



HAL
open science

Phytoécologie et phylogéographie des pelouses alpines à *Carex curvula* des montagnes carpatiques. Comparaison avec les autres montagnes du Système Alpin

Mihai Puscas

► **To cite this version:**

Mihai Puscas. Phytoécologie et phylogéographie des pelouses alpines à *Carex curvula* des montagnes carpatiques. Comparaison avec les autres montagnes du Système Alpin. Ecologie, Environnement. Université Joseph-Fourier - Grenoble I, 2008. Français. NNT : . tel-00386998

HAL Id: tel-00386998

<https://theses.hal.science/tel-00386998>

Submitted on 22 May 2009

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE JOSEPH FOURIER
GRENOBLE I, FRANCE
Ecole Doctorale Chimie et Sciences du Vivant

UNIVERSITATEA BABEȘ-BOLYAI
CLUJ-NAPOCA, ROUMANIE

Année 2008
Numéro

THESE
Pour l'obtention du titre de
DOCTEUR EN BIOLOGIE
Mention Biodiversité-Ecologie-Environnement

**Phytoécologie et phylogéographie des pelouses alpines à
Carex curvula des montagnes carpatiques. Comparaison
avec les autres montagnes du Système Alpin**

Présentée par **Mihai PUȘCAȘ**

Soutenance publique le 19 mai 2008 devant le jury composé de

Christian BROCHMANN, Professeur, Université d'Oslo, Norvège, Rapporteur
Gheorghe COLDEA, Professeur, Institut de Recherches Biologiques, Cluj-Napoca, Rapporteur
Pierre TABERLET, DR CNRS, Université J. Fourier, Grenoble, Examineur
Octavian POPESCU, Professeur, Université Babeș-Bolyai, Cluj-Napoca, Examineur
Philippe CHOLER, Maître de Conférences, Université J. Fourier, Grenoble, Directeur de thèse
Vasile CRISTEA, Professeur, Université Babeș-Bolyai, Cluj-Napoca, Directeur de thèse
Serge AUBERT, Maître de Conférences, Université J. Fourier, Grenoble, Directeur de thèse

Thèse en cotutelle préparée au sein du

Laboratoire d'Ecologie Alpine

UMR UJF-CNRS 5553 BP53 Université Joseph Fourier 38041 GRENOBLE CEDEX 09 FRANCE

et

Faculté de Biologie et Géologie

Université Babeș-Bolyai 400084 CLUJ-NAPOCA ROUMANIE

**Fitoecologia și filogeografia pajiștilor de *Carex curvula*
din Carpați. Comparație cu celelalte masive ale Sistemului
Alpin European**

REMERCIEMENTS

Cette thèse a été le travail de nombreuses collaborations et des rencontres, de perpétues voyages entre le jardin botanique de Cluj et le laboratoire grenoblois LECA, il me sera donc difficile de remercier tout le monde (en roumain et français !), mais j'essaierai faire au mieux.

Doresc în primul rând să mulțumesc d-lui prof. Vasile Cristea pentru lunga perioadă (12 ani!) de încadrare de care (sper!) că am profitat din plin, de încrederea pe care mi-a acordat-o și pentru perpetuul ajutor pe care l-am resimțit din plin de-a lungul acestei etape de formare a mea ca biolog. Totul a început într-o mare măsură datorita cursurilor de botanică pe care le ținea cu atâta dăruire și care au canalizat pasiunea pentru lumea vie (vegetală în special) a proaspătului student biolog din anul doi spre dorința unei cariere în acest domeniu. Apoi au urmat lucrarea de licență, de masterat conduse cu dăruire de același profesor, pentru ca ulterior tot profesorul Cristea să preia și responsabilitatea unei teze de doctorat într-un domeniu mai „înalt” (legate de ecologia și biogeografia alpină) și mai larg conceptual și geografic, prin cotutela cu laboratorul din Grenoble. Mulțumesc!

Le rencontre avec Philippe a été sans doute l'un des déterminants essentiels pour mon activité de recherche suivante. Pendant notre premier voyage sur les crêtes des Carpates (en 2001), dans le pittoresque ensemble offert par les montagnes de Rodna et par l'« exotique » chalet Meteo, il m'a fait découvrir le monde de l'écologie alpine (presque) inconnu pour moi et a « détourné » ma vision plutôt descriptive sur les systèmes biologiques vers une approche plus analytique et empirique du vivant. Dans le même moment j'ai découvert aussi la plante qui a constitué ensuite l'objet d'étude pour les prochaines 8 ans, et l'une des présences les plus constantes dans ma vie depuis là ! Philippe m'a grand ouvert aussi les portes du LECA en 2001 et après en 2003 et m'a encadré pendant mes premiers stages « *Carex curvula* », une plante ni belle (pour certains...), ni rare, ni menacée, mais sûrement captivante. Grâce à sa confiance, ces premiers essais pour moi sur le terrain de l'écologie alpine se sont matérialisés ensuite dans une thèse en cotutelle entre l'UJF et l'UBB. La plus grande partie des idées exposées dans cette thèse ont été générées pendant les longues discussions sur les crêtes des Alpes, des Pyrénées ou des Carpates, lors les « voyages biogéographiques », si enrichissantes pour moi. Jusqu'à la dernière minute (y compris la difficile période de la rédaction), son soutien a été sans faille. Merci, Philippe !

Merci à Serge, qui a accepté la co-direction de cette thèse et qui a énormément aidé mon « greffage » dans l'équipe LECA/TDE. Son accueil et son implication généreuse dans toutes les étapes des mes séjours à Grenoble ont été salutaires pour le bon déroulement de mon travail.

Un remerciement particulier pour Pierre Taberlet, qui a soutenu fortement mon travail lié aux aspects génétiques et phylogéographiques de ma thèse et qui a accepté de participer à ce jury en tant qu'examineur. Sa grande confiance a contribué au renforcement des collaborations entre les laboratoires de Grenoble et Cluj, grâce aux projets IntraBioDiv et Ecochange.

De asemenea, mulțumirile mele se îndreaptă și spre dl. dr. Gheorghe Coldea, care a urmărit întotdeauna cu mult interes preocupările mele științifice legate de flora și vegetația de altitudine și pentru că a acceptat să fie rapporteur pentru această teză. Lui îi datorez primul meu contact cu vegetația alpină a Carpaților, iar lungile discuții avute de-a lungul numeroaselor noastre ieșiri pe teren (Rodnei, Călimani, Ciucaș, M-ții Maramureșului, Apuseni !) au contribuit într-o mare măsură la clarificarea unor aspecte prezentate în teza de față. Sunt sigur ca aceste fructuoase colaborări avute vor continua și de acum înainte !

Je remercie également aux professeurs Christian Brochmann (rapporteur) et Octavian Popescu (examineur) pour leur amabilité d'accepter juger cette thèse.

Je tiens aussi à remercier à François P., un vieil ami de Cluj et l'un des « facilitateurs » de l'interface Grenoble/Cluj. Son coup de main pour établir la cotutelle et son accueil chaleureux à Grenoble ont beaucoup aidé à mon « adaptation » sur les terres iséroises.

Merci également à Ludo, Delphine, Christian, Aurélie B., Carole, Myriam pour leur patience pendant mes étapes initiatiques dans le domaine de la biologie moléculaire, une dimension de la biologie complètement inconnue et « mystérieuse » pour moi à mon arrive sur la plateforme MarMol.... Le (re)rencontre avec un vieil et bon ami, Patrik M., cette fois-ci en tant que collègue dans le même bureau au LECA, a été de très bon augure pour la partie « génétique » de ma thèse.

Merci à tous mes collègues et amis du LECA et SAJ, qui m'ont intégré dans la vie du labo et avec lesquelles j'ai partagé de moments de vie inoubliables. Merci à Florence B. (son aide

dans la partie « bureautique » de la thèse a été vitale !), Roland, Richard H., Fabien, Aurèlie B., Carole, Anthony, Hamid, Saeid, Margot, Bénédicte, Olivier L., Francesco et tous les autres.

Colegilor mei de la grădina botanică (s.l) le adresez recunoștința mea pentru ajutorul pe care mi l-au acordat de-a lungul întregii perioade în care o parte a activității mele a fost dedicată realizării acestei teze. Mulțumirile mele merg către d-l director Felician Micle, Sanda, Vica, Sorana, Crina, Marius, d-na Ilona Rigó, Timea, Oana.

Mulțumesc de asemenea familiei mele (senso lato) pentru încrederea și susținerea necondiționată de care am avut parte întotdeauna. Și nicidecum în ultimul rând, mulțumesc Mihaelei pentru RĂBDAREA și SUPORTUL acordate de-a lungul unei (prea) lungi perioade în care am fost adesea lipsă.

Cette étude a bénéficié du soutien financier du Gouvernement Français, sous la forme d'une bourse de thèse en co-tutelle, et de la Région Rhône-Alpes, sous la forme d'une allocation de recherche (MIRA). Une partie du travail de cette thèse a été réalisé grâce à une bourse d'étude à l'étranger financée par le Gouvernement Roumain (ONBSS).

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. La biogéographie : la distribution géographique des espèces et des gènes

La biodiversité dans le sens le plus large signifie « la diversité de la vie sur la Terre » (Wilson & Peter 1988). Dans son acception large, la biodiversité embrasse tout le spectre des niveaux hiérarchiques de la variabilité du vivant, des gènes à la biosphère, et son étude comporte des aspects génétiques, taxonomiques et écologiques (Gaston & Spicer 2004). Les recherches biogéographiques essaient d'identifier les processus qui structurent la biodiversité à différentes échelles spatiales et temporelles, ce qu'on appelle de manière générique *les 'patrons' de diversité*.

La compréhension des *patrons de diversité des espèces* a constitué une préoccupation constante des biologistes depuis plus de deux siècles, et les questions liées à ce sujet sont toujours débattues (Ricklefs 2004). Les premières interprétations ont été dérivées de l'histoire et de la géographie. La diversité a d'abord été expliquée par des processus oeuvrant à large échelle, par la diversification évolutive au cours des longues périodes et sur de larges territoires (Wallace 1878; Willis 1922; Dobzhansky 1950). L'explication de la diversité par les principes de l'écologie débute surtout dans les années 1960 avec les ouvrages de MacArthur et ses collaborateurs, qui font le pont entre la biologie des populations et la biogéographie (MacArthur 1965; MacArthur & Levins 1967). Les nouvelles théories, plus ancrées dans l'écologie des communautés, avançaient l'idée que la diversité des composants au sein d'une communauté est limitée par les interactions entre les espèces (spécialement la compétition, la prédation, le mutualisme) et par les attributs locaux de l'environnement physique (MacArthur & Levins 1967; Vandermeer 1972; Cody & Mooney 1978). Ces facteurs, qui interviennent à l'échelle locale, pourraient expliquer les patrons de diversité des espèces.

La synthèse entre les deux explications par des facteurs régionaux et locaux vient plus tard, et il est montré que les diverses théories énoncées sont plutôt complémentaires que conflictuelles (Blondel 1987; Whittaker *et al.* 2001; Ricklefs 2004). Par exemple, la diversité locale est généralement reliée positivement à la diversité régionale (Ricklefs 1987; Hugueny *et al.* 1997). L'importance d'un certain mécanisme dans la structuration de la diversité diffère en fonction du niveau de l'organisation. Les mécanismes comme les interactions interspécifiques et avec les facteurs d'habitat sont plus importantes au niveau local, et au

contraire, les mécanismes reliés à la spéciation et extinction des taxons deviennent prépondérants au niveau régional (Willig *et al.* 2003; Wiens & Donoghue 2004).

Au niveau global, le plus ancien et le plus connu patron de distribution de la biodiversité est l'augmentation de la diversité des régions polaires vers l'équateur (Wallace 1878; Rosenzweig 1995; Brown & Lomolino 1998) - Fig. 1. Pour les plantes, il y a plusieurs hypothèses qui sont acceptées comme déterminantes pour la distribution de la diversité à une telle macroéchelle (Kreft & Jetz 2007). L'hypothèse de la dynamique des ressources (eau et énergie) a comme point de départ la théorie espèces-énergie de (Wright 1983) et prédit que la richesse des espèces dans une région est contrôlée par la disponibilité de l'énergie (chaleur) et de l'eau (humidité) de l'environnement (Hawkins *et al.* 2003; Currie *et al.* 2004; Field *et al.* 2005). Un autre ensemble d'hypothèses stipule que l'hétérogénéité régionale de l'habitat gouverne les gradients de diversité des espèces et le turnover spatial des espèces (Shmida & Wilson 1985; Ricklefs 1987). *Les hypothèses historiques et évolutives* attribuent les gradients de la richesse des espèces à l'histoire climatique et géologique. Leur dynamique a causé des taux de diversification très variables d'une région à l'autre (Dynesius & Jansson 2000; Jetz *et al.* 2004). Il est généralement admis que les régions les plus stables sont les plus diversifiées (Pianka 1966). Par exemple, les glaciations Pléistocènes ont été invoquées pour expliquer la relative faible richesse en espèces des zones tempérées de l'hémisphère nord en comparaison avec les régions tropicales, plus riches et plus stable pendant les dernières époques géologiques (Brown 1988).

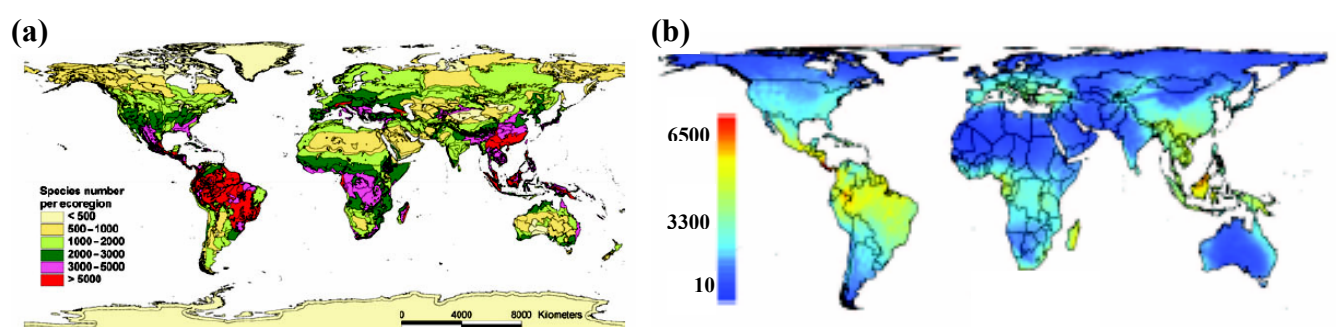


Fig. 1 Les patrons globaux de richesse spécifique des plantes vasculaire. **(a)** le nombre des espèces par écorégion floristique (d'après Kier *et al.* 2005) **(b)** modèle de distribution de la richesse floristique, fondé sur un ensemble de variables environnementales (d'après Kreft & Jetz 2007).

Au niveau local, la variabilité environnementale et les interactions biologiques sont responsables de la persistance des espèces dans une certaine aire (Whittaker *et al.* 2001). Le stress et la perturbation sont des facteurs physiques importants qui déterminent la richesse des espèces. Le stress diminue le nombre des taxons dans les communautés, parce que généralement peu d'espèces sont équipées au niveau physiologique pour tolérer un environnement très rude et variable (Whittaker *et al.* 2001). L'impact de la perturbation sur la richesse floristique locale n'est pas linéaire, mais plutôt parabolique, comme il est décrit par *l'hypothèse de la perturbation intermédiaire* (Connell 1978). Ce modèle, qui est plus évident dans les milieux compétitifs, prédit qu'un niveau intermédiaire de perturbation dans un certain territoire peut davantage prévenir l'exclusion compétitive. Les interactions interspécifiques peuvent intervenir dans la structuration de la richesse des espèces dans les communautés végétales d'une manière négative, par des interactions compétitives (Grime 1977; Connell 1983), ou positive, par la facilitation (Choler *et al.* 2001). L'importance relative de l'un ou d'autre mécanisme est fortement influencée par les caractéristiques locales de l'environnement (Callaway *et al.* 2002).

Les données empiriques disponibles et les modèles conceptuels développés ne sont pas encore suffisants pour bien comprendre les patrons de la distribution géographique de l'autre composant fondamental de la biodiversité (Vellend 2003), à savoir la diversité génétique. On peut apprécier que, dans ce cas, leur connaissance a suivi un chemin inverse de celui décrit pour la diversité des espèces, dans la mesure où les modèles liés aux caractéristiques des populations ont été employés pour interpréter la distribution de la variabilité génétique (Wright 1940), alors que les facteurs macroévolutifs et macroenvironnementaux ont été pris en considération plus tardivement. L'un des premiers principes formulés est quantitatif et en analogie avec le modèle espèces-aire développé en biogéographie (MacArthur & Wilson 1967). Il prévoit que les populations qui sont plus larges conservent aussi une diversité génétique élevée (Nei 1975). Il a été confirmé par certaines études (Fischer & Matthies 1998). Cependant, d'autres travaux qui ont exploré d'une manière exhaustive la diversité intraspécifique des taxons à macroéchelle (continental) ont montré que ce modèle n'est pas toujours adéquat (Hampe & Petit 2005). C'est plutôt les nombreuses études phylogéographiques réalisées après les années 1990 qui ont révélé que l'histoire Quaternaire est le facteur le plus important dans la structuration spatiale actuelle de la diversité génétique à l'échelle du continent (Hewitt 1996; Hewitt 2000). L'un des patrons les mieux connus concerne les biomes tempérés de l'Europe (Taberlet *et al.* 1998; Hewitt 1999) ou de l'Amérique du Nord (Magni *et al.* 2005) et a été résumé par Hewitt (1996) dans la formule:

« *southern richness* [génétique] » vs. « *northern purity* ». Il est en concordance avec la localisation des grands refuges glaciaires dans le sud de ces continents (en Europe : péninsules ibérique et italique et les Balkans) et avec les routes de colonisation postglaciaires vers le nord. Mais ce paradigme s'avère incomplet pour décrire tous les patrons observés. Par exemple, le mélange entre les diverses lignées issues des refuges glaciaires dans des zones de carrefour a déterminé une diversité génétique élevée pour les populations de ces régions, de vrais « *melting pots* » pour la variabilité intraspécifique des espèces (Petit *et al.* 2003).

D'autres facteurs qui influencent la distribution de la diversité génétique sont liés à la disposition des populations dans l'aire de répartition de l'espèce et le long des gradients écologiques. Des récentes études d'écologie moléculaire montrent que les populations qui se trouvent dans des situations périphériques (géographiquement) et/ou marginales (écologiquement) sont plus pauvres au niveau génétique que celles avec une localisation centrales et/ou optimales (Arnaud-Haond *et al.* 2006; Johannesson & André 2006).

Cette thèse se présente comme une contribution à l'étude des patrons géographiques de la diversité génétique et des espèces dans le système modèle représenté par les pelouses alpines à *Carex curvula* en Europe. L'objectif principal de ce travail est d'interpréter ces patrons dans un contexte large, à la fois historique-évolutif et écologique.

2. Les pelouses alpines à *Carex curvula*, un système insulaire

C'est Ozenda (1985) qui réunit toutes les montagnes de l'Europe tempérée (Pyrénées, Alpes, Carpates et nord de Balkans) dans une entité biogéographique unitaire, fondée sur les ressemblances de leur végétation, ainsi que leurs caractéristiques climatiques et historiques partagées. Cette entité est nommée: *le Système Alpin Européen* (SAE). Les similitudes de la végétation de l'étage alpin de ces montagnes constituent justement l'un des traits communs à la base de la définition de ce système. La végétation alpine du SAE est marquée par la dominance des formations dominées par des graminoides (surtout espèces des genres *Carex*, *Festuca*, *Sesleria*), ce qui est en fait un caractère distinctif par rapport aux chaînes montagnardes européens plus septentrionales ou méridionales, dans lesquelles la matrice herbacée cède généralement le pas face à des formations dominées par des chaméphytes ou des arbustes nains (Ozenda 1993).

L'étage alpin du SAE se présente comme un système de *sky islands* (Walting & Donnelly 2006). Les territoires de haute altitude des régions montagnardes adjacentes sont séparés par des distances très importantes (400-900 km, voir l'article 1), de véritables « océans » d'habitats de basse altitude qui sont « hostiles » aux plantes alpines (principalement du fait d'un environnement compétitif plus marqué). Dans le même temps, dans chaque massif, l'habitat alpin ne se trouve pas distribué de manière continue, mais plus souvent il est très fragmenté sous la forme d'îlots distribués sur les plus hauts sommets et crêtes. Il s'agit donc d'une double fragmentation, d'un « archipel d'archipels ». Ces éléments concourent à faire de l'ensemble de l'étage alpin du SAE un système particulièrement favorable pour tester des hypothèses de biogéographie, d'écologie et d'évolution (Drake *et al.* 2002).

Carex curvula All. (la laïche courbée, *Cyperaceae*, Fig. 2a) est l'une des espèces les plus emblématiques du SAE. Taxon endémique pour ce système, elle est répandue dans toutes ses hautes montagnes, avec l'exception des Apennins et des Carpates de l'Ouest (cf article 1). On la rencontre à partir de 2000-2500 m altitude, selon les conditions climatiques. La fréquence et l'abondance locale de la laïche courbée varient dans le cadre de son aire de répartition. *C. curvula* est principalement répandue dans la partie centrale et orientale de la chaîne Alpine, ainsi que dans les Carpates du Sud-Est. Dans les Alpes du Sud-Ouest, l'abondance de l'espèce connaît une forte diminution, probablement en raison de l'influence du climat méditerranéen (Ozenda 1985; Choler & Michalet 2002). Les populations de *C. curvula* dans les Balkans et dans les Pyrénées (limite sud de sa distribution géographique) sont également plus fragmentées et moins denses (Braun-Blanquet 1948; Roussakova 2000).

