sur le maïs (une grappe sur une distance maximale de 160 km). Représentation MDS montre également la structure géographique plus forte sur *T. domingensis* et *S. halepense* sur le maïs. L'absence d'effet de distance géographique sur la différenciation du MCB du maïs et l'effet possible sur le MCB des plantes sauvages est en accord avec Leniaud (2006), qui a échantillonné le MCB sur différentes plantes hôtes dans le sud de la France et a trouvé des MICI significatives dans des groupes de plantes autres que le maïs et des MICI groupe maïs [18].

Nos résultats et autres expériences directes soutiennent donc fortement les fortes capacités de dispersion du maïs MCB contrairement à ce qui est souvent allégué jusqu'à présent.

Implication pour la gestion MCB

Comprendre les relations entre les populations de ravageurs des cultures vivantes dans les zones cultivées et non cultivées est essentiel pour un contrôle efficace à l'échelle du paysage. À notre connaissance, il s'agit de la première étude génétique des populations de MCB incluant des plantes non cultivées. Ce papillon est un ravageur sérieux du maïs dans le sud de la France, et une question liée à sa lutte est sa capacité à utiliser des plantes sauvages comme hôte alternatif. En Afrique, le MCB développe des populations de nombreuses plantes sauvages, dont une espèce *Typha* [59]. Dans le sud-ouest de la France, grande zone de culture du maïs, le MCB a été assez rarement trouvé sur des plantes sauvages après des recherches successives depuis 2011 (Kaiser, non publié). En Camargue (sud de la vallée du Rhône), où les champs de maïs sont rares, nous avons observé sur *S. halepense* ou *T. domingensis* plantes hôtes sauvages (Naino Jika et Le Ru, données non publiées). Cela suggère que les populations peuvent se spécialiser localement sur la ressource la plus abondante. Dans l'ensemble, le résultat suggère des dynamiques de population relativement variées et séparées sur les plantes hôtes des trois études. Notre hypothèse est que pour les populations de maïs, la taille des populations est importante mais la rotation des cultures impose la dispersion des insectes, augmentant ainsi le nombre effectif total de migrants ($N_e \times m$), paramètre critique pour réduire la structure de la population. En Camargue, *S. halepense* et *T. domingensis* représentent plus d'établissements pérennes que le maïs, car ils se développent à partir de rhizomes dans des zones humides non cultivées et sont tous deux résistants aux inondations et aux sécheresses. Cette situation a permis la mise en place d'un modèle de MICI observée pour les populations de papillons nocturnes sur *S. halepense*. Dans *T. domingensis* d'autre part, la structure génétique de la population de papillons est forte mais ne dépend pas de la distance. Des données plus précises sur l'évolution des populations de plantes et de papillons de nuit au cours de l'année sont nécessaires pour comprendre les facteurs de la structure géographique observée. L'hypothèse selon laquelle la présence de parents sauvages n'augmente pas ou pourrait même diminuer la dynamique des populations de maïs par maladaptation reste à confirmer. L'échantillonnage du MCB dans les zones non cultivées doit donc être réalisé dans toute l'Europe, notamment parce que le biotope est favorable à son développement, à savoir les berges, les étangs, les zones humides, les estuaires comme dans la vallée du Rhône, en Afrique [59] ou en Iran [56 , 60] existe dans toute l'Europe.

Renseignements à l'appui

S1 Fig. Valeur A-delta K en fonction de k (STRUCTURE).

B- Valeur du critère d'information d'écart en fonction de K (TESS). K est le nombre de grappes génétiques inférées.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.s001>

(TIFF)

S2 Fig. Cinq répétitions de la solution optimale STRUCTURE (K = 3).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.s002>

(TIFF)

S3 Fig. Cinq répétitions de la solution optimale TESS (K = 4).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.s003>
(TIFF)

S4 Fig. Courbe de critère d'information bayésienne en fonction de K, le nombre de clusters inférés.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.s004>
(TIF)

S5 Fig. Structure génétique de *S. nonagrioides* dans le sud de la France fournis par l'analyse discriminante des principaux composants (DAPC) (K = 20).
Chaque fine ligne verticale correspond à un individu. Les segments colorés représentent la proportion du génome de chaque individu attribué à chaque cluster génétique.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.s005>
(TIF)

S6 Fig. Arbre de jonction de voisins entre les populations.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.s006>
(TIF)

Tableau S1. Données microsatellites.

Ind: ID individuel, Pop: population putative d'individus, à partir de la colonne 4, marqueurs microsatellites utilisés.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.s007>
(DOCX)

Tableau S2. Nombre d'allèles par locus et par population.
Pop: population putative, Loc: loci microsatellites.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.s008>
(DOCX)

Tableau S3. Fst par paire en utilisant ENA (Weir 1996).

Localité: Localité, Lo: Longages, Pou: Poucharamet, Cam: Cambarnard, Lav: Lavergne, Ar: Arles. Département: Département, 07: Ardèche, 13: Bouches du Rhône, 46: Lot, 31: Haute Garonne. Reg.: Région. SW: Sud-ouest, RV: Vallée du Rhône #: Nombre de population.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230434.s009>
(DOCX)

Les références

1. Zanakis GN, Mariolis NA, Rodiatos AJ, Kesoglou AP, Paraskevagos EP, Dimou KN, et al. Lutte chimique contre les ravageurs du maïs *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) et *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae) en Grèce. In: Andreadis SS, Savopoulou-Soultani M, Ioannidis P (eds) Actes du 13e congrès entomologique panhellénique. Copycity, Thessalonique; 2009. pp. 302-303.
2. Galichet PF. Hibernation d'une population de *Sesamia nonagrioides* Lef. (Lep., Noctuidae) en France méridionale. *Agronomie*. 1982; 2: 561-566.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
3. Rousseau D. Maïs: la sésamie progress cap au nord, dans l'air marin et la douceur angevine: Progression de la sésamie dans les Pays-de-la-Loire: à gérer dans la région, à méditer ailleurs en France. *Phytoma-La Défense des Végétaux*. 2009; 622-623: 38-41.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
4. Santiago R, Cao A, Malvar RA, Butrón A. Est-il possible de contrôler la contamination par la fumonisine des grains de maïs en utilisant des génotypes résistants au foreur méditerranéen du maïs? *J Econ Entomol. Narnia*; 2013; 106: 2241-2246. pmid: 24224270
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
5. Eizaguirre M, Fantinou AA. Abondance de *Sesamia nonagrioides* (Lef.) (Lepidoptera: Noctuidae) sur les bords du bassin méditerranéen. *Psyché. Hindawi*; 2012. pp. 1-7.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
6. Gemsi G, Kamali K. Biologie, gamme d'hôtes et dommages causés par la pyrale du maïs au Khuzestan. *Entomologie appliquée et phytopathologie*. 1992; 1-2: 31-33.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
7. Moyal P, Tokro P, Bayram A, Savopoulou-soultani M, Conti E, Eizaguirre M, et al. Origine et statut taxonomique de la population paléarctique du foreur des tiges *Sesamia nonagrioides* (Lefèbvre) (Lepidoptera: Noctuidae). *Biol J Linn Soc*. 2011; 103: 904-922.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
8. Buès R, Eizaguirre M, Toubon JF, R. Albages Différences enzymatiques et écophysiologiques Entre populations de *S. nonagrioides* Lefèbvre (Lépidoptère: Noctuidae) originaires de l'ouest du bassin Méditerranéen. *Peut Entomol*. 1996; 128: 849-858.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
9. Margaritopoulos J, Gotosopoulos B, Mamuris Z, Skouras PJ, Voudouris KC, Bacandritsos N, et al. Variation génétique parmi les populations méditerranéennes de *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae) comme révélé par l'analyse de l'ADNmt RFLP. *Bull Entomol Res*. 2007; 97: 299. pmid: 17524161
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)

De La Poza M, Farinós GP, Beroiz B, F. Ortego, Hernández-Crespo P, P. Castañera Structure génétique de *S. nonagrioides* (Lefèbvre) dans la zone méditerranéenne. *Environ Entomol*. 2008; 37: 1354-1360.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