Carex curvula est une espèce pérenne, présentant un fort développement clonal (Erschbamer & Winkler 1995). Les clones ont une durée de vie impressionnante, qui peut excéder 2000 ans (Steinger *et al.* 1996), et forment une matrice végétale très dense (Fig. 2b). Les pelouses à *C. curvula* (*Curvuletum*) sont parmi les premières associations végétales décrites (Brockmann-Jerosch 1907), et suite au travail de Braun-Blanquet et Jenny (1926), elles sont considérées par les géobotanistes comme le climax de la végétation alpine sur substrat acide (Fig. 2). Les pelouses alpines dominées par *C. curvula* ont fait l'objet de très nombreuses études de phytosociologie (Braun-Blanquet & Braun-Blanquet 1931; Oberdorfer 1959; Negre 1969; Theurillat 1996; Coldea 1997) et plus récemment elles sont étudiées aussi par les écologues (Grabherr 1989; Choler & Michalet 2002; Choler *et al.* 2004; Erschbamer & Winkler 2005) ou écophysiologues (Körner 1982). Les pelouses à *C. curvula* sont sans doute

(a)



(b)



Fig. 2 (a) Habitus de *Carex curvula* (Massif du Taillefer, Alpes de Dauphiné, France).

(b) Pelouse dominée par *C. curvula* dans le Massif de Belledonne (Alpes, France) ; dans l'insert, la matrice végétale dense formée par l'espèce dans les montagnes de Parâng (Carpatés roumaines).

parmi les communautés alpines les mieux étudiées de l'Europe tempérée.

Carex curvula s.l. a été divisé par Gilomen (1938) en deux taxons distincts : *C. c.* subsp. *curvula*, qui est principalement calcifuge est qui se trouve dans toute l'aire de répartition décrite pour l'espèce, et *C. c.* subsp. *rosae*, taxon surtout calcicole et répandu seulement dans les Alpes et Pyrénées (Chater 1980). L'objet d'étude de cette thèse est *C. c.* subsp. *curvula* ; seulement dans la deuxième partie du manuscrit les deux taxons sont analysés ensemble, dans un contexte phylogéographique.

Contribution

Article 1 : Pușcaș M (2005) Carpathian chorology of *Carex curvula* All., within European alpine system. *Contribuții Botanice* **40**, 5-14.

3. Plan du manuscrit

Le présent travail est structuré en trois parties:

La partie I explore la variabilité floristique des pelouses alpines dominées par *Carex curvula* et tente d'identifier les forces qui ont joué le rôle le plus important dans la structuration des espèces de l'étage alpin européen. Cette partie se base sur l'analyse d'un ensemble important de relevés de végétation couvrant toute l'aire de répartition de *C. curvula*. Les principaux groupes phytogéographiques, ainsi que les plus importantes barrières biogéographiques pour la végétation alpine du SAE sont révélées en utilisant des analyses de type clustering. Les relations espèces-habitat et la place des pelouses à *C. curvula* au sein de la végétation de haute altitude des Carpates ont été explorées plus finement.

Contribution :

Article 2 : Pușcaș M, Choler P (en préparation) The biogeographical regionalization of the alpine belt in the European mountains: an analysis based on the alpine grasslands dominated by *Carex curvula*. *Preslia*.

La partie II propose une étude de la structure phylogéographique de *C. curvula*, en utilisant des marqueurs moléculaires nucléaires (AFLP) et chloroplastiques (séquences). La distribution actuelle de la diversité génétique est discutée dans le cadre d'un scénario qui vise

à simuler l'histoire quaternaire du taxon. Ensuite, la vicariance entre *Carex curvula* subsp. *curvula* et *Carex curvula* subsp. *rosae* est discutée dans un contexte phylogéographique.

Contribution :

Article 3 : Puşcaş M, Choler P, Tribsch A, Gielly L, Rioux D, Gaudeul M, Taberlet P (sous presse) Post-glacial history of the dominant alpine sedge *Carex curvula* in the European Alpine System inferred from nuclear and chloroplast markers. *Molecular Ecology*.

Dans la **partie III** du manuscrit, nous avons exploré les relations entre la diversité locale des espèces dans les pelouses à *Carex curvula* et la diversité génétique de l'espèce dominante. Les corrélations ont été réalisées en utilisant plusieurs types d'indices pour la diversité génétique et pour la diversité floristique des communautés. L'impact des déterminants locaux et régionaux sur les deux niveaux de la diversité a été ensuite discuté.

Contribution :

Article 4 : Puşcaş M, Taberlet P, Choler P (sous presse) No positive correlation between species and genetic diversity in European alpine grasslands dominated by *Carex curvula*. *Diversity and Distributions*.

ARTICLE 1

Carpathian chorology of *Carex curvula* All., within European alpine system

Contribuții Botanice (2005) **40**, 5-14.

Mihai PUȘCAȘ^{1,2}

¹Babeș-Bolyai University, Al. Borza Botanical Garden, 42 Republicii St., 400015 Cluj-Napoca, ROMANIA; ²Université Joseph Fourier, Laboratoire d'Ecologie Alpine, BP 53-38041 Grenoble Cedex 9, FRANCE

Email: mihai.puscas@e.ujf-grenoble.fr

Abstract

This study is a synthesis of the existing data overall chorology of the species *Carex curvula* at a European level, with emphasis of its location in the Carpathian Mountains. As an endemic European species, *Carex curvula* has a limited distribution – the alpine belt of the main mountains of the European alpine system: Alps, Pyrenees, French Central Massif, Carpathians and a part of the highest mountains in the Balkans. In the Carpathians, it's well known in the Meridional Carpathians (Țarcu, Godeanu, Retezat, Parâng, Cibin, Căpățâni, Făgăraș, Iezer-Păpușa, Piatra Craiului and Bucegi Mountains) and in the Oriental Carpathians (Rodna Mountains and Cernogora Mountains). Some older reports from Suhard, Călimani and Ciucaș Mountains are considered non-valid for the Carpathian chorology of this species.

Introduction

“Comme une immense peau de mouton, le gazon uniformément brun-jaunâtre du *Curvuletum* enveloppe pentes douces, roches moutonnées et épaules arrondies des montagnes, rabotées par les glaciers quaternaires.” [14]. This plastic image of the French Alps, described by Braun-Blanquet, is characteristic not only to the Occidental Alps, but also to the most important mountain areas of Europe.

As a keystone species for alpine ecosystems [43], *Carex curvula* (the crooked sedge) defines alpine communities that Braun-Blanquet et Henny have considered even since 1926 as climax groups for the acidophil alpine belt. Besides the Alps, it is mentioned as alpine climax species on crystalline bedrocks also in the Carpathians [26, 76], Pyrenees [63], or Balkans [56, 90]. The altitude where it can be found is depending on the geographical position. In the Central Pyrenees, *Carex curvula* grows at over 2500 m [63]. In the Maritime Alps, the extreme inferior limit is 2450 m altitude [44]. This limit decreases along the Alps to North – East [12, 44], reaching 2100 m in Mallnitzer Tauern – Austria [12]. In the Ukrainian Carpathians, where there are the most northern populations, *Carex curvula* grows at altitudes between 1700 and 2000 m [55].

There are valuable works about the chorology of *Carex curvula* and about the typology of the communities that this species define, but most of them have a local character [37, 38, 51, 101]. The main purpose of this paper is to make synthesis of the whole distribution of *Carex curvula*, with emphasis of its location in the Carpathian Mountains. It is a part of a larger theme also on the coenology [80], phylogeography and ecology of this important element of alpine flora.

Discussions

Distribution in Europe

Carex curvula, European endemic species, has its distribution limited to the alpine belt of the main mountains of the European alpine system [68]: Alps, Pyrenees, French Massif Central, Carpathians and some high Balkan mountains (fig. 1).

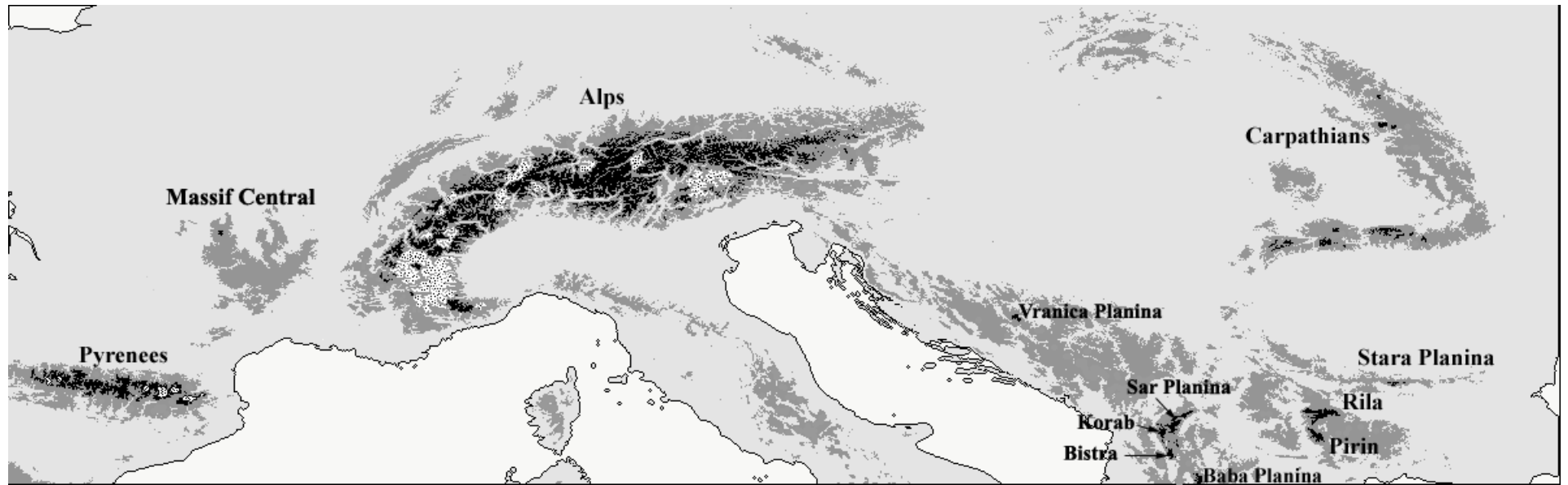


Fig. 1: The distribution of *Carex curvula* s.l.: in black - *C. c. ssp. curvula*; in spotted white - *C. c. ssp. rosae*.

By their expansion and high altitude, **the Alps** represent the most important pole for the crooked sedge. It is mentioned for all the Alps regions:

- Western Alps [36, 44, 57, 61];
- Central Alps [18, 53, 67];
- Eastern Alps [1].

In **the Pyrenees**, *Carex curvula* can be found at high altitudes, in all three natural regions [37], which are delimited along this mountain chain, from east to west:

- Eastern Pyrenees [5; 13];
- Central Pyrenees [63, 87];
- Western Pyrenees [88].

Between the two main western poles of crooked sedge' distribution (represented by the Alps and the Pyrenees), some relic populations occur in the **French Central Massif**. These populations are localized at a low altitude (1840 m), in Monts Dore [36, 58]. In Monts Dore, in the subalpine belt, *Carex curvula* is not dominant, being included in the acidophilous communities of *Agrostis rupestris* and *Festuca airoides*.

In **the Carpathians**, *Carex curvula* occurs only in the Meridional and Oriental Carpathians. The only populations outside Romania can be found in the Cernogora Mountains – Ukraine [55, 74]. Though the ecological conditions (altitude and bedrock) are favorable, the crooked sedge does not grow in the Occidental Carpathians - High Tatra. Until the first decades of the 20th century, *Carex curvula* was mentioned by mistake in the Flora of the Tatra Mountains [70, 99], but its presence in this area was invalidated later [33, 34].

In the Balkans, the crooked sedge presents the most southern populations of its distribution. It is well known from:

- Stara Planina – Bulgaria [52, 56];
- Pirin Mountains– Bulgaria [50, 96];
- Rila Mountains– Bulgaria [52, 90];
- Baba Planina – Macedonia [50];
- Bistra Mountains – Macedonia [50];
- Sar Planina – Macedonia [50];
- Korab Mountains – Macedonia [50]; as *Carex curvula* is present in the Korab Mountains, on the Macedonian part, it is probable that it's also present in the flora of Albany, as these mountains are on the border, and as they have the greatest altitudes for both states (though not mentioned by the Flora of Albany [32], or by the Flora Europaea [21] as being present in Albany);

- Vranica Planina – Bosnia-Hercegovina [49].

In 1938, Gilomen divides *Carex curvula* s.l. in two distinct taxa, having the rank of subspecies:

- *Carex curvula* All. ssp. *curvula*
- *Carex curvula* All. ssp. *rosae* Gilomen.

The morphological differences between the two taxa are quite subtle, being represented especially at the level of foliar section. But each of them present special ecological affinities: *C. c.* ssp. *curvula* is considered as primary calcifuge, while *C. c.* ssp. *rosae* is considered as calcicole species [21, 41]. In the determination of the ecological niche of both taxa, besides the acidity gradients of the soil, the disturbance and the mesotopography contribute equally [23].

The relatively late delimitation of the two taxa determined that some older (chorological or phytosociological) data referring to *Carex curvula* to be confuse, due to their ascribe to one taxa [101]. *Carex curvula* ssp. *rosae* can be found only in the Pyrenees (especially on their Eastern side [22]) and in the Alps (Fig. 1). In the Alps, the frequency of *C. c.* ssp. *curvula* decrease towards the South – West part of the chain [22, 68]. Contrary, *C. c.* ssp. *rosae* is common in the South – West part of the Alps, being relatively rare in the central and eastern part of these mountains (except Dolomites).

Distribution in the Carpathians

The first explorers of the Transylvanian flora noticed the presence of crooked sedge “*in alpibus Carpathis*”, even from the beginning of the 19th century.

In 1838, Rochel notices it in the Banat Mountains (most probably in Țarcu and Godeanu). Heuffel (1858) also mentions it in *Banatu Temesienis*. Later, Herbich (1859), Schur (1866), Fuss (1866), Porcius (1878), Simonkai (1878) mention the presence of *Carex curvula* on other Carpathian peaks.

The presence of crooked sedge communities, as distinct alpine plant associations, is reported later on, at the same time with the first phytosociological studies of the vegetation in the Carpathians. On the Sixth International Phytogeographical Excursion, Borza (1931) mentions “*die climax – matte*” in the Carpathians, represented by *Curvuletum*. Borza (1934) also publishes the first phytosociological relevées of *Caricetum curvulae* from Retezat Mountains.

Once with the thoroughness of the studies on the Carpathians’ vegetation, the presence of the crooked sedge and the communities that it defines, it has been reported in the majority of the mountains that have an altitude higher than 2000 m.

At present, it is known in the Meridional Carpathians (Țarcu, Godeanu, Retezat, Parâng, Cibin, Căpățâni, Făgăraș, Iezer-Păpușa, Piatra Craiului and Bucegi Mountains). In the Oriental Carpathians it is found only in the Rodna Mountains and Cernogora Mountains (Fig. 2, Tab. 1).

In the Oriental Carpathians, *Carex curvula* was also mentioned in the Suhard Mountains [26] and in the Călimani Mountains [60]. It seems that the mention in Suhard Mountains was an error (G. Coldea, pers. comm.). The crooked sedge was reported from Călimani Mountains only by Mititelu *et al.* (1986). This information has been taken over also by Popovici *et al.* (1996). Previous studies of the alpine vegetation of the Călimani Mountains [29] do not report the presence of *Carex curvula*; on the contrary, the communities dominated by *Juncus trifidus* are indicated as vegetation climax. Likewise, of our knowledge, there is no *Carex curvula* vouchers from Călimani Mountains deposited in a public herbarium. The field surveys performed in 2004 in the Calimani Mountains do not validate the presence of the crooked sedge on this area (as all the sites mentioned by Mititelu *et al.* have been inventoried). This result was also confirmed by other recent field studies (A. Oprea and I. Sârbu, pers. comm.). Until an eventual precise confirmation of the presence of this species in the Calimani Mountains, it can be considered that *Carex curvula* has been mentioned by mistake in this mountain range.

In the Meridional Carpathians, except the massifs mentioned above, *Carex curvula* has been indicated also in the Ciucaș Mountains [69]. Paucă *et al.* (1960) recorded the presence of *Carex curvula* in the Ciucaș Mountains in a single relevée made on Ciucaș Peak, on a pasture dominated by *Festuca airoides*. Ciucă (1984) does not mention the crooked sedge in her monograph of the Flora and Vegetation of the Ciucaș Mountains, either in the enumeration of the vascular flora or in the structure of the 59 relevées of *Festucetum supinae* made in these mountains (including Ciucaș Peak). During the field studies in the Ciucaș Mountains (summer of 2004), this species was not found on the peaks of this mountain area. The low altitude of the highest peak (1954 m) and the presence of a bedrock rich in limestone, determines an ecological ensemble that makes improbable the existence of crooked sedge in these mountains. Considering all these, the mention of *Carex curvula* in the Ciucaș Mountains should be regarded as an error.

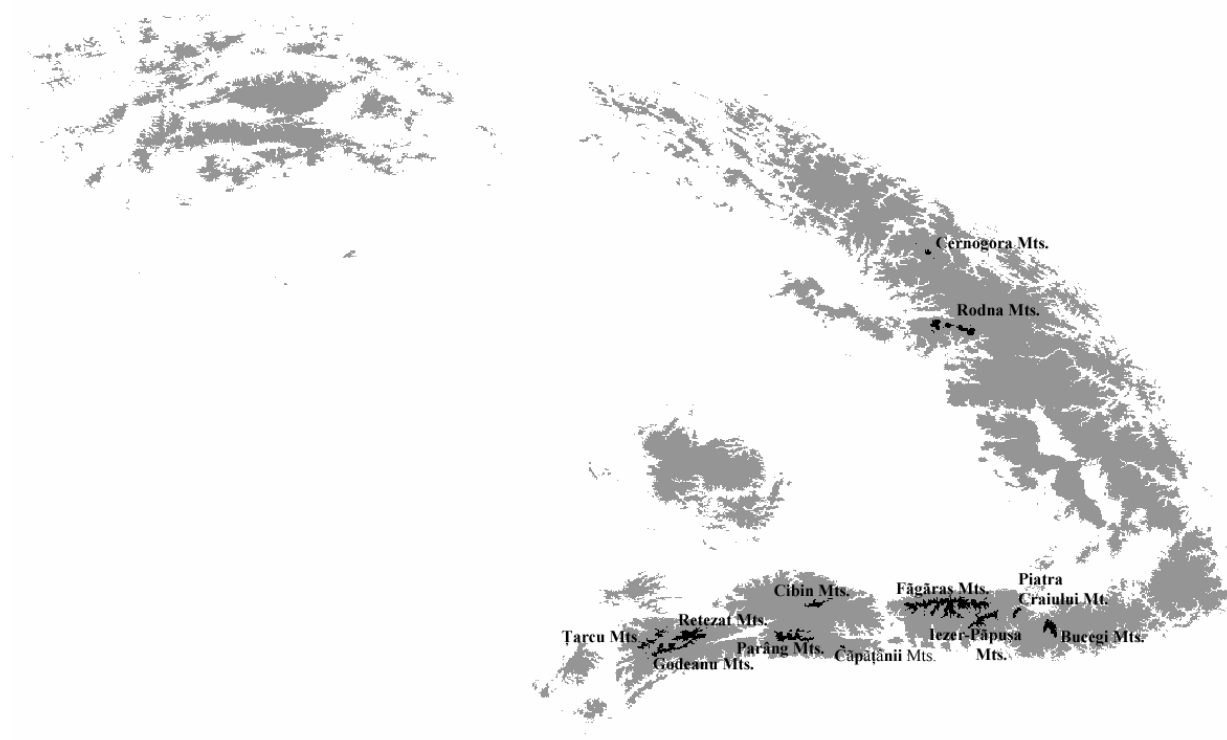


Fig. 2: The distribution of *Carex curvula* in the Carpathians

Acknowledgements

I would like to thank Vasile CRISTEA, Philippe CHOLER and Gheorghe COLDEA for constructive discussions, collaboration and support. I am also very grateful to Mariana NICULESCU, Adrian OPREA, Paulina ANASTASIU, József FRINK, Daniel RĂDUȚOIU, Dominik Roman LETZ, Patrik MRAZ, Corina BAȘNOU, Ioana PĂDURE and Michał RONIĘKIER for their help in getting herbarium and other chorological data.

Table 1: The chorology of *Carex curvula* in the Carpathians

Massif	Locality	References
Bucegi	Babele, Bătrâna, Platoul Coștila, Brâna Mare a Coștiliei, Bucșoiul, Platoul Scara, Coasta Scării, Obârșia, Colții Obârșiei, Doamnele, Moraru, Platoul Caraiman, Vf. Bucura, Vf. cu Dor, Vf. Omul	Beldie, A., 1967, Borza, A., 1944, Boșcaiu, M., <i>et al.</i> , 1998, Cardașol, V., <i>et al.</i> , 1985, Haret, M., 1931, Pușcaru, D., <i>et al.</i> , 1956, Șerbănescu, I., <i>et al.</i> , 1966 Exs.: CL, CLA, IASI, BUC, KRAM, BP, BUCA
Căpățâanii	Vf. Ursu	Exs.: CL
Cernogora	Gutin Tomnatyk, Hoverla, Kizie Ułohy, Munczel, Pietros, Rebra, Shpytsi, Turkuł, Pop Ivan	Malinovsky, K.A., <i>et al.</i> , 2000 Exs.: CL, KRAM, BP
Cindrel	Iezerul Mare, Vf. Cindrel	Niedermaier, K., 1965, Anghel, G., <i>et al.</i> , 1985, Safta, I., 1943, Drăgulescu, C., 1995 Exs.: CL
Făgăraș	Arpașul Mare, Boia Mare, Braza, Călțun, Culmea Paltina, Culmea Șerbota, Dara, Muchea Dara, Fereastră Mare a Sâmbetei, Gălășescu, Lacul Capra, Lacul Urlea, Lespezi, Moldoveanu, Muntele Malița, Munții Brezei, Munții Picuiata, Podeanu, Scara, Șeua Caprei, Urlea, Valea Sărății, Vânătoarea lui Buteanu, Vf. Bânda, Vf. Buda, Vf. Budislavu, Vf. Laița, Vf. Lăițelul, Vf. Moșului, Vf. Negoiu, Vf. Paltinul, Vf. Râiosu, Vf. Șerbota, Vf. Suru, Vf. Tărăta	Boșcaiu, N., 1971, Buia, A., 1943, Csűrös, I., 1957, Fuss, M., 1866, Lőrinczi, F., <i>et al.</i> , 1967, Motcă, G., <i>et al.</i> , 1985, Pușcaru, D., <i>et al.</i> , 1977, Pușcaru-Soroceanu, E., <i>et al.</i> , 1969, Pușcaru-Soroceanu, E., <i>et al.</i> , 1977, Pușcaru-Soroceanu, E., <i>et al.</i> , 1981, Resmeriță, I., <i>et al.</i> , 1977, Safta, I., 1943, Schneider-Binder, E., <i>et al.</i> , 1979, Schur, J.F., 1866, Șerbănescu, I., <i>et al.</i> , 1966, Simonkai, L., 1887, Stancu, D. I., 2002 Exs.: CL, BUAG, CRAI, BUC, BP, I, BUCA
Godeanu	Bulzu, între Gugu și Muraru, Micușa, Muntele Stâna Mare, Platforma Borăscu, Platoul Gărdomanului, Vf. Borăscu Mic, Vf. Gărdomanului, Vf. Godeanu, Vf. Gugu, Vf. Mățului, Vf. Moraru, Vf. Paltina, Vf. Scărișoara	Boșcaiu, N., 1971, Cernelea, E., Simtea, N., <i>et al.</i> , 1985 Șerbănescu, I., <i>et al.</i> , 1966 Exs.: CLA, CRAI, BUC
Iezer-Păpușa	Crucea Ateneului, Grădișteanu, Iezerul Mare, Iezerul Mic, Lacul Iezer, Lespezi, Păpușa, Piciorul Iezerului, Piscanul, Șleaul Batrâna, Vf. Roșu	Alexiu, V., 1998, Bărbulescu, C., <i>et al.</i> , 1985 Exs.: CL
Parâng	Bălescu, Cioara, Coasta Bengăi, Gaura Mohorului, Iezerul, Mohoarul, Păcleșa, Setea Mare, Setea Mică, Vf. Cârja, Vf. Dengherul, Vf. Gruiu, Vf. Mândra, Vf. Parâng, Vf. Păpușa, Vf. Tidvele, Vf. Urdele	Buia, A., 1943, Buia, A., <i>et al.</i> , 1959, 1962, Popescu, G., <i>et al.</i> , 2001, Resmeriță, I., <i>et al.</i> , 1977, Safta, I., 1943, Samiolă, Z., 1960, Sanda, V., <i>et al.</i> , 1989, Șerbănescu, I., <i>et al.</i> , 1966 Exs.: CRAI, BP
Piatra Craiului	Vf. Baciului	Mihăilescu, S., 2001
Retezat	Căldarea Bucura, Căldarea Pișăturile, Căldarea Stâna de Râu, Căldarea Zănoaga, Coama Bucura, Coasta Lăpușnic, Coasta Pelegii, Culmea Lolaia, Culmea Șesele, Curmătura Bucurei, Curmătura Judelui, Custura Bucurei, Lacul Bucura, Lacul Florica, Lacul Galeșul, Lacul Gemenele, Lacul Lia, Lacul Știrbul, Lacul Zănoaga, Luncile Șesele, Mormântul Fetei, Muchia Ascuțită, Piciorul Colțului, Pișăturile, Platforma Pârgu, Platforma Radeș, Platoul Șesele, Poarta Bucurei, Stâna Mare, Șaua Retezatului, Tăul Lăpușnic, Tăul Știrbului, Valea Rea, Vf. Bucura, Vf. Custura, Vf. Gruiu, Vf. Judele, Vf. Mare, Vf. Păpușa, Vf. Peleaga, Vf. Radeș, Vf. Retezat, Vf. Sașilor, Vf. Slăveiu, Vf. Șesele, Vf. Zănoaga, Zănoagele Galeșului,	Borza, A., 1934, Boșcaiu, M., <i>et al.</i> , 1998, Buia, A., 1943, Cernelea, E., <i>et al.</i> , 1985, Csűrös, Ș., <i>et al.</i> , 1956, 1964, Hodișan, I., <i>et al.</i> , 1986, Nyárády, E.I., 1958, Resmeriță, I., 1974, Safta, I., 1943, Samiolă, Z., 1960, Șerbănescu, I., <i>et al.</i> , 1966 Exs.: CL, BP
Rodna	Căldarea Iezerului, Căldarea Lala, Gemenea, Obârșia Rebrei, Piciorul Pleșcuței, Vf. Buhăiescu, Vf. Cormaia, Vf. Galați, Vf. Gărgălău, Vf. Inăuț, Vf. Ineu, Vf. Momaia, Vf. Pietrosul Mare, Vf. Puzdrele, Vf. Rebra, Vf. Roșu	Buia, A., 1943, Coldea, G., 1990, Coldea, G., <i>et al.</i> , 1986, Fuss, M., 1866, Nyárády, A., 1963, Porcius, F., 1878, Resmeriță, I., 1963, Resmeriță, I., 1981, Resmeriță, I., <i>et al.</i> , 1983, Safta, I., 1943, Schur, J.F., 1866, Șerbănescu, I., <i>et al.</i> , 1966, Simonkai, L., 1887 Exs.: CL, CLA, IASI, CRAI, BUC, KRAM, BP, BUCA
Țarcu	Vf. Babei, Vf. Bloju, Vf. Căleanu, Vf. Cununii, Vf. Pietrei, Vf. Țarcu, Vf. Vulturul	Boșcaiu, N., 1971, Buia, A., 1943, Cernelea, E., Simtea, N., <i>et al.</i> , 1985, Safta, I., 1943 Exs.: BP

The acronyms of the cited Herbariums (*Exs.*) indicate: BP (Herbarium of the Hungarian Natural History Museum, Budapest), *BUAG* (Herbarium of The University of Agronomical Sciences and Veterinary Medicine, Bucharest), BUC (Herbarium of the University, Bucharest), BUCA (Institute of Biology, Romanian Academy, Bucharest), CL (Herbarium of Babeș-Bolyai University, Cluj-Napoca), CLA (Herbarium of The University of Agronomical Sciences and Veterinary Medicine, Cluj-Napoca), CRAI (Herbarium of the University, Craiova), I (Herbarium of Al. I. Cuza University, Iași), IASI (Herbarium of the Agronomical University, Iași), KRAM (Herbarium of the Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Krakow) - *Index herbariorum*: <http://www.nybg.org/bsci/ih>.

REFERENCES

1. Adler, W., Oswald, K., Fischer, R., 1994, *Exkursionsflora von Österreich*, Verlag Eugen Ulmer, Graz.
2. Alexiu, V., 1998, *Vegetația masivului Iezer-Păpușa, studiu fitocenologic*, Editura Cultura, Pitești.
3. Anghel, G., Cardasol, V., Neacșu, M., Țucra, I., Vasu, A., 1985, Pajiștile din Munții Cindrel, *Lucrările Științifice ale Institutului de Cercetare și Producție pentru Cultura Pajiștilor Măgurele-Brașov*, **10**: 279-296.
4. Bărbulescu, C., Burcea, P., Marinică, D., 1985, Pajiștile din Masivul Iezer-Păpușa, *Lucrările Științifice ale Institutului de Cercetare și Producție pentru Cultura Pajiștilor Măgurele-Brașov*, **10**: 235-246.
5. Baudière, A., Serve, L., 1975, Les groupements à *Carex curvula* subsp. *curvula* All. des Pyrénées Orientales et leur interprétation phytogéographique, *Colloques Phytosociologiques*, (9): 1-8.
6. Beldie, A., 1967, *Flora și vegetația Munților Bucegi*, Editura Academiei Republicii Socialiste România, București.
7. Borza, A., 1931, Vegetation und Flora Rumänien, in Borza, A., ed., *Guide de la sixième excursion phytogéographique internationale. Roumanie, 1931*, Minerva S. A., Cluj: 1-55.
8. Borza, A., 1934, Studii fitosociologice în Munții Retezatului, *Buletinul Grădinii Botanice și al Muzeului Botanic Cluj*, **14**: 1-84.
9. Borza, A., 1944, Florile Bucegilor, contribuții la cunoașterea repartiției plantelor vasculare, *Revista de vânătoare, pescuit și chinologie Carpați*: 1-12.
10. Boșcaiu, M., Boșcaiu, N., Ehrendorfer, F., 1998, The *Cerastium alpinum* group (*Caryophyllaceae*) in the South Eastern Carpathians, *Contribuții Botanice*, **XXXIV**: 5-39.
11. Boșcaiu, N., 1971, *Flora și vegetația munților Țarcu, Godeanu și Cernei*, Editura Academiei Republicii Socialiste România, București.
12. Braun-Blanquet, G., 1931, Recherches phytogéographiques sur le Massif du Gross Glockner (Hohe Tauern), *Revue de Géographie alpine*, **19**: 1-65.
13. Braun-Blanquet, J., 1948, La végétation alpine et nivale des Pyrénées Orientales, *Communication S.I.G.M.A.*, **98**: 1-306.
14. Braun-Blanquet, J., 1954, La végétation alpine et nivale des Alpes françaises. Etude botanique de l'étage alpin, *Communication S.I.G.M.A.*, **125**: 1-72.
15. Buia, A., 1943, Contribuțiuni la studiul fitosociologic al pășunilor din Munții Carpați, *Buletinul Facultății Agricole Cluj-Timișoara*, **10**: 143-168.
16. Buia, A., Păun, M., Pavel, C., 1962, Studiul geobotanic al pajiștilor, in *Pajiștile din Masivul Parâng și îmbunătățirea lor*, Editura Agro-Silvică, București: 143-274.
17. Buia, A., Păun, M., Safta, I., 1959, Contribuții geobotanice asupra pășunilor și fânețelor din Oltenia, *Lucrările Științifice ale Institutului Agronomic Craiova*: 93-183.
18. Caccianiga, M., Armiraglio, S., Andreis, C., 2000, Le formazioni con *Carex curvula* e i microarbusti a *Loiseleuria procumbens* del versante meridionale delle Alpi Orobie, *Fitosociologia*, **37**: 21-38.
19. Cardasol, V., Pop, M., Razec, I., Brezean, D., 1985, Pajiștile din Munții Bucegi, *Lucrările Științifice ale Institutului de Cercetare și Producție pentru Cultura Pajiștilor Măgurele-Brașov*, **10**: 181-202.
20. Cernelea, E., Simtea, N., 1985, Pajiștile din Masivul Retezat, *Lucrările Științifice ale Institutului de Cercetare și Producție pentru Cultura Pajiștilor Măgurele-Brașov*, **10**: 309-324.
21. Chater, A.O., 1980, *Carex L.*, in Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A., eds., *Flora Europaea*, Cambridge University Press, Cambridge, **5**: 290-323.
22. Choler, P., 2002, *La distribution des peluses alpines à Carex curvula (s. l.) en Europe: essai de biogéographie fonctionnelle et évolutive*, Ph.D. thesis, Université Joseph Fourier, Grenoble.
23. Choler, P., Michalet, R., 2002, Niche differentiation and distribution of *Carex curvula* along a bioclimatic gradient in the southwestern Alps, *Journal of Vegetation Science*, **13**: 851-858.
24. Ciucă, M., 1984, *Flora și vegetația pajiștilor din Munții Ciucaș*, Editura Academiei Republicii Socialiste România, București.
25. Coldea, G., 1990, *Munții Rodnei, studiu geobotanic*, Editura Academiei Române, București.
26. Coldea, G., 1997, *Les associations végétales de Roumanie. Les associations herbacées naturelles*, Presses Universitaires de Cluj, Cluj-Napoca.
27. Coldea, G., Pînzaru, G., 1986, La végétation de la Réserve Bila-Lala des Monts Rodnei, *Contribuții Botanice*, **XXVI**: 153-169.
28. Csűrös, I., 1957, Adatok a Fogarasi havasok központi része alpin vegetációjának ismeretéhez, *A Kolozsvári V. Babeș és Bolyai Egyetem Közleményei, Természettudományi sorozat*: 303-329.
29. Csűrös, Ș., 1951, Cercetări floristice și de vegetație în Munții Călimani, *Studii și Cercetări Științifice Cluj*, **2**: 127-144.
30. Csűrös, Ș., Csűrös-Káptalan, M., Nagy, F., 1956, Contribuțiuni la studiul vegetației alpine a regiunii centrale a Munților Retezat, *Studii și Cercetări de Biologie*, **7**: 57-77.

31. Csűrös, Ș., Kovács, A., Moldovan, I., 1964, Cercetări de vegetație în rezervația științifică a Parcului Național Retezat, *Contribuții Botanice*, **IV**: 167-188.
32. Demiri, M., 1983, *Flora ekskursioniste e shqiperise*, Shtepia botuese e librit shkollor, Tiranë.
33. Dostal, J., 1950, *Kvetena CSR*, Prirodovedecke nakladatelstvi, Praha.
34. Dostal, J., Cervenka, M., 1992, *Velky kluc na urcovanie vyssich rastlin*, SPN, Bratislava.
35. Drăgulescu, C., 1995, *Flora și vegetația din bazinul Văii Sadului*, Editura Constant, Sibiu.
36. Duhamel, G., 2004, *Flore et cartographie des Carex de France*, Société nouvelle des éditions Boubée, Paris.
37. Dupias, G., 1985, *Végétation des Pyrénées*, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
38. Erschbamer, B., 1992, Zwei neue Gesellschaften mit Krummseggen (*Carex curvula* ssp. *rosae*, *Carex curvula* ssp. *curvula*) aus den Alpen: ein Beitrag zur Klärung eines alten oekologischen Raetsels, *Phytocoenologia*, **21**: 91-116.
39. Fuss, M., 1866, *Flora Transsylvanicae Excursoria*, Haeredum Georgii de Closius, Cibinii.
40. Gausson, H., Lerendde, C., 1949, Les endémiques pyrénéo-cantabriques dans la région centrale des Pyrénées, *Bulletin de la Société Botanique de France*, **96**: 57-83.
41. Gensac, P., 1977, Les groupements végétaux à *Carex curvula* All. dans le massif de la Vanoise, *Travaux Scientifiques du Parc de la Vanoise*, **8**: 67-94.
42. Gilomen, H., 1938, *Carex curvula* All. sp. nov. *rosae* (Kalk-Krummsegge), *Ber. Geobot. Forsch. Inst. Rübél*: 77-104.
43. Grabherr, G., 1989, On community structure in high alpine grasslands, *Vegetatio*, **83**: 241-250.
44. Guinochet, M., 1938, Études sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (Alpes Maritimes), *Communication S. I. G. M. A.*, **59**: 1-458.
45. Haret, M., 1931, La région alpine du Massif des Bucegi, in Borza, A., ed., *Guide de la sixième excursion phytogéographique internationale. Roumanie, 1931*, Minerva S. A., Cluj: 101-115
46. Herbich, F., 1859, *Flora der Bucovina*, Verlag von F. Volckmar, Leipzig.
47. Heuffel, J., 1858, *Enumeratio plantarum in Banatu Temesiensi*, Caroli Ueberreuter, Vindobonae.
48. Hodișan, I., Boșcaiu, M., 1986, Floristic diversity indices of some plant associations in the Retezat National Park, *Studia Universitatis Babeș-Bolyai, Biologia*: **31**: 14-18.
49. Horvat, I., 1942, *Die Pflanzenwelt Kroatiens (ein blick auf die flora und vegetation)*, Hervatski Izdavalacki Bibliografski Zavod, Zagreb.
50. Horvat, I., Glavac, V., Ellenberg, H., 1974, *Vegetation Südosteuropas*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
51. Ivan, D., coord., 1992, *Vegetația României*, Editura Tehnică Agricolă, București.
52. Jordanov, D., 1964, *Flora Republicae Popularis Bulgaricae*, Academiae Scientiarum Bulgaricae, Serdicae.
53. Konrad, L., Gerhart, W., 2000, *Flora Helvetica*, Haupt Verlag, Bern.
54. Lorinczi, F., Szász, E., 1967, Contribuții la cunoașterea micromicetelor din solurile Masivului Făgăraș, *Contribuții Botanice*, **VII**: 191-202.
55. Malinovsky, K.A., Diduck, Y.P., 2000, High mountain vegetation, in Solomakha, V.A., ed.: *Vegetation of the Ukraine*, Phytosociocentre, Kiev: 1-230.
56. Meshinev, T., Apostolova, I., Kachaunova, E., Velchev, V., Bondev, I., 2000, Flora and plant communities, in Popov, A., Meshinev, T., eds., *High mountain treeless zone of the Central Balkan National Park. Biological diversity and problems of its conservation*, BSBCP, Sofia: 1-337.
57. Meyer, F., 1995, *Die alpine Vegetation des Schwarzseegebiets in Zermatt*. Diplomarbeit, Systematisch-Geobotanisches Institut der Universität, Bern.
58. Michalet, R., Philippe, T., 1995, Les landes et pelouses acidiphiles de l'étage subalpin des Monts Dore (Massif Central Français): Syntaxonomie et potentialités dynamiques, *Colloques Phytosociologiques*, **25**: 433-471.
59. Mihăilescu, S., 2001, *Flora și vegetația Masivului Pietra Craiului*, Editura Vergiliu, București.
60. Mititelu, D., Chifu, T., Vișalariu, G., Ștefan, N., Horeanu, C., Dăscălescu, D., 1986, Contribuție la studiul vegetației ierboase din Munții Călimani, *Analele Științifice ale Universității A.I. Cuza din Iași, Biologie*, **13** (2): 33-35.
61. Mondino, G.P., 1966, Cenosi a *Carex curvula* All. in alta Val d'Ala (Valli di Lanzo - Alpi Graie), *Allionia*, **12**: 103-117.
62. Motcă, G., Rosu, C., Belu, C., 1985, Pajiștile din Munții Făgărașului, *Lucrările Științifice ale Institutului de Cercetare și Producție pentru Cultura Pajiștilor Măgurele-Brașov*, **10**: 247-267.
63. Negre, R., 1969, Le *Gentiano-Caricetum curvulae* dans la région Louchonaise (Pyrénées centrales), *Vegetatio*, **18**: 167-201.
64. Niedermaier, K., 1965, Vegetația căldărilor glaciare din Munții Călimani, *Ocrotirea Naturii*, **9**: 41-50.
65. Nyárády, A., 1963, Contribuții la studiul și cartarea pajiștilor subalpine și alpine din Munții Rodnei, *Acta Botanici Horti Bucurestiensis*: 819-824.