11. Kergoat GJ, Toussaint EFA, Capdevielle-Dulac C, Clamens AL, Ong'amo G, Conlong D, et al. La taxonomie intégrative révèle six nouvelles espèces liées au foreur des tiges du maïs méditerranéen *Sesamia nonagrioides* (Lefèbvre) (Lepidoptera, Noctuidae, Sesamiina). Zool J Linn Soc. 2015; 175: 244-270.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
12. Bourguet D, Bethenod MT, Trouvé C, Viard F. Diversité des plantes hôtes de la pyrale européenne du maïs *Ostrinia nubilalis* : quelle valeur pour le maïs Bt insecticide transgénique durable? Proc R Soc B Biol Sci. 2000; 267: 1177-1184. pmid: 10902683
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
13. Midamegbe A, Vitalis R, Malausa T, Delava É, Cros-Arteil S, Streiff R. Balayage du génome de la pyrale du maïs (*Ostrinia spp.*) Pour la divergence adaptative entre les espèces de frères et soeurs affiliées à l'hôte. Mol Ecol. 2011; 20: 1414-1430. pmid: 21375617
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
14. Orsucci M, Ramora B, Streiff R, Pommier A, Audiot P, Bourguet D, et al. Spécialisation de l'hôte impliquant l'attraction, l'évitement et la performance, chez deux espèces de papillons phytophages. J Evol Biol. 2015; 29: 114-125. pmid: 26406269
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
15. Prowell DP, McMichael M, Silvain JF. Analyse génétique multi-focale de l'utilisation de l'hôte, de l'introgression et de la spéciation dans les souches hôtes de la chenille légionnaire d'automne (Lepidoptera: Noctuidae). Ann Entomol Soc Am. 2006; 97: 1034-1044.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
16. Dumas P, Legeai F, Lemaître C, Scaon E, Orsucci M, Labadie K, et al. *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) Variantes de plantes hôtes: deux souches hôtes ou deux espèces distinctes? Genetica. 2015; 143: 305-316. pmid: 25694156
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
17. Ong'amo GO, Le Rü BP, Moyal P, Calatayud PA, Le Gall P, Ogot CKPO, et al. Diversité des plantes hôtes de *Sesamia calamistis* : Les séquences du gène du cytochrome b révèlent une différenciation génétique locale. Entomologia Experimentalis et Applicata. 2008. pp. 154-161.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
18. Leniaud L, Audiot P, Bourguet D, Frerot B, Genestier G, Lee SF, et al. Structure génétique des populations européennes et méditerranéennes de foreurs du maïs sur plusieurs plantes hôtes sauvages et cultivées. Entomol Exp Appl. 2006; 120: 51-62.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
19. Jarne P, Lagoda PJ. Microsatellites, des molécules aux populations et inversement. Trends Ecol Evol. 1996; 11: 424-9. pmid: 21237902
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
20. Raymond M, Rousset F. GENEPOP sur le Web (Version 3.4). URL <http://wbiomed.curtin.edu.au/genepop/>Mise à jour de Raymond Rousset. 1995;
21. Meglec E, Petenian F, Danchin E, D'Acier AC, Rasplus JY, Faure E. Forte similitude entre les régions flanquantes de différents microsatellites détectés dans chacune des deux espèces de lépidoptères: *Parnassius apollo* et *Euphydryas aurinia* . Mol Ecol. 2004; 13: 1693-1700. pmid: 15140111
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
22. Sinama M, Dubut V, Costedoat C, Gilles A, Junker M, Malausa T, et al. Défis du développement de microsatellites chez les lépidoptères: *Euphydryas aurinia* (Nymphalidae) comme étude de cas. Eur J Entomol. 2011; 108: 261-266.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
23. Chapuis MP, Estoup A. Allèles nuls microsatellites et estimation de la différenciation de la population \ n0.1093 / molbev / msl191. Mol Biol Evol. 2007; 24: 621-631. pmid: 17150975
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
24. Chybicki I, Burczyk J. Estimation simultanée des allèles nuls et des coefficients de consanguinité. J Hered. 2008; 100: 106-113. pmid: 18936113
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
25. Dakin EE, Avise JC. Allèles nuls microsatellites dans l'analyse de parenté. Hérité. 2004; 93: 504-509. pmid: 15292911
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
26. Ugelvig LV, Andersen A, Boosma JJ, Nash DR. Dispersion et flux de gènes dans l' *arion* rare et parasite du grand papillon bleu *Maculinea* . Mol Ecol. 2012; 21: 3224-3236. pmid: 22548466
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
27. Evanno G, Regnaut S, Goudet J. Détection du nombre de grappes d'individus à l'aide de la structure logicielle: une étude de simulation. Mol Ecol. 2005; 14: 2611-2620. pmid: 15969739
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
28. Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F. GENETIX 4.05, logiciel Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire génome, populations, interactions. CNRS Umr. 2004; 5000.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
29. Langella O. POPULATIONS [Internet]. 1999 [cité le 23 mars 2019]. Disponible: http://www.bioinformatics.org/project/?group_id=84

30. Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. Inférence de la structure de la population en utilisant des données de génotype multilocus. *La génétique*. 2000; 155: 945–959. pmid: 10835412
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
31. François O, Ancelet S, Guillot G. Clustering bayésien en utilisant des champs aléatoires de Markov cachés dans la génétique des populations spatiales. *La génétique*. 2006; 174: 805–816. pmid: 16888334
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
32. Guillot G, Mortier F, Estoup A. GENELAND: Un progiciel informatique pour la génétique du paysage. *Notes de Mol Ecol*. 2005; 5: 712–715.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
33. Falush D, Stephens M, Pritchard JK. Inférence de la structure de la population à l'aide de données génotypiques multilocus: loci liés et fréquences alléliques corrélées. *La génétique*. 2003; 164: 1567–87. pmid: 12930761
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
34. Jakobsson M, Rosenberg NA. CLUMPP: Un programme d'appariement et de permutation de grappes pour traiter la commutation d'étiquettes et la multimodalité dans l'analyse de la structure de la population. *Bioinformatique*. 2007; 23: 1801-1806. pmid: 17485429
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
35. Jombart T, Ahmed I. ADEGENET 1.3–1: nouveaux outils pour l'analyse des données SNP à l'échelle du génome. *Bioinformatique*. 2011; 27: 3070–307. pmid: 21926124
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
36. Rosenberg NA. STRUCT: un programme pour l'affichage graphique de la structure de la population. *Notes de Mol Ecol*. 2003; 4: 137-138.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
37. Rousset F. Différenciation génétique entre individus. *J. Evol. Biol.* 2000; 13: 58–62.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
38. Team R. Core, un langage et un environnement pour le calcul statistique. Fondation R pour le calcul statistique. 2010.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
39. Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM. Analyse de la variance moléculaire déduite des distances métriques parmi les haplotypes d'ADN - applications aux données de restriction de l'ADN mitochondrial humain. *La génétique*. 1992; 131: 479–491. pmid: 1644282
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
40. Mcardle BH, Anderson MJ. Adaptation des modèles multivariés aux données communautaires: un commentaire sur l'analyse de redondance basée sur la distance. Publié par: Ecological Society of America URL stable: <http://www.jstor.org/stable/2680104>. Amérique (NY). 2001; 82: 290-297.
<https://doi.org/10.1890/0012-9658>
41. Oksanen AJ, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, Hara RBO, et al. Paquet d'écologie communautaire «vegan». R version 2.3–1. Disponible: <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/>. 2015.
42. Joyce AL, Sermeno Chicas M, Serrano Cervantes L, Paniagua M, Scheffer SJ, Solis MA. Divergence génétique associée à la plante hôte de deux *Diatraea* spp. (Lepidoptera: Crambidae) stemborers sur de nouvelles plantes cultivées. *Ecol Evol*. 2016; 6: 8632–8644. pmid: 28031813
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
43. Martel C, Réjasse A, Rousset F, Bethenod MT, Bourguet D. Différenciation génétique associée à la plante hôte dans les populations du nord de la France de la pyrale du maïs. *Hérédité*. 2003; 90: 141-149. pmid: 12634820
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
44. Thomas Y, Bethenod MT, Pelozuelo L, Frérot B, Bourguet D. Isolement génétique entre deux races de plantes hôtes sympatriques de la pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis* Hübner. I. Phéromone sexuelle, moment de l'émergence des mites et parasitisme. *Évolution*. 2003; 57: 261-273. pmid: 12683523
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
45. Calatayud PA, Guénégo H, Ahuya P, Wanjoya A, Le Ru B, Silvain JF, et al. Comportement de vol et de ponte du foreur africain des tiges, *Busseola fusca*, sur diverses espèces de plantes hôtes. *Entomol Exp Appl*. 2008; 129: 348–355.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
46. Cruz D, Eizaguirre M. Comportement de localisation de l'hôte des femelles gravides dans la pyrale du maïs méditerranéen *Sesamia nonagrioides*: morphologie externe des antennes et de la sensille de l'ovipositeur. *Insectologie de taureau*. 2016; 69: 181–192.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
47. Petit C, Dupas S, Thiéry D, Capdevielle-Dulac C, Le Ru B, Harry M, et al. Les mécanismes modulant la préférence de l'hôte chez les insectes phytophages holométabolistes dépendent-ils de la spécialisation de leur plante hôte? Une analyse quantitative de la littérature. *J Pest Sci* (2004). 2017; 90: 797–805.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
48. Bernays EA. Limitations neurales chez les insectes phytophages: implications pour l'ampleur du régime alimentaire et l'évolution de l'affiliation à l'hôte. *Annu Rev Entomol*. 2001; 46: 703–727. pmid: 11112184
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)