66. Nyárády, E.I., 1958, *Flora și vegetația Munților Retezat*, Editura Academiei Republicii Populare Române, București.
67. Oberdorfer, E., 2001, *Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete*, Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
68. Ozenda, P., 1985, *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*, Masson, Paris.
69. Paucă, A., Pușcaru-Soroceanu, E., Ciucă, M., 1960, Contribuții la studiul pajiștilor din Masivul Ciucaș, *Comunicări de Botanică*: 113-136.
70. Polivka, F., Domin, K., Podpera, J., 1928, *Klic K Upline Kvetene Republiky Csekoslovenske*, Nakladatel - R. Promberger - Knihkupec, Olomouci.
71. Popescu, G., Costache, I., Răduțoiu, D., Gămănesci, G., 2001, Vegetația pajiștilor, in Ionescu, I., ed., *Pajiștile permanente din nordul Olteniei*, Editura Universitaria, Craiova: 116-215.
72. Popovici, D., Chifu, T., Ciubotariu, C., Mititelu, D., Lupașcu, G., Davidescu, G., Pascal, P., 1996, *Pajiștile din Bucovina*, Ed. Helios.
73. Porcius, F., 1878, *Enumeratio Plantarum Phanerogamicarum Districtus Quondam Naszódiensis*, Nic. K. Papp, Claudiopoli.
74. Prokubin, I.N., Dobrociasva, D.N., Zaveruha, B.V., Ciopic, V.I., Protopopova, V.V., Crițcaia, L.I., reds., 1987, *Opredeliteli vísjih rastenii ucraini*, Haukova Domka, Kiev.
75. Pușcaru, D., Pușcaru-Soroceanu, E., Dan., I.R., Urdea, G., Tașenco, V., Saghin, F., 1977, Valoarea nutritivă a pajiștilor din Munții Făgăraș și perspectiva sporirii potențialului lor productiv, *Comunicări de Botanică*: 35-46.
76. Pușcaru, D., Pușcaru-Soroceanu, E., Paucă, A., Șerbănescu, I., Beldie, A., Ștefurac, T., Cernescu, N., Saghin, F., Crețu, V., Lupan, L., Tascenco, V., 1956, *Pășunile alpine din Munții Bucegi*, Editura Academiei Republicii Populare Române, București.
77. Pușcaru-Soroceanu, E., Csűrös, Ș., Ghișa, E., 1977, Aspecte din flora și vegetația munților Făgăraș (Carpații Meridionali), *Comunicări de Botanică*: 17-34.
78. Pușcaru-Soroceanu, E., Csűrös, Ș., Pușcaru, D., Popova-Cucu, A., 1981, Die Vegetation der Wiesen und Weiden des Făgăraș - Gebirges in den Südkarpaten, *Phytocoenologia*: **9**: 257-309.
79. Pușcaru-Soroceanu, E., Pușcaru, D., 1969, Asociațiile pajiștilor alpine din Munții Făgărașului sub aspect fitogeografic și al valorii lor productive, *Comunicări de Botanică*, **11**: 147-166.
80. Pușcaș, M., Gafta, D., Cristea, V., 2005, L'analyse éco-coenotique des prairies édifiées par *Carex curvula* All. des Carpates roumaines, *Acta Botanica Gallica*, **152** (4): 497-506.
81. Resmeriță, I., 1963, Studii de vegetație pe pajiștile din Maramureș, *Studii și Cercetări de Biologie*, **14** (2): 223-257.
82. Resmeriță, I., 1974, Cl. *Juncetea trifidi*, Hadac in Klinka et Hadac 44 din Parcul National Retezat, *Sargetia, Acta Musei Devensis, Ser. Scientia Naturae*, **10**: 112-129.
83. Resmeriță, I., 1981, Vegetația rezervației naturale "Pietrosul Rodnei", *Studia Universitatis Babeș-Bolyai, Biologia*: 3-12.
84. Resmeriță, I., Burduja, C., Rațiu, O., 1977, Caracterizarea areal-ecologică și floristică a pajiștilor din alpinul Carpaților românești, *Comunicări de botanică*: 151-188.
85. Resmeriță, I., Csűrös, Ș., Lupșa-Drăgan, V., Calancea, L., 1963, Contribuții la studiul biologic, fenologic și agrotehnic al nardetelor din Transilvania, *Comunicări de Botanică*, (2): 7-62.
86. Resmeriță, I., Rațiu, O., 1983, Contribuții la cunoașterea vegetației alpine din Munții Rodnei, *Contribuții Botanice*, **XXIII**: 99-110.
87. Rivas-Martinez, S., 1974, Los pastizales del *Festucion supinae* y *Festucion eskiae* (*Juncetea trifidi*) en el Pirineo Central, *Collectanea Botanica*, **9**: 5-23.
88. Rivas-Martinez, S., Bascones, J.C., Diaz, T.E., Fernandez-Gonzales, F., Loidi, J., 1991, Vegetacion del Pirineo occidental y Navarra, *Itinera geobotanica*, **5**: 5 - 456.
89. Rochel, A., 1838, *Botanifche Reife in das Banat im Jahre 1835*, Pesth.
90. Roussakova, V., 2000, Végétation alpine et sous-alpine supérieure de la montagne de Rila (Bulgarie), *Braun-Blanquetia*, **25**: 1-132.
91. Safta, I., 1943, Cercetări geobotanice asupra pășunilor din Transilvania, *Buletinul Facultății Agricole Cluj-Timișoara*, **10**: 3-107.
92. Samoilă, Z., 1960, Contribuții la studiul geobotanic al pajiștilor naturale din regiunea Hunedoara, *Studii și Cercetări, Biologie și Științele Agricole, Timișoara*, **7**: 167-213.
93. Sanda, V., Popescu, A., Fișteag, G., 1989, Caracterizarea și studiul cenotaxonomic al clasei *Juncetea trifidi* Hadac in Klinka et Hadac 44 de pe teritoriul României, *Studii și Cercetări de Biologie, Seria Biologie Vegetală*, **41**: 97-108.
94. Schneider-Binder, E., Voik, W., 1979, Asociațiile din Clasa *Salicetea herbaceae* Br.-Bl. 1947 în Carpații Meridionali cu privire specială asupra celor din Munții Făgărașului, *Studii și Comunicări, Științele Naturii, Muzeul Brukenthal*, **23**: 221-237.

95. Schur, J.F., 1866, *Enumeratio Plantarum Transsilvaniae*, Guilielmum Braumüller, Vindobonae.
96. Simon, T., 1958, Über die alpinen Pflanzengesellschaften des Pirin-Gebirges, *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **4**: 159-190.
97. Simonkai, L., 1887, *Enumeratio Florae Transsilvanicae Vasculosae Critica*, Kir. Magyar Természettudományi Társulat, Budapest.
98. Stancu, D.I., 2002, *Flora și vegetația Munților Râiosu și Buda, Masivul Făgăraș*, teză de doctorat, Academia Română, București.
99. Szafer, W., Stanislaw, K., Pawlowski, B., 1924, *Rosliny Polskie*, Ksiaznica - Atlas, Lwow - Warszawa.
100. Șerbănescu, I., Nyárády, E.I., 1966, Genul 648. *Carex* L, in Nyárády, E.I., ed., *Flora Republicii Socialiste România*, Editura Academiei Republicii Socialiste România, București, **11**: 690-848.
101. Theurillat, J.-P., 1996, Les pelouses à *Carex curvula* subsp. *curvula* (*Caricion curvulae*) dans les Alpes, *Dissertationes Botanicae*, **258**: 267-294.

COROLOGIA ÎN CARPAȚI A SPECIEI *CAREX CURVULA* ALL., ÎN CONTEXTUL SISTEMULUI ALPIN EUROPEAN

(Rezumat)

Prezentul studiu realizează o sinteză a datelor existente asupra întregii corologii a speciei *Carex curvula* (coarna) la nivel european, cu o privire detaliată a localizării ei în Munții Carpați. El se integrează într-o tematică mai largă privitoare și la cenologia, filogeografia și ecologia acestui edificator de pașiști alpine.

Specie endemică europeană, coarna are arealul limitat doar la etajul alpin al principalelor catene muntoase ale sistemului alpin European: Alpi, Pirinei, Masivul Central Francez, Carpați și o parte a munților înalți din Balcani. În Alpi și Pirinei, pe lângă *Carex curvula* ssp. *curvula* se mai întâlnește și *C. c.* ssp. *rosae*, taxon cu predilecție calcifil și cu toleranță mărită la factorii perturbatori de mediu. În Carpați *Carex curvula* ssp. *curvula* este cunoscută din Carpații Meridionali (Munții Țarcu, Godeanu, Retezat, Parâng, Cibin, Căpățâni, Făgăraș, Iezer-Păpușa, Piatra Craiului și Bucegi) și din Carpații Orientali (Munții Rodnei și Munții Cernogora). Unele mențiuni mai vechi asupra răspândirii ei în Munții Suhard, Călimani și Ciucaș sunt considerate ca nevalide pentru corologia carpatină a acestei specii.

I. PATRONS DE DIVERSITÉ INTERSPÉCIFIQUE DANS LES PELOUSES À *CAREX CURVULA*

I.1. Introduction : Approches méthodologiques pour identifier les barrières biogéographiques et la biogéographie de l'étage alpin dans le SAE

I.1.1. La régionalisation biogéographique

La biogéographie représente l'étude de la distribution de la vie à toutes les échelles spatiales et ses changements au cours du temps. Dans cette succincte définition (Whittaker *et al.* 2005) mettent en évidence les deux composantes de base de cette discipline: la distribution et la dynamique de la biodiversité. Ces questions ont préoccupé les naturalistes depuis le début de 18^{ème} siècle.

Quand les premiers biogéographes ont commencé à diviser le monde en régions floristiques ou faunistiques, différents critères ont été adoptés. L'approche de von Humboldt (1805) et de de Candolle (1820) a été basée sur les grands types de formations végétales reflétant l'adaptation des plantes aux conditions environnementales (ce qu'on appelle aujourd'hui les biomes), tandis que Wallace (1876) et Engler (1879-82) ont pris en compte la distribution actuelle des taxons (les *realms*). Même de nos jours, le concept de région biogéographique reste encore problématique et il n'existe pas un consensus sur le type de phénomènes biologiques dont il est censé être le témoin. Très récemment Mackey *et al.* (2008) ont réalisé une synthèse sur les diverses approches utilisées pour la délimiter des barrières biogéographiques. Les auteurs soulignent l'existence de trois approches distinctes (Fig. 3):

- (1) une approche *taxonomique*, fondée sur la distribution actuelle des espèces (Xie *et al.* 2004; Procheş 2005); cette approche conduit en premier lieu à inférer les faits historiques et évolutifs qui ont mené aux assemblages actuels des espèces ;
- (2) une approche *environnementale*, s'appuyant sur l'examen des variables externes (le climat, la géologie, les ressources etc.) (Holdridge 1947) ;
- (3) une approche *fonctionnelle*, qui quantifie la réponse des communautés biologiques à l'environnement (productivité, structure) (Mackey *et al.* 2008); cette

approche a été employée seulement en phytogéographie, car la classification fonctionnelle des animaux est moins utilisée. De plus, les animaux ne représentent pas des caractéristiques dominantes du paysage (Procheş 2008).

Des approches complémentaires existent, comme par exemple la notion d'*écorégion* (Olson *et al.* 2001), fondée sur la classification du biotope et des biocénoses (McDonald *et al.* 2005).

Il est probablement vain de chercher une méthode optimale pour délimiter les régions biogéographiques, et le choix de l'une ou de l'autre dépend largement du but de la recherche entreprise (Mackey *et al.* 2008) – Fig. 3.

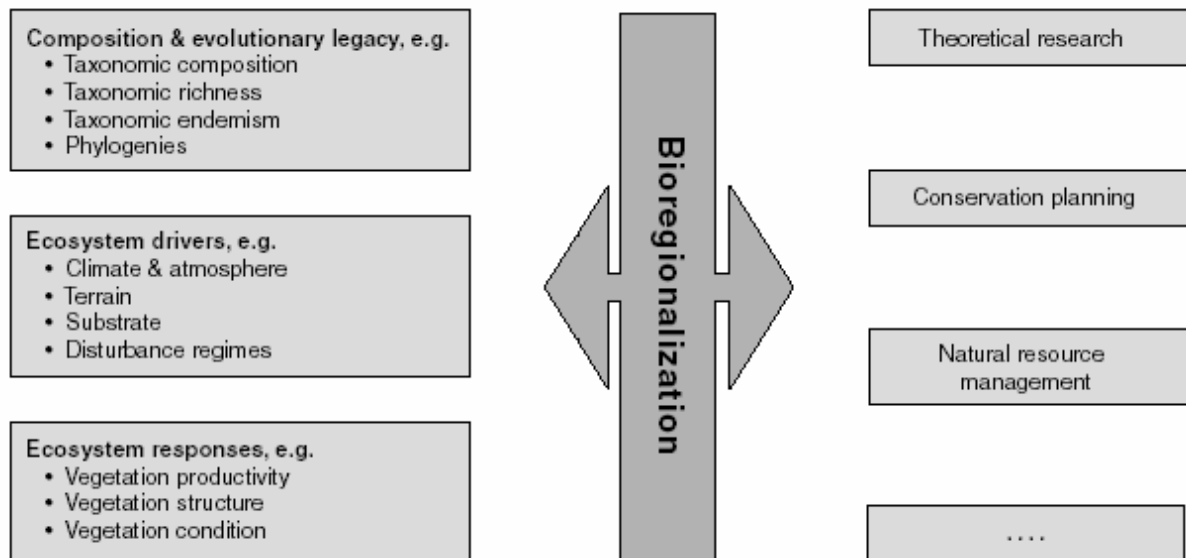


Fig. 3 Les trois approches différentes utilisées dans les démarches de régionalisation biogéographique. Des variables de chaque groupe ou des combinaisons de variables de plusieurs groupes peuvent être utilisées, en fonction du but de l'étude poursuivie (d'après Mackey *et al.* 2008).

I.1.2. Méthodes de classification biogéographique

Les premières méthodes utilisées par les biogéographes pour la délimitation de biorégions ont été purement intuitives, c'est à dire principalement fondées sur l'expérience propre et la connaissance de l'époque sur la répartition des espèces. Après plus d'un siècle cette méthode subjective d'évaluation reste encore une méthode privilégiée (Procheş 2008).

L'analyse numérique, quantitative apparaît assez récemment en biogéographie, après le développement des aspects conceptuels et le perfectionnement des capacités de traitement des données (la performance des ordinateurs, les logiciels, la multiplication des bases des données sur la répartition des espèces etc.). Les méthodes fondées sur le clustering deviennent de plus en plus utilisées pour discriminer les groupes (ou régions) distincts (Xie *et al.* 2004; Procheş 2005) ; elles sont fondées sur le fait que les unités biogéographiques sont arrangés de manière hiérarchique (McLaughlin 1992) et que la structure spatiale peut être déchiffrée en utilisant des mesures des distances entre les diverses entités.

Les barrières biogéographiques dans une certaine région reflètent l'existence d'une discontinuité spatiale dans la distribution des espèces. Des diverses techniques d'analyses peuvent être utilisées pour tester l'association entre les distances géographiques et la variance spatiale d'un caractère donné. Les tests comme celui de Mantel (1967) ou l'analyse d'autocorrélation spatiale ont le désavantage de ne pas détecter *où* se trouvent les changements importants. Une alternative pour résoudre ce problème est l'utilisation des approches spatiales explicites, comme l'est l'algorithme de Monmonier (1973). Cet algorithme identifie directement les barrières à partir d'une matrice de distances (ex. floristique) et les visualise sur une carte. Utilisé plutôt pour traiter les données génétiques (Manel *et al.* 2003), il est aussi un outil utile pour certaines analyses biogéographiques (Patten & Smith-Patten 2008). Par contre, des tests faits sur des systèmes biologiques à distribution très fragmentée («type de distribution insulaire») en appliquant le même algorithme ont montré que les résultats étaient fortement influencés par les situations marginales et les outliers (Fig. 4).

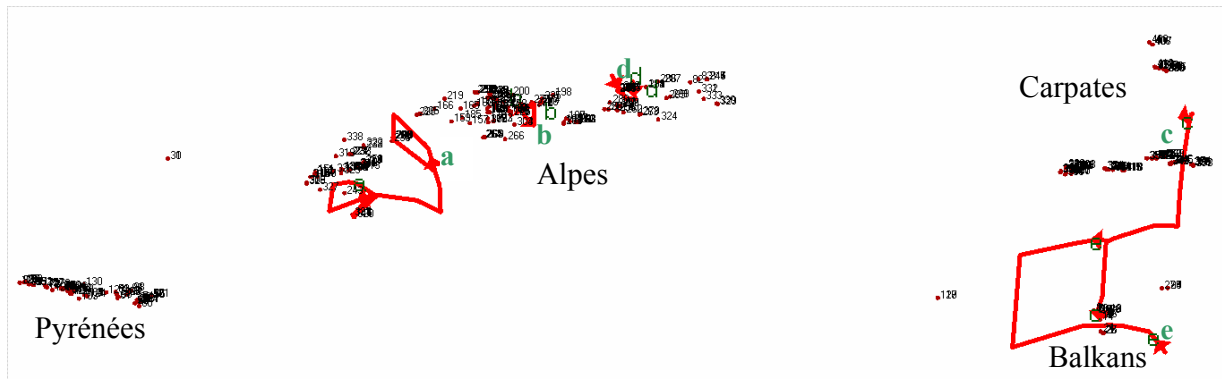


Fig. 4 Les barrières (en rouge) identifiées avec l'algorithme de Monmonier sur un jeu de données comprenant 420 relevés de végétation de pelouses dominées par *Carex curvula* en Europe. Les premières cinq barrières sont notées en fonction de leur importance (a→e) ; elles montrent une tendance à isoler d'abord les relevés excentriques de point de vu floristique. L'analyse a été faite avec *Barrier version 2.2* (Manni *et al.* 2004) et les distances floristiques entre les relevés ont été calculées sur la base de l'index de Jaccard avec ADE4 (Thioulouse *et al.* 1997).

I.1.3. La biogéographie de l'étage alpin dans le SAE

Malgré le fait que l'existence de l'étage alpin comme une entité biogéographique à part a été reconnue depuis longtemps et que l'étude de sa végétation coïncide avec les premières monographies sur la végétation de l'Europe (Brockmann-Jerosch 1907; Borza 1931; Horvat *et al.* 1937), il n'existe pas encore une approche synthétique de sa biogéographie.

Les régionalisations floristiques de l'Europe considèrent différemment la présence des éléments floristique propres aux montagnes de ce continent. Par exemple, Takhtajan (1986) ne distingue pas de régions de montagne quand il définit les 20 régions floristiques de l'Europe. Par contre, la carte biogéographique de l'Europe proposée par l'Agence Européenne de l'Environnement (EEA 2005) distingue une région Alpine, mais qui englobe toutes les massifs montagneux de l'Europe.

Le SAE est une entité plus objectivement décrite, basée sur la végétation, le climat et les caractéristiques historiques des hautes montagnes de l'Europe. Mais au niveau floristique, l'étage alpin du SAE reste assez hétérogène. Les quatre subdivisions du SAE proposées par la suite d'Ozenda (Fig. 5a) ne concernent que les Alpes et ses « voisins » directs, et elles

prennent en compte le climat et l'orogénèse (pour définir le sous-système hercynien) ou la végétation sylvestre (pour les sous-systèmes péri-adriatique, intra-alpin et nord-préalpin).

Tous les essais pour une zonation différente ont été seulement menés à l'échelle locale, et ne concernent généralement qu'une seule montagne. Les Alpes sont divisées traditionnellement par sept coupes perpendiculaires à l'axe principal de la chaîne (Fig. 5b), mais ces limites sont principalement fondées sur les types de végétation forestière et les particularités climatiques (Ozenda 1985). Pour les Pyrénées, les biogéographes ont décrit deux principales barrières floristiques (Fig. 5c), séparant les Pyrénées Orientales, Centrales et Occidentales (Gausson & Lerendde 1949; Gruber 1978). Quant aux Carpates, elles sont divisées par une seule barrière phytogéographique importante au niveau du bas massif de Skhidni Beskidi (Fig. 5d), limite déjà remarquée par les botanistes du XIX siècle (Woloszczak 1895; Pax 1898). Au niveau de l'étage alpin, l'une des plus importantes différences entre les deux parties des Carpates est justement l'absence de *Carex curvula* dans les Carpates de l'Ouest. Les liaisons entre les flores alpines des montagnes balkaniques sont plus méconnues. Le degré élevé de l'endémisme dans ces montagnes rend sa végétation alpine encore plus hétérogène (Stojanov & Kitanov 1926; Roussakova 2000), mais, à notre connaissance, aucune tentative pour la régionalisation de cet ensemble balkanique n'a été entreprise.

Une analyse plus large a été réalisée très récemment par Finnie *et al.* (2007). Les auteurs ont identifié les grands éléments floristiques de l'Europe en analysant la distribution spatiale d'une partie de sa flore (environ 20% des taxons). Trois des éléments floristiques révélés sont étroitement liés aux trois principaux composants du SAE : Pyrénées (l'élément floristique *Erysimum duriaei*), Alpes (l'élément *Salix serpillifolia*) et Carpates (l'élément *Rumex alpinus*). La résolution pour les montagnes de Balkans n'a pas été aussi claire, très probablement à cause de l'échelle de l'analyse (distribution des espèces sur les mailles de 50 x 50 km de l'Atlas Flora Europea), mais aussi du fait de l'endémisme élevé dans la péninsule Balkanique déjà souligné. Les systèmes montagnards se caractérisent par une hétérogénéité des facteurs écologique très grande, avec des changements floristiques spatiaux très abrupts (Ozenda 1985; Choler & Michalet 2002). Les études locales ne sont évidemment pas adéquates pour déceler les discontinuités floristiques au niveau de l'ensemble alpin (par exemple, les montagnes de Pirin sont complètement englobées dans une maille de 50 x 50 km et la largeur de la chaîne carpatique dépasse rarement 60 km).

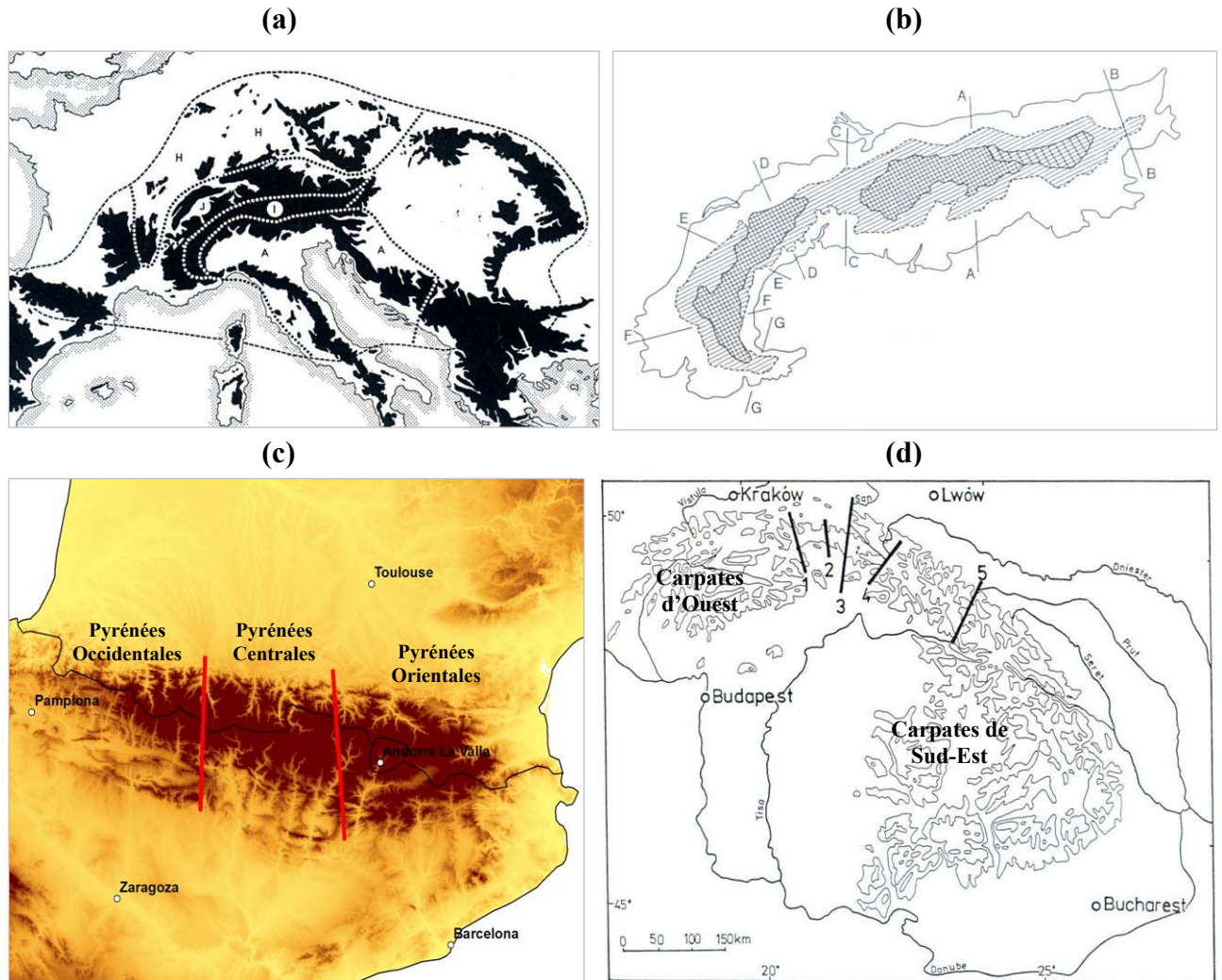


Fig. 5 Les barrières phytogéographiques décrites pour les composantes du System Alpin Européen. **(a)** les subdivisions du SAE, d'après Ozenda (1985) ; les sous-systèmes péri-adriatique - A, intra-alpin - I, nord-préalpin - J et hercynien - H. **(b)** la localisation des barrières floristiques dans les Alpes d'après Ozenda (1985). **(c)** les régions phytogéographiques des Pyrénées (d'après les descriptions de Gruber, 1978). **(d)** la barrière floristique qui sépare les deux parties des Carpates a été localisée différemment par les divers biogéographes des Carpates (1→5) ; la plus importante est située le long du Pas Lupkow – no.3 dans la figure (d'après Zemanek 1992).

I.2. Diversité floristique des pelouses alpines à *Carex curvula* dans le SAE

Pour l'étage alpin du SAE, les pelouses à *Carex curvula* offre un bon modèle pour tester des hypothèses biogéographiques et ce pour plusieurs raisons : (1) ils sont l'un des rares exemples de communautés végétales qui se retrouvent dans tous les massifs importants du

SAE (2) ils constituent des formations de fin de succession ('climax'), et correspondent à ce qui est considéré comme la végétation potentielle d'un lieu donné (3) ils représentent un type d'écosystème propre au SAE, une sorte d'unité macroévolutive propre à l'étage alpin de ce système. Pour toutes ces raisons, il constitue un modèle intéressant pour examiner les facteurs qui ont conduits à la distribution actuelle des espèces.

Les résultats de l'analyse en cluster réalisée sur les 853 relevés de pelouses à *Carex curvula* (cf. article 2) montrent qu'il existe seulement une correspondance partielle entre la position des barrières floristiques pour ces pelouses et les grandes barrières géographiques qui séparent les massifs montagnards (Fig. 6). En biogéographie, il existe plusieurs exemples de découplage entre distances géographique et distances biologiques, environnementales ou écologiques (Mackey *et al.* 1988), la ligne de Wallace étant un exemple classique.

A la lumière de nos analyses comparatives, il semble que les forces qui ont joué le rôle le plus important dans la structuration floristique de l'étage alpin européen sont de nature historique (*migration, extinction, isolation, spéciation*) et seulement dans le deuxième temps écologique. Le résultat n'est pas inattendu pour une analyse à l'échelle du continent, parce que l'importance des processus écologiques devient significative plutôt à méso- et microéchelle (Pyke *et al.* 2001; Wiens & Donoghue 2004). Premièrement, la plus importante barrière pour l'étage alpin du SAE passe à l'intérieure des Alpes de l'Est, séparant d'un côté les massifs autrichiens les plus orientaux, les Carpates et les Balkans et de l'autre côté la plus grande partie des Alpes et les Pyrénées. Cette barrière a une importance historique particulière, elle démarque à l'ouest les massifs fortement affectés par les glaciations pléistocènes et à l'est les régions où les glaciers se sont installés seulement sur les hauts sommets des montagnes (Pawlowski 1970; Voges 1995). Ainsi, pendant les longues périodes glaciaires, il est probable que des importantes *migrations* aient favorisé les échanges floristiques entre les flores alpines des Alpes de l'Est, Carpates et des Balkans (Boşcaiu 1971). L'intensité de ces échanges a été peut-être moins importante avec les montagnes du sud des Balkans (Rila et Pirin). Au sein du SAE, elles ont été les plus épargnées par les périodes froides du Quaternaire (Bazilova 1975; Bazilova & Tonkov 2000) et par conséquent, leur flore alpine a été plus *stable* et plus *isolée*. Dans ce cas, l'importance des *migrations* floristique a été contrecarrée par les phénomènes évolutifs qui ont promu *l'endémisme*. Les mêmes phénomènes ont probablement présidé au degré élevé d'endémisme de l'étage alpin des Pyrénées qui forme actuellement un groupe bien individualisé dans le cadre du SAE. Dans les massifs méridionaux (Pyrénées, Rila, Pirin) *l'extinction* des certains taxons alpins au cours des phases interglaciaires a pu jouer aussi un rôle important ; ces montagnes sont marqués par

l'influence du climat méditerranéen, plus chaud et sec pendant l'été (Negre 1969; Roussakova 2000), qui convient moins aux espèces alpines psychrophiles trouvés dans les montagnes situées plus au nord.

Quoique moins importante, l'influence des facteurs écologiques dans la distribution des espèces alpines est révélée même à l'échelle continentale, mais elle apparaît nette seulement dans les Alpes. L'explication doit se trouver dans le fait que le développement altitudinal et surfacique de l'étage alpin dans ces montagnes soit le plus considérable de tout le SAE. L'étage alpin des Alpes est ainsi marqué par un gradient floristique important le long du gradient d'altitude. L'apport floristique de certaines espèces subalpines devient en effet très significatif dans la partie inférieure de l'étage alpin.

Contribution

Article 2 : Puşcaş M, Choler P (en préparation) The biogeographical regionalization of the alpine belt in the European mountains: an analysis based on the alpine grasslands dominated by *Carex curvula*. *Preslia*.

Fig. 6 Les groupes et les barrières biogéographiques pour l'étage alpin dans le SAE.

(A) Les quatre groupes phytogéographiques (clusters) révélés par l'analyse de la végétation alpine du SAE (cf article 2) : le groupe des Pyrénées (rouge), des Alpes (gris), des Carpates (noir) et des Balkans (bleu). Malgré l'inclusion de l'étage alpin dinarique dans le groupe carpatique, sa position reste encore problématique (très peu des données disponibles pour les hautes montagnes de Macédoine et Bosnie-Herzégovine). Les flèches indiquent le positionnement des discordances les plus importantes entre les distances géographiques et floristiques entre les régions voisines: en vert - distances floristiques petites vs. distances géographiques grandes, en orange distances floristiques grandes vs. distances géographiques petites.

(B) A gauche, (a)-(d) : l'importance des barrières phytogéographiques (1 à 3) de l'étage alpin du SAE, reflétée par la partition successive de la végétation alpine en k groupes (2 à 4). Le 5^{ème} groupe (d, ellipse verte) réunit la végétation de l'étage alpin inférieur des Alpes. A droite, (a)-(d) : la proportion de chaque groupe phytogéographique (cluster) dans chaque région géographique.

Fig. 6 (A)

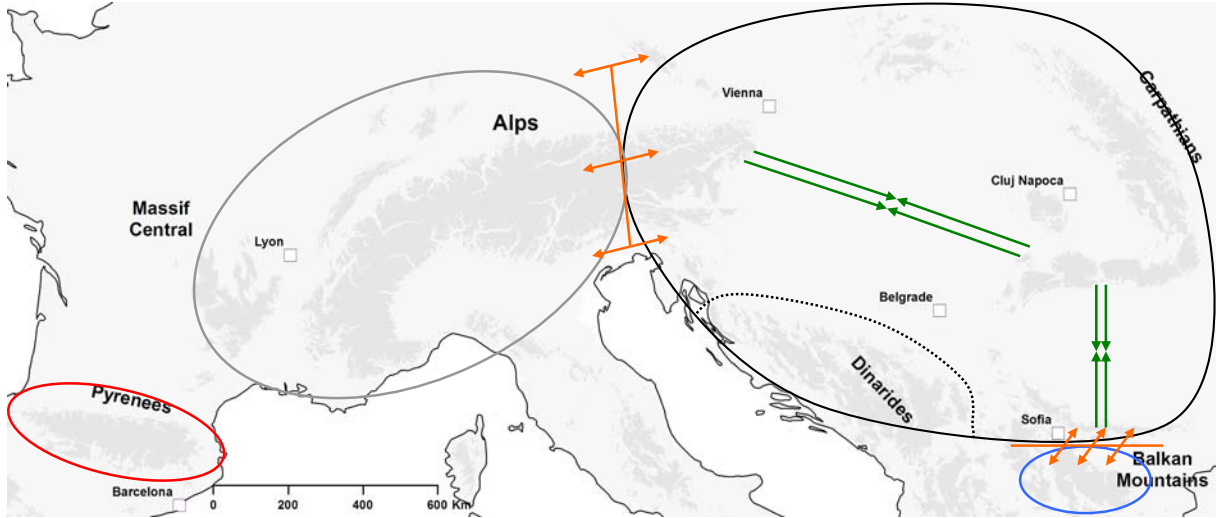
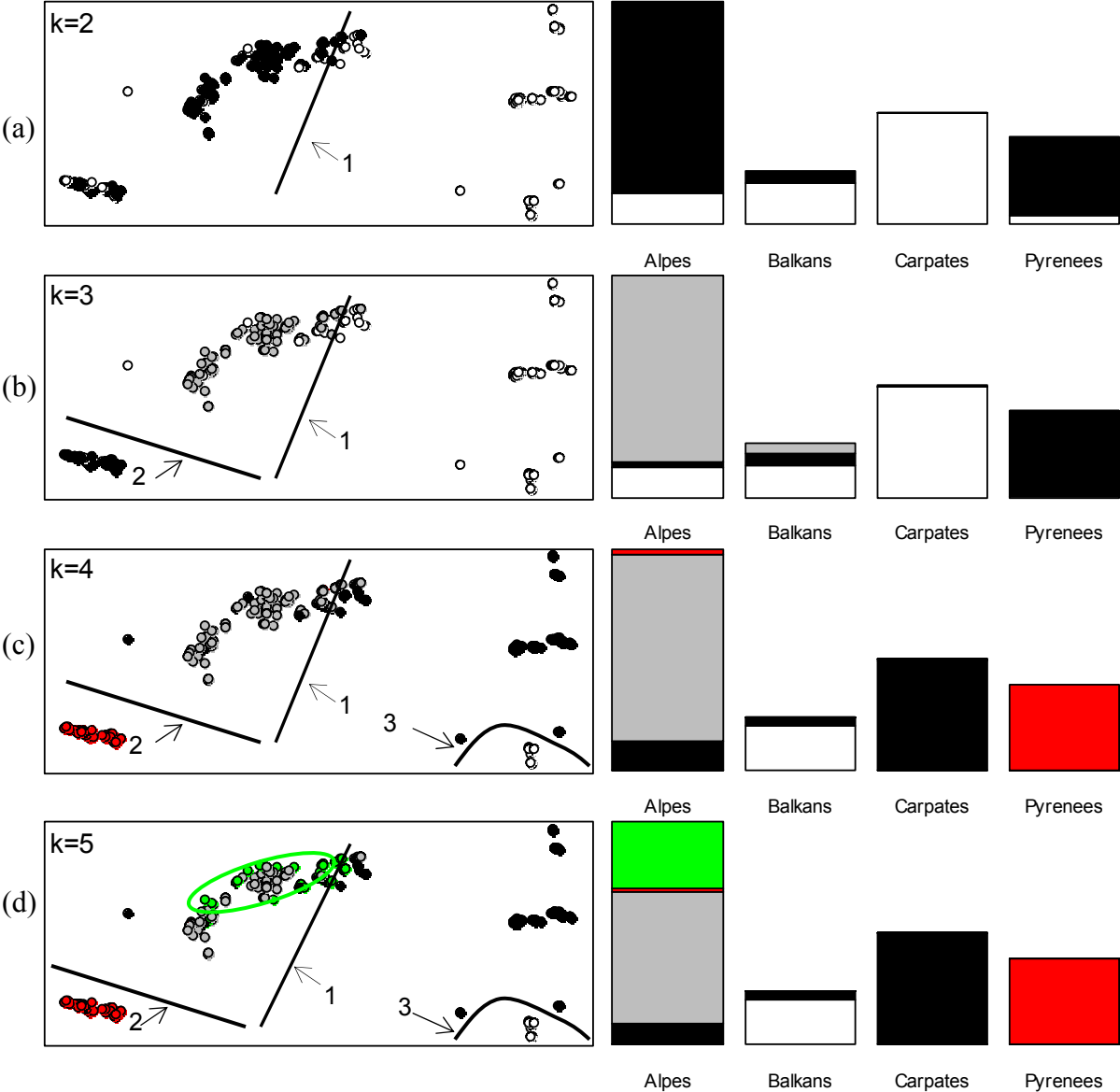


Fig. 6 (B)



I.3. La place des pelouses alpines à *Carex curvula* dans les Carpates

Après le filtre historique, qui détermine le pool des espèces disponibles, c'est le filtre environnemental qui joue sur la structuration floristique spatiale dans une région (Lortie *et al.* 2004). Les massifs montagnards offrent une très large variété d'habitats disponibles sur des surfaces relativement petites. Les variations de la topographie créent des gradients très abrupts pour la température, l'humidité, la disponibilité des nutriments dans le sol, l'action perturbante de certains facteurs (vent, gel, neige etc.). La mésotopographie est l'un des facteurs déterminants pour la structure floristique des communautés végétales dans le milieu alpin (Michalet *et al.* 2002; Choler 2005).

Dans cet espace écologique complexe, la distribution des espèces en communautés est déterminée par leurs niches écologiques. Mais les interactions entre les espèces influencent fortement les performances biologiques (la niche réalisée), en les diminuant (compétition) ou en les augmentant (facilitation). Le milieu alpin a été caractérisé par l'importance de la facilitation dans l'organisation des communautés végétales (Choler *et al.* 2001; Callaway *et al.* 2002), bien qu'elle ne soit pas exclusive. Dans les pelouses bien structurées à *Carex curvula*, les trous qui sont créés dans la dense matrice végétale par des facteurs perturbateurs favorisent l'installation d'espèces subordonnés (Pierce *et al.* 2007). Cette observation suggère l'existence d'un microbiotope moins contraignant, ou la compétition interspécifique joue un rôle plus important.

La connaissance de l'enveloppe climatique d'une espèce est un facteur déterminant pour comprendre sa distribution dans l'espace géographique. Anciennement, cette connaissance coïncidait avec l'expérience de terrain des botanistes ou des phytosociologues. Par exemple, les exigences de *Carex curvula* dans les Carpates sont décrites comme correspondant à des « *hauts plateaux, crêtes et dépressions abrités dont l'altitude dépasse 2000 m, ou elles [Carex curvula], habitent les terrains peu pentus et fort exposés aux vents* » (Coldea 1991). Les techniques d'analyse multivariée se révèlent désormais utiles dans cette démarche parce qu'elles permettent de quantifier plus objectivement la contribution de chaque variable du milieu à la répartition des espèces. Choler et Michalet (2002) ont appliqué une analyse de co-inertie fondée sur deux tableaux appariés (un tableau floristique qui croise espèces-sites et un tableau environnemental sites-variables d'habitat) pour séparer les niches-habitats de *Carex curvula* subsp. *curvula* et *C. c.* subsp. *rosae* dans les Alpes du sud-ouest. Hormis le facteur déterminant de la neige et la distinction entre *alpin nival* et *alpin thermique*,

ils ont également montré que la perturbation physique, jouait un rôle essentiel dans la distinction entre les niches-habitat des deux sous espèces de *Carex curvula*.

Pour différencier la niche habitat de *Carex curvula* dans les Carpates nous avons utilisé l'Analyse Canonique des Correspondances (CCA), qui est une analyse en gradient direct (Ter Braak & Prentice 1988). Cette technique a été appliquée avec succès par Gottfried *et al.* (1998, 1999) pour étudier la distribution des plantes dans l'étage alpin et nival.

L'analyse a été réalisée sur 1359 relevés de végétation de haute altitude des Carpates de Sud-Est (e.g. l'aire de répartition de *Carex curvula* dans les Carpates). Les relevés ont été publiés dans les diverses monographies sur la végétation des Carpates (la liste complète est dans l'Annexe) ou sont des relevés originaux. Pour constituer le tableau environnemental, nous avons noté pour chaque relevé plusieurs variables d'habitat : l'altitude (m), le type de roche (codé numérique de 1 à 4 en fonction de leur basicité), l'exposition (*relative north aspect*, +1 Nord à -1 Sud, la pente (en °) et le recouvrement de la végétation (en %). Le recouvrement de la végétation peut être utilisé pour évaluer le degré de la perturbation, qui est en relation inverse avec le développement de la matrice végétale (Fox 1981; Choler & Michalet 2002). Les dérivés de la topographie (la pente et l'exposition) et surtout l'altitude sont des variables synthétiques qui influencent indirectement la vie des plantes. Leur signification change beaucoup quand des situations géographiques et macroclimatiques différentes sont comparées. Mais les Carpates de Sud-Est offrent un contexte favorable pour l'utilisation de ces variables dans les analyses multivariées, à la raison de leur relative homogénéité du bioclimat, à l'échelle de la chaîne (Fig. 7). Les plus importants changements sont déterminés par la topographie locale, auxquelles on ajoute le substrat.

Les résultats de la première analyse CCA indiquent clairement l'importance du substrat siliceux, acide pour la distribution du *Carex curvula* (Fig. 8). Mais le bon développement aussi dans les montagnes des Bucegi, sur une roche mère riche en carbonates (le conglomérat de Bucegi, Puşcaru *et al.* 1956), indique le rôle compensateur de l'altitude élevée (par la température basse et précipitations importantes), qui favorisent la décalcification et l'acidification du sol. La présence de *C. curvula* sur un substrat riche en calcaire, sur des sols décalcifiés, a été signalée aussi dans plusieurs régions dans les Alpes (Dolomites – Ph. Choler, communication personnelle; Alpes du Valais – observations personnelles). La situation singulière des Bucegi dans les Carpates est due premièrement à la présence de substrat calcaire à haute altitude (Coldea 1991).

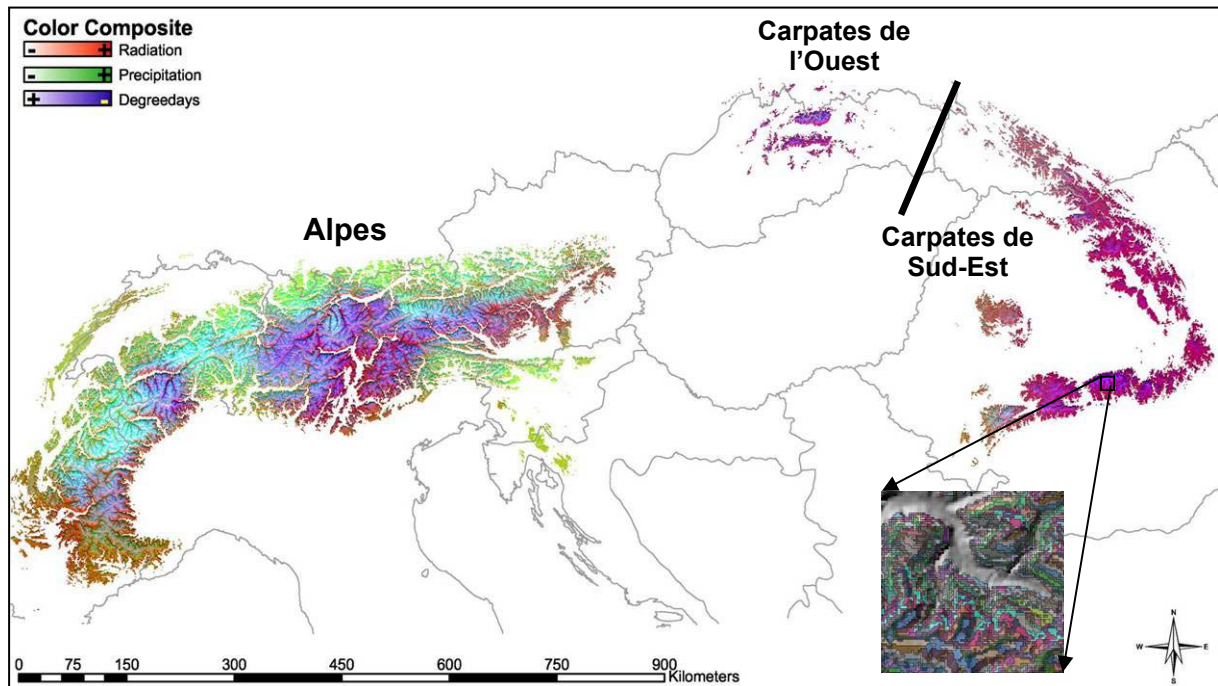


Fig. 7 La diversité de l'habitat bioclimatique potentiel dans les Alpes et les Carpates. Le modèle a été constitué sur les degrés-jour annuels, les précipitations annuelles et la radiation potentielle directe. Contrairement aux Alpes, les Carpates de Sud-Est sont caractérisées par une forte homogénéité de ces variables macroclimatiques; les variations les plus importantes sont au niveau local, déterminées par la topographie du relief (insert). La carte a été élaborée par Niklaus Zimmermann (WSL, Birmensdorf, Suisse), dans le cadre du projet européen IntraBioDiv (GOCE-CT-2003-505376).