49. Caillaud Via. Le comportement alimentaire spécialisé influence à la fois la spécialisation écologique et l'accouplement assorti dans les races hôtes sympatriques de pucerons du pois. Suis Nat. 2017; 156: 606.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
50. Murphy SM. Utilisation incohérente des plantes hôtes par le papillon machaon d'Alaska: les expériences de préférence des adultes suggèrent une stratégie de ponte labile. Ecol Entomol. 2007; 32: 143-152.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
51. Anderson P, Sadek M, Larsson M, Hansson BS, Thöming G. L'expérience des plantes hôtes larvaires module à la fois la recherche de partenaires et le choix de ponte chez un papillon de nuit. Anim Behav. 2013; 85: 1169-1175.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
52. Petit C, Le Ru B, Dupas S, Frérot B, Ahuya P, Kaiser-Arnauld L, et al. Influence de l'expérience alimentaire sur l'induction de la préférence des mites adultes et des larves pour un nouveau signal olfactif. Glinwood R, éditeur. PLoS One. Bibliothèque publique des sciences; 2015; 10: e0136169. pmid: 26288070
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
53. Safner T, Miller MP, McRae BH, Fortin MJ, Manel S. Comparaison des méthodes de regroupement bayésien et de détection des bords pour inférer les limites dans la génétique du paysage. Int J Mol Sci. 2011; 12: 865-889. pmid: 21541031
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
54. Kalinowski ST. Le programme informatique STRUCTURE n'identifie pas de manière fiable les principaux groupes génétiques au sein des espèces: simulations et implications pour la structure de la population humaine. Hérité. 2011; 106: 625-632. pmid: 20683484
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
55. Eizaguirre M, López C, Albajes R. Capacité de dispersion dans la pyrale méditerranéenne du maïs, *Sesamia nonagrioides*. Entomol Exp Appl. 2004; 113: 25-34.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
56. Esfandiari M, Mehravar N, Motamedi H, Memari HR, Rajaei H. Phylogéographie de *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae) en Iran déduite de l'ADN mitochondrial. Acta Zool Acad Sci Hungaricae. 2015; 61: 341-359.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
57. Jones HBC, Lim KS, Bell JR, Hill JK, Chapman JW. Quantification de la variation interspécifique de la capacité de dispersion des noctuelles à l'aide d'une technique avancée de vol captif. Ecol Evol. 2016; 6: 181-190. pmid: 26811783
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
58. Giacometti R. Elevage de *Sesamia nonagrioides* Lefevre avec un régime méridique (Lepidoptera, Noctuidae). Redia. 1995; 78: 19-27.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
59. Le Ru BP, Ong'amo GO, Moyal P, Muchugu E, Ngala L, Musyoka B, et al. Distribution géographique et gamme de plantes hôtes des foreurs nocturnes d'Afrique de l'Est. Ann la Soc Entomol Fr. 2006; 42: 353-361.
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
60. Cheraghali Z, Esfandiari M, Mossadegh MS, Memari HR. Diversité génétique des populations de foreur de tige *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae) dans le sud et le sud-ouest de l'Iran, en utilisant RAPD-PCR. North West J Zool. 2015; 11: 70-75
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)