La deuxième analyse CCA (réalisée seulement pour les 1005 relevés sur substrat géologique acide) révèle la position de *Carex curvula* le long du gradient altitudinal et de perturbation (Fig. 9). Le gradient altitudinal peut être substitué à un gradient thermique, car l'influence de l'altitude sur le développement de la végétation est premièrement liée aux modifications de la température (Körner *et al.* 2003). Ce gradient oppose les communautés de haute altitude à *Carex curvula* aux pelouses subalpine acidophiles, peu perturbés à *Nardus stricta*, *Festuca nigrescens*, *F. airoides*. Le remplacement des espèces au long du gradient altitudinal est expliqué par Choler (2002) à cause de l'affaiblissement de l'aptitude compétitive de *Carex curvula* vers la limite inférieure de l'étage alpin au détriment des espèces dominantes subalpines. Nos résultats confirment aussi pour les Carpates le rôle majeur joué par les perturbations physiques dans l'installation des pelouses à *C. curvula* dans l'étage alpin (Choler & Michalet 2002). *C. curvula* évite les situations les plus exposées aux perturbations (éboulis, crêtes) et les situations les plus enneigées (combes à neige) (Fig. 9).

L'importance de la topographie locale (surtout l'effet négatif de la pente des versants) dans la répartition de pelouses à *C. curvula* dans l'étage alpin acidophile des Carpates a été soulignée depuis longtemps par les phytosociologues roumains (Puşcaru *et al.* 1956; Puşcaru-Soroceanu 1963; Coldea 1991). La topographie *per se* (pente, exposition) n'a pas été révélée par nos analyses comme déterminante, c'est l'intensité de la perturbation qui compte. On peut trouver souvent de très belles pelouses sur des versants pentus mais épargnés des facteurs destructifs de l'environnement (Fig. 10) et réciproquement des situations de hauts-plateaux très exposés où *C. curvula* s'installe difficilement à cause de l'action intense du vent.

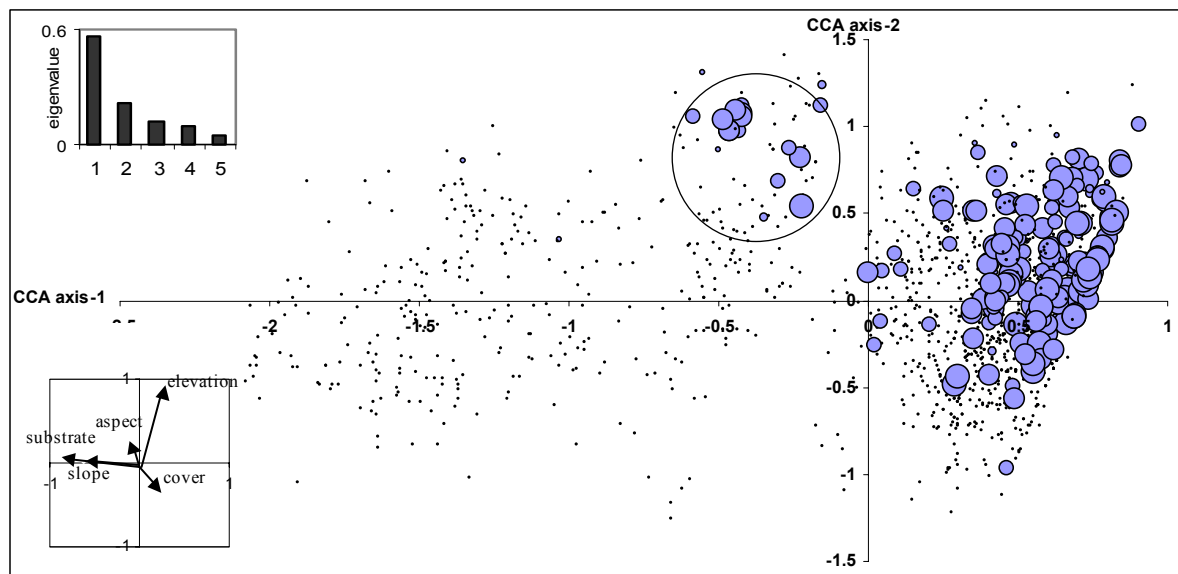


Fig. 8 La projection des 1359 relevés de végétation des Carpates dans le plan défini par les axes 1 et 2 de la première analyse CCA. Les relevés qui contiennent *Carex curvula* (○) sont marqués proportionnellement avec l'abondance de cette espèce ; les points identifient les relevés sans *C. curvula*. L'insert en bas, indique les *poids canoniques* des variables environnementales. Les valeurs propres pour l'analyse CCA sont indiquées dans l'insert en haut. L'ellipse réunit les relevés de Bucegi.

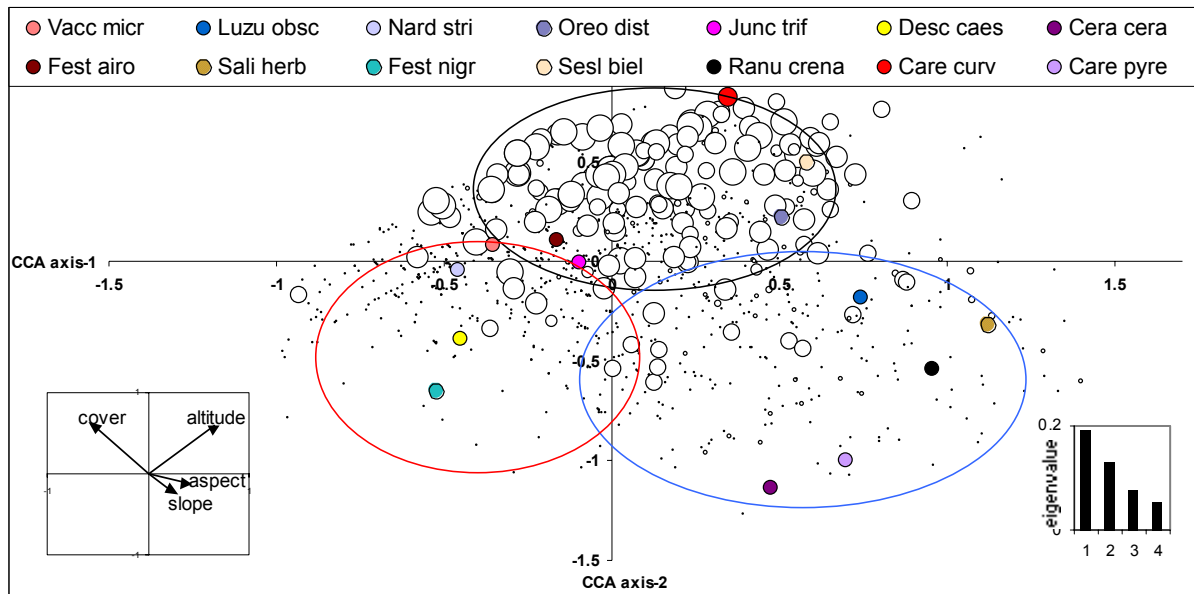


Fig. 9 La projection des relevés de végétation des Carpates sur substrat siliceux et des principales espèces dominantes dans le plan défini par les axes 1 et 2 de l'analyse CCA. Les relevés qui contiennent *Carex curvula* (○) sont marqués proportionnellement avec l'abondance de cette espèce ; les ellipses contiennent 70 % des, respectivement: relevés avec *C. curvula* (noir), communautés subalpine peu perturbés (rouge), communautés alpine fortement perturbés (bleu). L'insert à gauche indique les poids canoniques pour les variables environnementales. Les valeurs propres pour l'analyse CCA sont indiquées dans l'insert à droite. La position des espèces dominantes suivantes est indiquée : *Carex curvula*, *C. pyrenaica*, *Cerastium cerastoides*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca airoides*, *F. nigrescens*, *Juncus trifidus*, *Luzula alpinopilosa* subsp. *obscura*, *Nardus stricta*, *Oreochloa disticha*, *Ranunculus crenatus*, *Salix herbacea*, *Sesleria bielzii*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*.



(a)

(b)

Fig. 10 Des pelouses très denses à *Carex curvula* dans les Carpates roumaines, sur les versants pentus de : **(a)** Buhăiescu Mic et Mare (Les Montagnes de Rodna) et **(b)** Vânătoarea lui Buteanu (les Montagnes de Făgăraș).

Anexe

La liste bibliographique des publications utilisées dans l'analyse de la végétation de haute altitude des Carpates du Sud-Est :

- Alexiu V (1998) *Vegetația Masivului Iezer-Păpușa, Studiu Fitocenologic* Editura Cultura, Pitești.
- Borza A (1934) Studii fitosociologice în Munții Retezatului. *Buletinul Grădinii Botanice și al Muzeului Botanic Cluj* **14**, 1-84.
- Borza A (1959) *Flora și vegetația Văii Sebeșului* Academia Republicii Populare Române, București.
- Boșcaiu M, Boșcaiu N, Ehrendorfer F (1998) The *Cerastium alpinum* group (*Caryophyllaceae*) in the South Eastern Carpatians. *Contribuții Botanice*, 5-39.
- Boșcaiu N (1971) *Flora și Vegetația Munților Țarcu, Godeanu și Cernei* Editura Academiei Republicii Socialiste România, București.
- Boșcaiu N, Tauber F, Coldea G (1977) Asociații vegetale rupicole și petrofile din Munții Retezatului. *Studii și Comunicări de Ocrotirea Naturii* **4**, 253-264.
- Buia A (1943) Contribuțiuni la studiul fitosociologic al pășunilor din Munții Carpați. *Buletinul Facultății Agricole Cluj-Timișoara* **10**, 143-168.
- Buia A (1963) Les associations à *Nardus stricta* L. de la R. P. R. *Revue roumaine de biologie* **7**, 119-137.
- Buia A, Păun M, Pavel C (1962) Studiul geobotanic al pajiștilor. In: *Pajiștile din Masivul Parâng și Îmbunătățirea lor*, pp. 143-274. Editura Agro-Silvică, București.
- Buia A, Păun M, Safta I (1959) Contribuții geobotanice asupra pășunilor și fânețelor din Oltenia. *Lucrările Științifice ale Institutului Agronomic Craiova*, 93-183.
- Buiculescu I (1987) *Flora și Vegetația Masivului Piatra Mare*, teză de doctorat, Universitatea Babeș-Bolyai, Cluj-Napoca.
- Coldea G (1990) *Munții Rodnei, Studiu Geobotanic*. Editura Academiei Române, București.
- Coldea G, Pînzaru G (1986) La végétation de la Réserve Bila-Lala des Monts Rodnei. *Contribuții Botanice*, 153-169.

- Coldea G, Pînzaru, G. (1987) Vegetația rezervației Omul din Munții Suhard. *Studii și cercetări, Seria Biologie Vegetală* **39**, 109-118.
- Cristurean I (2000) Fitocenoze cu *Juncus trifidus* din vegetația Muntelui Giumalău. *Acta Horti Botanici Bucureștiensis* **28**, 171-177.
- Csűrös I (1957) Adatok a Fogarasi havasok központi része alpin vegetaciojanak ismeretéhez. *A Kolozsvári V. Babeş es Bolyai Egyetem Közleményei, Természettudományi sorozat*, 303-329.
- Csűrös Ş (1951) Cercetări floristice și de vegetație în Munții Călimani. *Studii și Cercetări Științifice Cluj* **2**, 127-144.
- Csűrös Ş, Csűrös-Kaptalan M, Nagy F (1956a) Contribuțiuni la studiul vegetației alpine a regiunii centrale a Munților Retezat. *Studii și Cercetări de Biologie* **7**, 57-77.
- Csűrös Ş, Csűrös-Kaptalan M, Pap S (1956b) Contribuțiuni la studiul zonei de calcar din vecinătatea sudică a Munților Retezat. *Studii și Cercetări de Biologie* **7**, 33-56.
- Csűrös Ş, Kovacs A, Moldovan I (1964) Cercetări de vegetație în rezervația științifică a Parcului Național Retezat. *Contribuții Botanice*, 167-188.
- Drăgulescu C (1995) *Flora și vegetația din Bazinul Văii Sadului* Editura Constant, Sibiu.
- Ghișa E (1940) Contribuțiuni la studiul fitosociologic al Munților Făgărașului. *Buletinul Grădinii Botanice Cluj* **20**, 127-141.
- Malinovsky KA, Diduck YP (2000) High mountain vegetation. In: *Vegetation of the Ukraine* (ed. Solomakha VA), pp. 1-230. Phytosociocentre, Kiev.
- Mihăilescu S (2001) *Flora și vegetația Masivului Piatra Craiului* Editura Vergiliu, București.
- Paucă A, Pușcaru-Soroceanu E, Ciucă M (1960) Contribuții la studiul pajiștilor din Masivul Ciucaș. *Comunicări de Botanică*, 113-136.
- Paucă AM, Rădulescu-Ivan D (1961) Observații asupra raporturilor fitocenotice din vegetația inițială instalată în jurul lacurilor glaciare "Bâlea" și "Podragul" din masivul Făgăraș. *Acta Horti Botanici Bucureștiensis*, 323-333.
- Pușcaru D, Pușcaru-Soroceanu E, Paucă A, et al. (1956) *Pășunile Alpine din Munții Bucegi* Editura Academiei Republicii Populare Române, București.
- Resmeriță I (1974) Cl. *Juncetea trifidi*, Hadac in Klinka et Hadac 44 din Parcul Național Retezat. *Sargetia, Acta Musei Devensis, Ser. Scientia Naturae* **10**, 112-129.
- Resmeriță I (1976) Alianța *Cetrario-Loiselerion* Br.-Bl. et Siss. 1939 în Munții Maramureșului. *Contribuții Botanice*, 161-164.
- Resmeriță I (1981) Vegetația rezervației naturale "Pietrosul Rodnei". *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Biologia*, 3-12.
- Resmeriță I (1984) Recherches sur la flore et la végétation de la montagne Toroioaga, Maramureș. *Acta Horti Botanici Bucureștiensis*, 177-184.
- Resmeriță I (1987) Vegetația alpină de pe Muntele Drăgășanu din Munții Retezat. *Studii și Cercetări de Biologie, seria Biologie Vegetală* **39**, 34-39.
- Resmeriță I, Csűrös Ş, Lupșa-Drăgan V, Calancea L (1963) Contribuții la studiul biologic, fenologic și agrotehnic al nardetelor din Transilvania. *Comunicări de Botanică* **2**, 7-62.
- Resmeriță I, Rațiu O (1983) Contribuții la cunoașterea vegetației alpine din Munții Rodnei. *Contribuții Botanice*, 99-110.
- Sanda V, Popescu A, Doltu M (1977) Vegetația masivului Piatra Craiului. *Studii și Comunicări, Științele Naturii, Muzeul Brukenthal* **21**, 115-213.
- Schneider-Binder E, Voik W (1979) Asociațiile din Clasa *Salicetea herbaceae* Br.-Bl. 1947 în Carpații Meridionali cu privire specială asupra celor din Munții Făgărașului. *Studii și Comunicări, Științele Naturii, Muzeul Brukenthal* **23**, 221-237.
- Stancu DI (2002) *Flora și Vegetația Munților Râiosu și Buda, Masivul Făgăraș* teză de doctorat, Academia Română, București.

- Todor I, Culica, S. (1967) Contribuții la studiul pășunilor din Masivul Gârbova. *Comunicări de Botanica* **4**, 23-55.
- Voik W (1976) Vegetația alpina din Valea Șerbotei (Munții Făgărașului). *Studii și Comunicări, Științele Naturii, Muzeul Brukenthal* **20**, 47-65.
- Zanoschi V (1971) *Flora și vegetația Masivului Ceahlău*, teză de doctorat, Universitatea Babeș-Bolyai, Cluj-Napoca.

ARTICLE 2

Biogeographic regions of the European Alpine System: a case study of the widespread alpine grasslands dominated by *Carex curvula*

En préparation pour *Preslia*

Mihai PUȘCAȘ^{1,3*} and Philippe CHOLER^{1,2}

¹ Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR CNRS-UJF 5553, Université J. Fourier, Grenoble I, BP53, 38041 Grenoble, France

² Station Alpine J. Fourier, UMS CNRS-UJF 2925, Université J. Fourier, Grenoble I, BP53, 38041 Grenoble, France

³ A. Borza Botanical Garden, Babeș-Bolyai University, 400015 Cluj-Napoca, Romania

*Corresponding author: mihai.puscas@e.ujf-grenoble.fr

Keywords: alpine belt, *Carex curvula*, biogeography, cluster analysis, diagnostic species, European Alpine System

ABSTRACT

The revealing of spatial pattern in species distribution is the main task of historical biogeography. Here, we test if the spatial distribution of the main floristic groups within the alpine belt of the European Alpine System matches with the big geographical distances between the mountain ranges. We focused our analyses on one well circumscribed plant community represented by the silicicolous alpine meadows dominated by the endemic sedge *Carex curvula*. The cluster analyses performed for a comprehensive dataset of vegetation relevés showed that the distribution of the phytogeographic groups was only in part congruent with the physiography of the EAS. While the high level of endemism has supported the clear floristical disjunction of the most southern ranges (the Balkans and the Pyrenees), the shared history during the Pleistocene glaciations has induced marked similarities between the alpine silicicolous vegetation of the Carpathians, eastern Alps and northern Balkans. The influence of local environmental variables in structuring the floristics of the alpine belt is still noticeable even at continental macro-scale analysis. One detected floristic group in the Alps clearly separated the communities developed in the lower part of the alpine belt that are highly influenced by the temperature, soil type, nutrients and water availability.

INTRODUCTION

A major objective of plant biogeography is the exploration of species distribution patterns, and the identification of floristic regions within a given area (McLaughlin 1994). There is a long debate about the importance of historical factors *vs.* ecological factors in determining the species distribution at geographical scale (Potts *et al.* 2002), that mainly reflects two perspectives (“niche assembly” and “dispersal assembly”) in understanding the species assemblages (Hubbell 1997). Anyway, on local scale the habitat factors tend to be more important, whereas at larger scales (continental), evolutionary and historical events seem to explain primarily the species association (Knollová & Chytrý 2004).

One important problem in analyzing the spatial grouping of species at large scale is still the scarcity of available data (Finnie *et al.* 2007). However, in the last decade there was an important increase in the number of the databases on species or communities’ distribution and the simple expert classifications were enhanced by new numerical technique of data analysis. The “*revitalization of biogeography as a modern quantitative science*” (Brown *et al.* 1996) is highlighted by recent studies on the biogeography of Europe (Finnie *et al.* 2007; Heikinheimo *et al.* 2007), China (Xie *et al.* 2004) or North America (McDonald *et al.* 2005) or vegetation classification in Central Europe (Knollová & Chytrý 2004; Botta-Dukát *et al.* 2005; Illyés *et al.* 2007). These new approaches have offered new tools to compare spatial distribution patterns of species (Heikinheimo *et al.* 2007).

The mountains of Europe offer a good opportunity for testing biogeographical hypothesis at continental scale. Beginning with the first botanists (Baumgarten 1816; Rochel 1838) the mountain flora of Europe has been explored with enthusiasm for almost two centuries. The biogeographers have early questioned the problem of floristic similarities between different mountain ranges (Braun-Blanquet 1923; Braun-Blanquet 1930), as well as the striking floristic breaks that also exist (Woloszczak 1895; Pax 1898; Krebs 1928; Gausson & Lerendde 1949). Based on shared floristic, vegetational and historical features Ozenda (1985) included all the main temperate mountains of Europe in one biogeographic unit, the European Alpine System (EAS). To our knowledge, no authors have attempted to quantify the floristic relationships of alpine vegetation within the ESA.

In this study we have explored the floristic patterns of one of the most widespread plant community within the EAS, the silicicolous alpine grasslands dominated by the sedge *Carex curvula* subsp. *curvula*. This species is an endemic taxon to the EAS, forming extensive swards mainly between c. 2200 and 2700 m.s.m. in the Pyrenees, Alps, Carpathians

and the mountains from Balkans (Stara Planina, Rila, Pirin from Bulgaria and some of the highest peaks of the Dinarides), (Fig. 1, Puşcaş 2005). The communities dominated by *C. curvula* were among the first plant assemblages described by European phytogeographers (“*Curvuletum*”, Brockmann-Jerosch 1907; Rübel 1911), and this type of communities were systematically reported at the same time with the first phytosociological explorations of Carpathians (Borza 1934), Balkans (Horvat *et al.* 1937) or Pyrenees (Braun-Blanquet 1948). Since then, a large number of local studies described these grasslands from different locations across the entire geographical range, but only few tried to sum them up into a large-scale vegetation classification. However, the existing syntheses on *Curvuletum* are generally restricted to one mountain range (Coldea 1991; Theurillat 1996; Roussakova 2000). The geographical turnover of the floristic composition in the grasslands dominated by *C. curvula* within one mountain can show different patterns. In the Carpathians they are surprising uniform (Puşcaş *et al.* 2005), while in the Alps several geographical and ecological plant associations have been described (Theurillat 1996). An overall floristic comparison of this type of vegetation throughout its entire distribution range has never been done (Fig. 1). These alpine grasslands are typical late-successional communities (Niederfriniger-Schlag & Erschbamer 2000). They have not been severely affected by land use, and thus current floristic diversity patterns mostly reflect the outcome of long-term evolutionary history.

Based on the clustering analysis of a large European-scale dataset of vegetation relevés, we addressed here the following questions: (1) how much floristic variation can be found within the *C. curvula* dominated alpine grasslands of the EAS and where are the main floristic boundaries for this plant community? (2) Do these floristic boundaries match the geographical limits within the EAS (i.e. the mountain ranges)? (3) To what extent are the clusters associated with different species richness and/or relative cover of *C. curvula*? (4) To what extent are the clusters associated with different elevation and/or vegetation cover/disturbance?

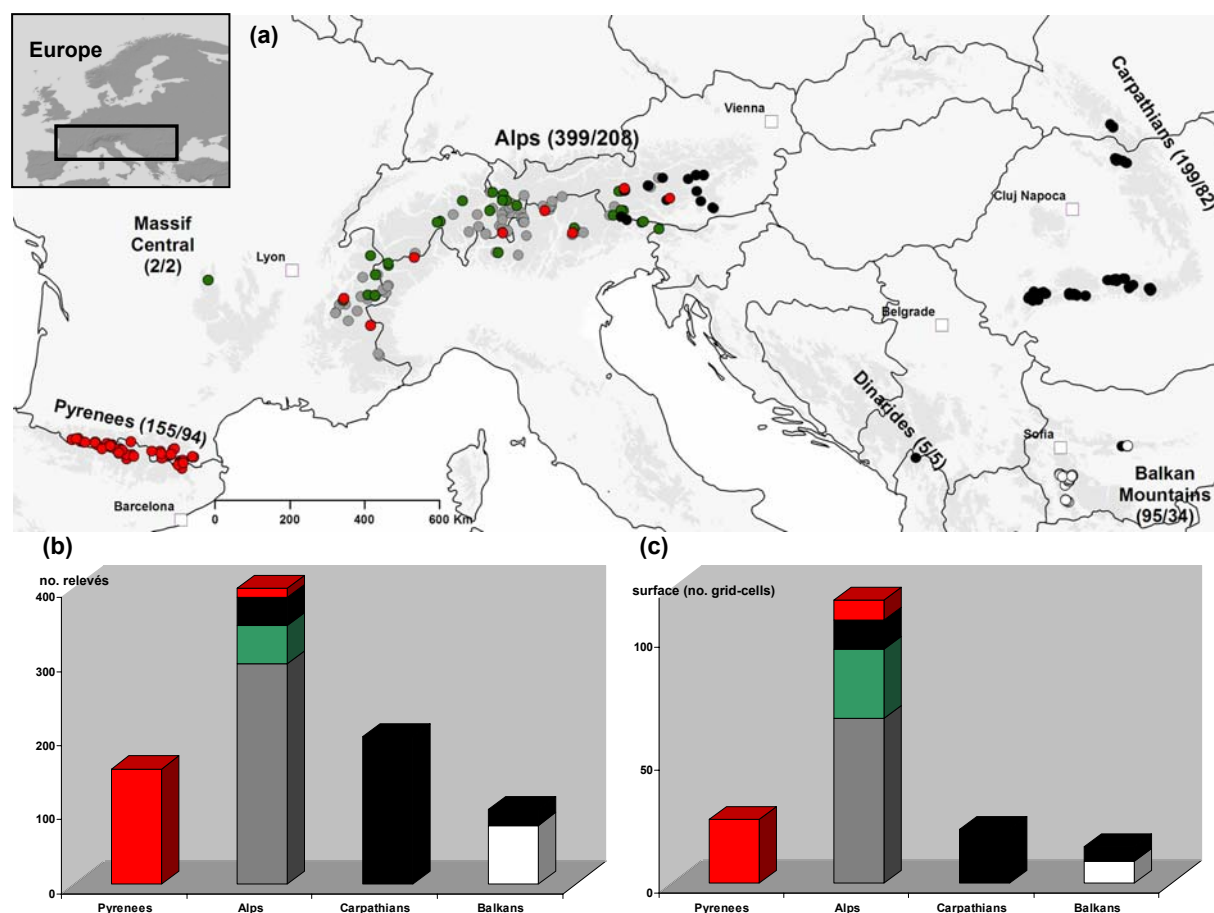


Figure 1 Location of the relevés (\circ) with *Carex curvula* in the European mountains. (a) The first number after the mountain name indicates the total number of available relevés in that range, and the second represents the number of relevés selected by each geographical stratified resampling. (b) and (c) The presence of the clusters in each mountain range, evaluate to the total number of relevés (b) and to the occupied surface (i.e. number of grid-cells) (c). The colors indicate the clusters: red – Pyr, grey – Alp1, green – Alp2, black – Car, white – Bal.

MATERIALS AND METHODS

Vegetation data

We collected 853 relevés of alpine vegetation dominated by *C. c.* subsp. *curvula* using 59 different local studies to build up a floristic dataset covering all the distribution range of the

species (Fig. 1 and see the supplementary material 1 for a full list of the original sources used). 86 relevés originated from this study. Floristic surveys were conducted using standard phytosociological rules, with a 6-levels scale for the visually estimating for relative abundance-dominance of vascular plant species +: < 5%; 1: 5 - 10%; 2: 10 - 25%; 3: 25 - 50%; 4: 50 - 75%; and 5: > 75% (Braun-Blanquet 1932). We selected only the relevés for which the abundance-dominance of *C. c. subsp. curvula* was ≥ 2 . We paid special attention to not add to the analysis relevés from the Alps and Pyrenees including *C. c. subsp. rosae* instead of *C. c. subsp. curvula*. The two related taxa are morphologically closed and they could be sympatric, but they have different ecological specialization along disturbance, mesotopography and soil acidity gradients (Choler & Michalet 2002). *C. c. subsp. rosae* is primarily calcicole and is found only in the Alps and Pyrenees (Chater 1980). Relevés from the geological substrates included also carbonated rocks were eliminated, if the authors haven't specifically referred to *C. c. subsp. curvula*.

Taxonomy and nomenclature of the species follow *Flora Europaea* (Tutin *et al.* 1964-1980). Some species that are taxonomically problematic, or that can be easily misidentified in the field were referred to broader defined taxa (see the supplementary material 2 for a full list these taxa). In this paper the use of term *Curvuletum* has a general meaning referring to any alpine grassland dominated by *C. curvula* and it does not correspond to a special phytosociological unit of vegetation.

Data analysis

The databases compiled from different sources are often geographically biased by oversampling in some areas and the existing redundancy may seriously influence the results of numerical analysis (Knollová *et al.* 2005). In order to avoid such local oversampling, we applied a geographical stratified resampling for the vegetation dataset. Maximum 5 relevés were randomly selected from each cell of a geographic grid of 6' latitude and 10' longitude covering all the EAS, resulting a sub-dataset of 420 relevés.

Using the **cluster analysis**, the selected sub-dataset was partitioned into five groups, i.e. the same number as the number of mountain ranges where *Carex curvula* grows. The analysis was conducted by applying the partitioning around medoids with the *pam*-algorithm (Kaufman & Rousseeuw 1990) implemented in the CLUSTER R package. The *pam*-algorithm is based on the search for k representative objects or medoids among the

observations of the dataset. After finding a set of k medoids, k clusters are constructed by assigning each observation to the nearest medoid. The goal is to find k representative objects which minimize the sum of the dissimilarities of the observations to their closest representative object. The partitioning was based on a floristic dissimilarity matrix between relevés, using the Jaccard's index (Jaccard 1901).

Furthermore, **diagnostic species** for the groups of relevés established by the cluster analysis were determined by calculating the fidelity of all species to each group. We compared the observed frequencies of species occurrence in one cluster with the frequencies that would be expected under the null hypothesis (random distribution), using the *u hypergeometrical value* (u_{hyp}) as a statistic measure of fidelity (Chytrý *et al.* 2002). For every computation, the species presence in one cluster was compared with the rest of the relevés, which were taken as one group. The u_{hyp} can take on positive or negative values, indicating that the species and a given cluster co-occur more or less frequently than would be expected by chance. Larger values are, greater degrees of joint fidelity are. After preliminary inspections, the threshold value for u_{hyp} for a species to be considered as diagnostic was set to 5, because this value produced lists of diagnostic species for groups that are informative and not too extensive.

To test the robustness of the identified clusters and the diagnostic species that are assigned to them, the initial dataset was resampled 1000 times. For each resampled dataset the clustering analysis was conducted and the diagnostic species were determined as described above. Depending on the particular configuration of each resampled dataset, one relevé could be assigned to different clusters. We considered that a given relevé belong to the cluster to each it was assigned most of the times in 1000 analysis. One species was regarded as diagnostic to a given cluster only if that species was selected at least 500 times as diagnostic for that cluster (see results).

In order to compare habitat affinities for the clusters found in the Alps, we performed a **Principal Component Analysis (PCA)** based on environmental indicator values for the clusters' diagnostic species. Indicator values for the soil moisture (1-9 scale, from very dry to wet ground gradient), altitudinal range (1: montane-subalpine species, 2: subalpine species, 3: subalpine-alpine species, 4: alpine species, 5: alpine-subnival species), habitat type (1: mainly rocky type habitat, 2: rocky type habitat to meadows, 3: mainly meadows) and nitrogen figure (1: oligotrophic, 2: oligo-mesotrophic, 3: mesotrophic, 4: meso-eutrophic, 5: eutrophic) were adapted after *Flora Alpina* (Aeschimann *et al.* 2004). Preference for light was considered after Ellenberg *et al.* (1992).

A cluster's area was estimated by the number of cells of the geographic grid-system within which a majority of relevés belong to that cluster.

All computations and statistical analyses were performed with the software R version 2.6.0 (R Development Core Team 2007, www.R-project.org), using the packages CLUSTER ver. 1.11.9 (M. Maechler, ETH Zurich, Switzerland) for cluster analysis and ade4 ver. 1.4-5 (Chessel *et al.* 2004) for dissimilarity matrix calculation and PCA.

RESULTS

Cluster analysis to the level of five groups yielded a very coherent geographical structure of the alpine communities dominated by *Carex curvula* within EAS. Each of the five clusters was closely linked to one of the main mountain ranges: Pyrenees (hereafter cluster *Pyr*), Alps (two clusters, *Alp1* and *Alp2*), Carpathians (cluster *Car*) and Balkans (cluster *Bal*) (Fig. 1).

The Carpathians and the Pyrenees were the most homogeneous mountains, all the relevés being assigned to the corresponding cluster (*Car*, respectively *Pyr*), Fig. 1b. The Balkan Mountains showed a more heterogeneous structure. The alpine communities from Rila and Pirin formed a well defined Balkan group (*Bal*), but the floristic affinities of the *Curvuletum* from the northern part of the Balkans (Stara Planina) were much closer to the Carpathian cluster. As well, the five relevés from the Prokletije (Dinarides) were assigned to Car cluster. Within the Alps, the pattern of species assemblage in *Curvuletum* was more complex. Remarkably, the relevés from the easternmost part of the Alps clustered with those from Carpathians. Two other almost exclusively Alpine groups were identified (*Alp1* - the biggest one, and *Alp2*), without any detectable geographical meaning. Only a very small number (3%) of the relevés from the Alps were assigned to the Pyrenean group. The two relevés from the France Massif Central grouped together with *Alp2* cluster.

Pyr cluster (167 relevés in 36 grid-cells, 206 species)

This group comprised medium-rich in species *Curvuletum* communities (Fig. 2), but with the highest number of diagnostic species (26). Half of the diagnostic species are Pyrenean endemics (*Leontodon pyrenaicus*, *Oreochloa blanka*, *Pedicularis pyrenaica*, *Thymus nervosus*, *Hieracium breviscapum*, *Festuca eskia*) or are also found in the adjacent regions (*Gentiana alpina*, *Androsace carnea*, *Helictotrichon sedenense*, *Jasione crispa*, *Primula integrifolia*, *Ranunculus pyrenaicus*). Another important set of diagnostic species for *Pyr* included more widely distributed taxa but with similar habitat preferences. They indicated

communities growing on rocky places, screes, on shallow soils generally from the upper part of the alpine belt (*Silene acaulis*, *Arenaria grandiflora*, *Minuartia recurva*, *Saxifraga exarata* subsp. *moschata*, *Silene ciliata*, *Erigeron uniflorus*, *Lychnis alpina*).

Car cluster (258 relevés in 40 grid-cells, 194 species)

This cluster was defined by a set of elements that are centered on Carpathians, but that also diffuse on the neighboring mountains ranges (e.g. Eastern Alps and northern Balkans), as *Primula minima*, *Phyteuma confusum*, *Potentilla aurea* subsp. *chrysocraspeda* (distributed in Carpathians and Balkans), *Rhododendron myrtifolium* (Carpathians and Balkans), *Campanula alpina* (Carpathians and Eastern Alps). It was the most geographically spread group, but very clearly delimited from the others. There were only few diagnostic species (9), but all of them have a high degree of fidelity to this group (as revealed by the frequency of the assignment to the cluster, Table 1) and consequently are strongly discriminant. The *Curvuletum* from this easternmost cluster were generally species poor (Fig. 2).

Bal cluster (79 relevés in 9 grid-cells, 85 species)

The Balkan cluster was a small one, being restricted to the area of two closely connected mountains in Bulgaria (Rila and Pirin). It included the species-poorest grasslands dominated by *C. curvula* in all the EAS (Fig. 2). The number of diagnostic species was also small (11), but this cluster had the highest index of diagnostic species down-weighted with the surface of the cluster (i.e. the number of corresponding grid-cells), Fig. 4d. The group was essentially defined by Balkan Mountains endemic species, as *Campanula alpina* subsp. *orbelica*, *Dianthus microlepis*, *Festuca riloensis*, *Sesleria comosa*. Some other taxa confined to the eastern part of EAS have higher incidence in the Balkan *Curvuletum*: *Leontodon croceus* subsp. *rilaensis*, *Poa media*, *Ranunculus crenatus*, *R. pseudomontanus*.

Alp1 (297 relevés in 67 grid-cells, 277 species) and *Alp2 clusters* (52 relevés in 28 grid-cells, 171 species)

One should notice the particular case of the two clusters from the Alps. Both groups included the species-richest *C. curvula* communities of the EAS (Fig. 2). By the other hand, they were the only groups that were completely sympatric, occupying the same geographical range (Fig. 1). The PCA carried out for the diagnostic species revealed the distinction between *Alp1* and *Alp2* (Fig. 3a). The first PCA axis explained more than 50% of the total variance, and was positively correlated with altitude, light and negatively with soil moisture, and soil N. It clearly separated the *C. curvula* communities from the upper part of the alpine belt (*Alp1*, Fig. 3b) mostly found on the shallow soils of summits and ridges. *Alp1* had a high number of diagnostic species (25), the most important being *Antennaria carpatica*, *Veronica*

bellidioides, *Oreochloa disticha*, *Kobresia myosuroides*, *Minuartia sedoides*, *Hieracium piliferum*, *Senecio incanus* subsp. *carniolicus* etc. Contrary to the other groups, the percentage of local endemics (Alpine) among the diagnostic species were particularly low for both *Alp1* and *Alp2*. There were three for *Alp1* cluster (*Festuca halleri*, *Primula glutinosa* and *Phyteuma globulariifolium* subsp. *pedemontanum*) and none in *Alp2*. The *Alp2* cluster included the *Curvuletum* developed in the lower part of the alpine belt, corresponding to a transition zone with subalpine grasslands. Only few species were diagnostic for this group (*Homogyne alpina*, *Nardus stricta*, *Plantago alpina*, *Anthoxanthum alpinum*, *Ligusticum mutellina*, *Campanula scheuchzeri*). These taxa have a wide range in the mountains of EAS and consequently they were less discriminant for the cluster (i.e. frequency of the assignment to the cluster, Table 1), in comparison with other sets of diagnostic elements.

We analyzed also the location of the boundaries between clusters by increasing the number of clusters sequentially from 2 to 5 (data not shown). The first two groups separated the Eastern part of the EAS (Carpathians, Balkans and Dinarides) and the Western part (the Alps and the Pyrenees). Noticeably, the floristic barrier zone was located within the Alps, the communities from the easternmost part of the Alps clustering with the eastern European group. The second split separated the Pyrenees from the Alps and at four groups, the *Bal* cluster showed off. The two clusters in the Alps were revealed only by the last split. The structure revealed by partitioning the dataset into more than five clusters was less meaningful and difficult to interpret.

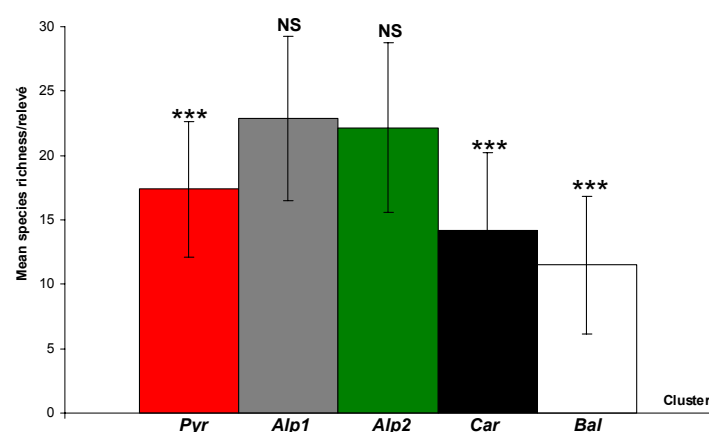


Figure 2 The mean species richness per relevé in each cluster (ANOVA; *** $p < 0.001$; NS = not significant at $p < 0.05$ level). Colors as in Fig. 1.

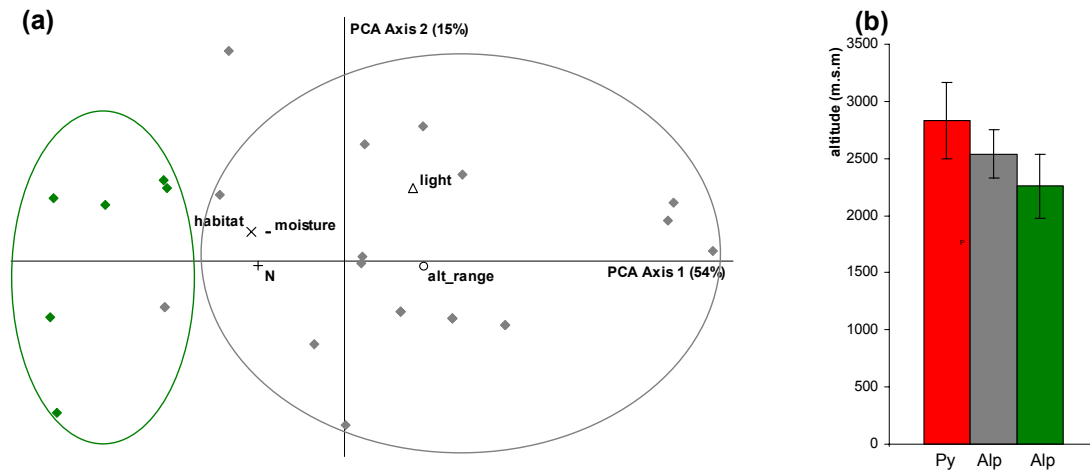


Figure 3 (a) Principal Component Analysis (PCA) based on the environmental indicator values of the diagnostic species for *Alp1* and *Alp2* clusters. (b) The altitudinal range for the relevés from *Pyr*, *Alp1* and *Alp2* clusters in the Alps. The differences between the altitudinal classes are significant (ANOVA, all $p < 0.001$). Colors as in Fig. 1.

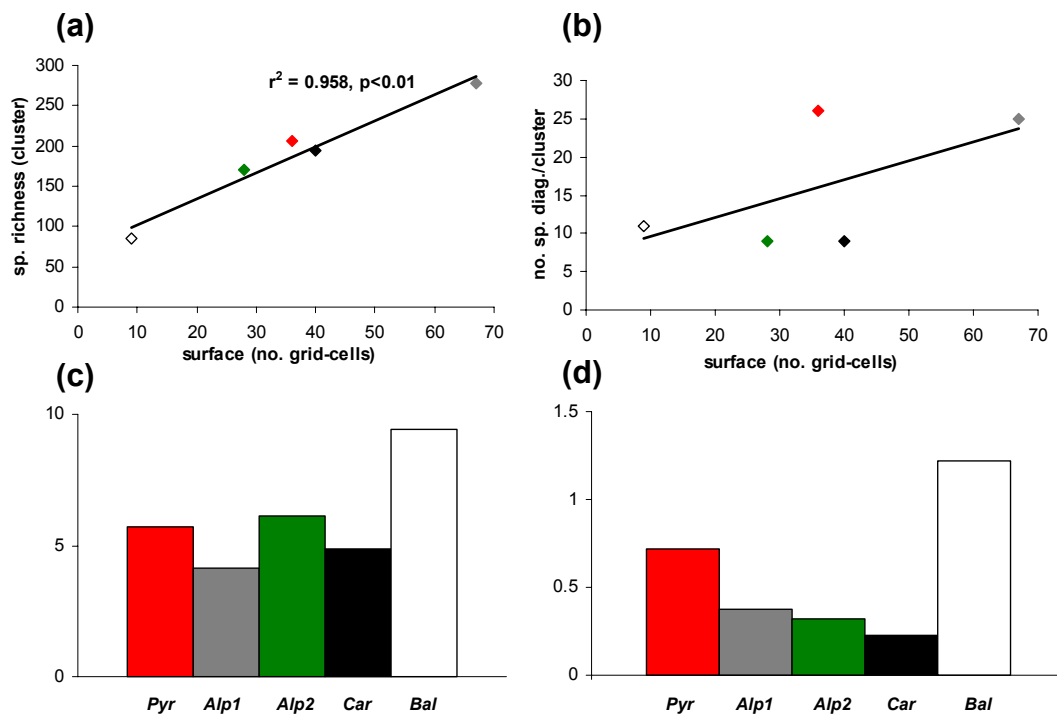


Figure 4 Correlations between the area of the clusters and: (a) the species richness and (b) the the number of diagnostic species. (c) and (d) The range down-weighted values for species richness (c) and diagnostic species(d), calculated for each cluster. The ‘area’ or the ‘range’ of the clusters have referred to the number of grid-cells in which the relevés of a given cluster occurred. Colors as in Fig. 1.

DISCUSSION

Floristic vs. geographic boundaries

At European-scale level, the pattern of species assembly in the alpine communities dominated by *Carex curvula* mainly reflected the phytogeographical differences between the mountain ranges (e.g. the local endemism). But the distribution of the five floristic clusters was only partly congruent with the physiography of the EAS. The alpine areas of the adjacent mountains are separated by lowland territories that represent important gaps between them (400-900 km). Our null hypothesis was that the large geographical distances between the mountain ranges of the ESA would have been the primary driver of the floristic divergences within the *Curvuletum*.

This hypothesis was supported for the Pyrenees and the southern Balkans (Pirin and Rila). Here the floristic groups are well individualized and do not radiate in the nearby areas (the particular case of the 12 *Pyr* relevés in the Alps is discussed further). The most likely explanation for this is the important level of endemism for the high mountain flora of those regions, that has long been noticed by the biogeographers (Stojanov & Kitanov 1926; Küpfer 1974; Roussakova 2000). Despite the shared floristical similarities with the neighbor mountain ranges (Braun-Blanquet 1923; Roussakova 2000), the acidic alpine grasslands of the Pyrenees and southern Balkans have enough particularities to constitute separate entities.

One important result of our study is the location of the boundaries that separate the Carpathian cluster (*Car*) from the Alpine or Balkan clusters. In this case the long geographic distances between the Carpathians, eastern Alps, Dinarides and northern Balkans were vanished by the striking similarities of their acidophilous alpine floras.

Previous phytogeographical works have acknowledged the existence of the relationships between the mountain floras of the easternmost part of the EAS and a set of common “Carpatho-Balkan” elements has been proposed (Coldea 1991). Our results confirmed the strength of these similarities, essentially between the northern Balkans and Carpathians. The *Curvuletum* from Stara Planina showed stronger affinities with Carpathian communities than with the closer ones from Rila and Pirin. Interestingly, Carpathian populations of *C. curvula* are genetically closely related to the populations from Stara Planina (Puşcaş *et al.*, *in press*). Roussakova (2000) has also highlighted the important dissimilarities between the vegetation of the alpine belts of Rila and Stara Planina. From both geographic

and floristic point of view, the Dinarides have an intermediate position between the Alps, Carpathians and Balkan mountains (Fig. 1) (Lakusic 1970). Our analysis showed that the Dinaric acidic alpine grasslands were closer to the Carpathian group. However, it is not completely clear if this result reflected the limited dataset available for the high mountains of Macedonia and Bosnia-Herzegovina.

One of the main identified phytogeographic break zones in the distribution of alpine species was located in the eastern part of the Austrian Alps, between Niedere Tauern (to east) and Hohe Tauern (to west). The *Curvuletum* from the Lavanttaler Alpen and the oriental part of Niedere Tauern (Wolzer, Triebner and Seckauer Tauern) were clearly assigned to the *Car* cluster. They closely corresponded to the eastern group of Alpine communities included by Theurillat (1996) in the *Phyteumato confusi – Caricetum curvulae*. The western Nieder Tauern (Radstädter and Schladminger Tauern) and the eastern Hohe Tauern (Grossglockner), and further south the Gurktaler Alpen, could be considered a “transition zone” between the eastern and typical *Curvuletum* from the rest of the Alps. In this area different sets of diagnostic species can co-occur in the structure of *C. curvula* grasslands. Along the Alpine chain, seven N-S phytogeographical breaks were usually recognized (Ozenda 1985). None of them corresponded to the main disjunction zone found for the alpine acidic grasslands. This boundary clearly corresponds to one newly identified break zone in the distribution of subalpine and alpine silicicolous taxa in the Alps (the “Salzburg-Trieste break-line”, Thiel-Egenter *et al.*, unpublished manuscript). The previous phytogeographical units of the Alps were strongly influenced by the distribution of forest vegetation types (Ozenda 1985) and they appear, at least for our case, not very relevant for the distribution of silicicolous alpine taxa.

The existence of some important similarities between the Carpathian and Eastern Alps Flora has already been recognized (Schneeweiss & Schönswetter 1999), but there was no attempt to quantify it. Only very recently, Finnie *et al.* (2007), analyzing the spatial distribution of about 20% of European Flora, confirmed the existence of one Carpathian floristic element (“*Rumex alpinus*”).

Table 1 The diagnostic species for each cluster. Within the clusters the species are ranked by decreasing the frequency of assignment to the cluster (per 1000 resamplings).

Cluster	Alp1	Alp2	Bal	Car	Pyr
<i>Avenula versicolor</i> (Vill.) Láinz	722	716	-	-	-
<i>Leontodon pyrenaicus</i> Gouan subsp. <i>helveticus</i> (Mérat) Finch & P.D. Sell	722	712	-	-	-
<i>Polygonum viviparum</i> L.	722	-	-	-	-
<i>Festuca halleri</i> All.	718	-	-	-	-
<i>Hieracium piliferum</i> Hoppe gr.	713	-	-	-	-
<i>Veronica bellidioides</i> L.	713	-	-	-	-
<i>Senecio incanus</i> L. subsp. <i>carniolicus</i> (Willd.) Braun-Blanquet	711	-	-	-	-
<i>Antennaria carpatica</i> (Wahlenb.) Bluff & Fingerh.	710	-	-	-	-
<i>Leucanthemopsis alpina</i> (L.) Heywood	709	-	-	-	-
<i>Primula glutinosa</i> Jacq.	698	-	-	-	-
<i>Oreochloa disticha</i> (Wulfen) Link	688	-	-	-	-
<i>Pulsatilla vernalis</i> (L.) Miller	686	-	-	-	-
<i>Agrostis alpina</i> Scop.	640	-	-	-	-
<i>Kobresia myosuroides</i> (Vill.) Fiori	639	-	-	-	-
<i>Luzula lutea</i> (All.) DC.	635	-	-	-	-
<i>Salix herbacea</i>	635	-	-	-	-
<i>Gentiana punctata</i> L.	634	-	-	-	-
<i>Phyteuma hemisphaericum</i> L.	628	-	-	-	722
<i>Potentilla aurea</i> L.	625	615	-	-	-
<i>Pedicularis kernerii</i> Dalla Torre	620	-	-	-	-
<i>Euphrasia minima</i> Jacq. ex DC.	595	-	-	-	-
<i>Minuartia sedoides</i> (L.) Hiern	591	-	-	-	721
<i>Ligusticum mutellinoides</i> (Crantz) Vill.	589	-	-	-	-
<i>Phyteuma globulariifolium</i> Sternb. & Hoppe	520	-	-	-	-
<i>Juncus jacquinii</i> L.	503	-	-	-	-
<i>Homogyne alpina</i> (L.) Cass.	-	651	-	-	-
<i>Plantago alpina</i> L.	-	587	-	-	-
<i>Nardus stricta</i> L.	-	587	-	-	-
<i>Anthoxanthum alpinum</i> Á. Löve & D. Löve	-	577	-	-	-
<i>Campanula scheuchzeri</i> Vill.	-	553	-	-	-
<i>Ligusticum mutellina</i> (L.) Crantz	-	552	-	-	-
<i>Campanula alpina</i> Jacq. subsp. <i>orbelica</i> (Pancic) Urum.	-	-	722	-	-
<i>Dianthus microlepis</i> Boiss.	-	-	722	-	-
<i>Festuca riloensis</i> (Hack. ex Hayek) Markgr.-Dann.	-	-	722	-	-
<i>Leontodon croceus</i> Haenke subsp. <i>ri-laensis</i> (Hajek) Finch	-	-	722	-	-
<i>Poa media</i> Schur	-	-	722	-	-
<i>Ranunculus crenatus</i> Waldst. & Kit.	-	-	722	-	-
<i>Sesleria comosa</i> Velen.	-	-	722	-	-
<i>Ranunculus pseudomontanus</i> Schur	-	-	709	-	-
<i>Alopecurus gerardii</i> Vill.	-	-	682	-	-
<i>Scleranthus perennis</i> L. subsp. <i>marginatus</i> (Gauss) Arcangeli	-	-	586	-	-
<i>Agrostis rupestris</i> All.	-	-	536	-	-
<i>Primula minima</i> L.	-	-	-	722	-
<i>Potentilla aurea</i> L. subsp. <i>chrysocraspeda</i> (Lehm) Nyman	-	-	-	722	-
<i>Hieracium alpinum</i> L.	-	-	-	722	-
<i>Phyteuma confusum</i> A. Kerner	-	-	-	722	-
<i>Campanula alpina</i> Jacq.	-	-	-	722	-

Cluster	Alp1	Alp2	Bal	Car	Pyr
<i>Rhododendron myrtifolium</i> Schott & Kotschy	-	-	-	722	-
<i>Festuca airoides</i> Lam.	-	-	-	722	702
<i>Juncus trifidus</i> L.	-	-	-	680	-
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	-	-	-	620	-
<i>Trifolium alpinum</i> L.	-	-	-	-	722
<i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq.	-	-	-	-	722
<i>Gentiana alpina</i> Vill.	-	-	-	-	722
<i>Androsace carnea</i> L.	-	-	-	-	722
<i>Arenaria grandiflora</i> L.	-	-	-	-	722
<i>Armeria alpina</i> Willd.	-	-	-	-	722
<i>Carex ericetorum</i> Pollich	-	-	-	-	722
<i>Helictotrichon sedenense</i> (DC.) Holub	-	-	-	-	722
<i>Jasione crispa</i> (Pourr.) Samp.	-	-	-	-	722
<i>Leontodon pyrenaicus</i> Gouan	-	-	-	-	722
<i>Minuartia recurva</i> (All.) Schinz & Thell.	-	-	-	-	722
<i>Oreochloa blanka</i> Deyl	-	-	-	-	722
<i>Pedicularis pyrenaica</i> J.Gay	-	-	-	-	722
<i>Primula integrifolia</i> L.	-	-	-	-	722
<i>Saxifraga exarata</i> Vill. subsp. <i>moschata</i> (Wulfen) Cavillier in Burnat	-	-	-	-	722
<i>Silene ciliata</i> Pourr.	-	-	-	-	722
<i>Thymus nervosus</i> J.Gay ex Willk.	-	-	-	-	722
<i>Hieracium breviscapum</i> DC.	-	-	-	-	721
<i>Erigeron uniflorus</i> L.	-	-	-	-	714
<i>Festuca eskia</i> Ramond ex DC.	-	-	-	-	663
<i>Ranunculus pyrenaicus</i> L.	-	-	-	-	640
<i>Festuca nigrescens</i> Lam.	-	-	-	-	621
<i>Lychnis alpina</i> L.	-	-	-	-	531

It was assumed that similarities in species composition of different territories were mainly caused by the shared geographic history (Ron 2000). Based on this premise, we can suppose that the outstanding floristic affinities between the remote areas of the *Car* group are matched by some historical relatedness. The last major events that severely influenced the species composition within the EAS were the big climatic oscillations during the Pleistocene (Comes & Kadereit 1998; Taberlet *et al.* 1998). While the majority of the Alpine chain was almost entirely covered by a large ice-sheet during the glaciations, the eastern part of Austrian Alps remained almost ice-free (Voges 1995). The same situation was found also in the Carpathians and the Balkans, where only localized glaciers were present on the highest summits (Pawłowski 1970; Bazilova & Tonkov 2000). In these territories the alpine species have responded to the cooling climate by shifting downward the altitudinal distribution (Tribsch & Schönswetter 2003, Puşcaş *et al.* in press) and this fact have facilitated the species exchange between different ranges of the EAS (Zhang *et al.* 2001; Schönswetter *et al.* 2003; Mráz *et al.* 2007). It is likely that the long glacial periods of Quaternary promoted the floristic

exchanges between the alpine floras of Alps, Carpathians and Balkans, that could be reflected in the nowadays resemblance of their silicicolous alpine communities. Surprisingly, the Carpathian type of *Curvuletum* in the Alps is strictly located in the area that was designated as the largest glacial refugium for silicicolous alpine species in the Alps (*refugium S1*, Tribsch & Schönschwetter 2003) and the found floristic boundary corresponds approximately with the maximum extent of the glaciers. Even if the structure of the actual alpine plant communities is represented by new assemblages of species reconstituted after the deglaciation (Obidowicz 1996), in refugial areas they have been greatly influenced by the *in situ* existing species-pool. However, the recolonization of the large territories that remained free after the ice retreat occurred in different ways for different species (Schönschwetter *et al.* 2006). Most probably *C. curvula* have recolonized the central and western Alps from the main east Alpine refugium (Puşcaş *et al.* in press), but the structure of the newly formed *Curvuletum* have been highly influenced by the species arrived also from the secondary refugia located along the external part of the Alpine chain (Schönschwetter *et al.* 2005).

Local-scale vs. large scale floristic patterns

Studies on species distribution patterns aim to disentangle the influence of local environmental factors that of larger scale evolutionary and historical (Finnie *et al.* 2007). Our results showed that the local habitat characteristics are to be considered even in large-scale comparative studies.

The *Alp1* cluster is the larger cluster revealed by our analysis (Fig. 1a, c). It includes the two most common types of *Curvuletum* described for the Alps by Theurillat (1996): the *Senecioni incani-Caricetum curvulae* for the western Alps and the typical *Caricetum curvulae* from the central Alps. However, the overall analysis of the vegetation dominated by *C. curvula* was unable to separate these two groups. The fourth split in the clustering procedure revealed the importance of the local habitat factors in determining the spatial distribution of alpine species in the Alps. The *Alp2* cluster grouped together all the *C. curvula* grasslands from low elevation. This type of *Curvuletum* was the only one that has been described over all the Alps (Theurillat 1996). Its diagnostic species are species from *Nardion* meadows (Coldea 1991; Theurillat *et al.* 1994). These species are widely distributed in the Alps. *Curvuletum* meadows of the *Alp2* cluster are influenced by human activity (cattle grazing), although in some particular condition they could have a natural determinism (Theurillat 1996). It is likely

that moderate disturbance due to grazing has locally increased the species richness (Pierce *et al.* 2007).

One small set of *Curvuletum* from the Alps clustered with the Pyrenees. These meadows are species poor, and are found in the highest part of the alpine belt (cca 3000 m.s.m, Fig. 3b), mainly on rocky ridges and slopes. The affinities with the communities from the Pyrenees are explainable by the high frequency of a few species of very stressful habitats such as *Minuartia sedoides*, *Silene acaulis*, *Saxifraga moschata*. The *C. curvula* grasslands from the Pyrenees are also found only in the uppermost part of the alpine belt and are generally developed on shallow soils (Puşcaş and Choler, personal observations). Because of the severe summer drought and rapid snow melt in the spring, they tend to exhibit more stress-tolerant species than what is observed in the *Curvuletum* from the Alps (Braun-Blanquet 1948; Negre 1969).

CONCLUSIONS

This study is the first comprehensive analysis of the biogeographic regions of the alpine ecosystems of the EAS. Our conclusions are based on a comparative analysis of acidic alpine meadows dominated by the sedge *Carex curvula*. The current species distribution in the alpine belt of ESA has to be related to an intricacy of local-scale, ecological and large-scale, historical drivers. Here we showed that the latter are predominating. We found that the high level of endemism explained the floristic disjunction of the most southern ranges (the Balkans and the Pyrenees). We hypothesized that the floristic similarities between the alpine vegetation of the Carpathians, Eastern Alps and northern Balkans is explainable by a common Quaternary history. Finally, we identified a larger elevational amplitude for these alpine meadows in the Alps, and this explained why the two main clusters identified within the Alps are driven by ecological, and not geographical, factors. Our results support the existence of a ‘complex of alpine systems’ instead of one alpine biogeographical area in temperate mountains of Europe (Finnie *et al.* 2007).

REFERENCES

- Aeschimann D, Lauber K, Moser DM, Theurillat J-P (2004) *Flora Alpina* Belin, Paris.
- Baumgarten JCG (1816) *Enumeratio stirpium magno Transsilvaniae principatus praeprimis indigenarum in usum nostratum botanophilorum conscripta inque ordinem sexualinaturalem concinnata* Libraria Camesianae, Vindebonae.
- Bazilova ED, Tonkov SB (2000) Pollen from Lake Sedmo Rilsko reveals southeast European postglacial vegetation in the highest mountain area of the Balkans. *New Phytologist* **148**, 315-325.
- Borza A (1934) Studii fitosociologice în Munții Retezatului. *Buletinul Grădinii Botanice și al Muzeului Botanic Cluj* **14**, 1-84.
- Botta-Dukát Z, Chytrý M, Hájková P, Havlová M (2005) Vegetation of lowland wet meadows along a climatic continentality gradient in Central Europe. *Preslia* **77**, 89–111.
- Braun-Blanquet J (1923) *L'Origine et le Développement des Flores dans le Massif Central de France avec Aperçu sur les Migrations des Flores dans l'Europe Sud-Occidentale* Léon Lhomme, Beer et Cie, Paris, Zürich.
- Braun-Blanquet J (1930) Zentralalpen und Tatra, eine pflanzensoziologische Parallele. *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich* **6**, 1-43.
- Braun-Blanquet J (1932) *Plant Sociology* McGraw-Hill, New York, USA.
- Braun-Blanquet J (1948) La végétation alpine et nivale des Pyrénées Orientales. *Communication S.I.G.M.A.* **98**, 1-306.
- Brockmann-Jerosch H (1907) *Die Pflanzengesellschaften der Schweizeralpen* Engelmann, Leipzig.
- Brown JH, Stevens GC, Kaufman DM (1996) The geographic range: size, shape, boundaries and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**, 597-623.
- Chater AO (1980) *Carex* L. In: *Flora Europaea* (eds. Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, et al.), pp. 290-323. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chessel D, Dufour AB, Thioulouse J (2004) The ade4 package - I: One-table methods. *R News* **4**, 5-10.
- Choler P, Michalet R (2002) Niche differentiation and distribution of *Carex curvula* along a bioclimatic gradient in the southwestern Alps. *Journal of Vegetation Science* **13**, 851-858.
- Chytrý M, Tichý L, Holt J, Botta-Dukát Z (2002) Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science* **13**, 79-90.
- Coldea G (1991) Prodrome des associations végétales des Carpates du Sud-Est (Carpates Roumaines). *Documents Phytosociologiques* **13**, 317-539.
- Comes HP, Kadereit JW (1998) The effect of quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science* **3**, 432-438.
- Ellenberg H, Weber HE, Düll R, et al. (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* **18, second edition**, 1-258.
- Finnie TJR, Preston CD, Hill MO, Uotila P, Crawley MJ (2007) Floristic elements in European vascular plants: an analysis based on *Atlas Florae Europaeae*. *Journal of Biogeography* **34**, 1848–1872.
- Gausson H, Lerendde C (1949) Les endémiques pyrénéo-cantabriques dans la région centrale des Pyrénées. *Bulletin de la Société Botanique de France* **96**, 57-83.
- Heikinheimo H, Fortelius M, Eronen J, Mannila H (2007) Biogeography of European land mammals shows environmentally distinct and spatially coherent clusters. *Journal of Biogeography* **34**.
- Horvat I, Pawlowski B, Walas J (1937) Phytosoziologische Studien über die Hochgebirgsvegetation der Rila Planina in Bulgarien. *Bulletin de l'Académie*

- Polonaise des Sciences et des Lettres, Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles, Série B: Sciences Naturelles*, 159-189.
- Hubbell SP (1997) A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs* **16**, S9–S21.
- Illyés E, Chytrý M, Botta-Dukát Z, *et al.* (2007) Semi-dry grasslands along a climatic gradient across Central Europe: Vegetation classification with validation. *Journal of Vegetation Science* **18**, 835-846.
- Jaccard P (1901) Distribution de la flore alpine dans le bassin des Dranses et dans quelques régions voisines. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* **37**, 241-272.
- Kaufman L, Rousseeuw PJ (1990) *Finding Groups in Data: An Introduction to Cluster Analysis* John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Knollová I, Chytrý M (2004) Oak-hornbeam forests of the Czech Republic: geographical and ecological approaches to vegetation classification. *Preslia* **76**, 291–311.
- Knollová I, Chytrý M, Tichý L, Hájek O (2005) Stratified resampling of phytosociological databases: some strategies for obtaining more representative data sets for classification studies. *Journal of Vegetation Science* **16**, 479-486.
- Krebs N (1928) *Die Ostalpen und das heutige Österreich* J. Engelhorn's Nachf, Stuttgart.
- Küpfer P (1974) Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* **23**, 11-322.
- Lakusic R (1970) Die Vegetation der südöstlichen Dinariden. *Vegetatio* **21**, 321-373.
- McDonald R, McKnight M, Weiss D, *et al.* (2005) Species compositional similarity and ecoregions: Do ecoregion boundaries represent zones of high species turnover? *Biological Conservation* **126**, 24–40.
- McLaughlin SP (1994) Floristic plant geography: the classification of floristic areas and floristic elements. *Progress in Physical Geography* **18**, 185-208.
- Mráz P, Gaudeul M, Rioux D, *et al.* (2007) Genetic structure of *Hypochaeris uniflora* (*Asteraceae*) suggests vicariance in the Carpathians and rapid post-glacial colonization of the Alps from an eastern Alpine refugium. *Journal of Biogeography* **34**, 2100–2114.
- Negre R (1969) Le *Gentiano-Caricetum curvulae* dans la région Louchonaise (Pyrénées centrales). *Vegetatio* **18**, 167-201.
- Niederfriniger-Schlag RN, Erschbamer B (2000) Germination and establishment of seedlings on a glacier foreland in the central Alps, Austria. *Arctic Antarctic and Alpine Research* **32**, 270-277.
- Obidowicz A (1996) A Late Glacial-Holocene history of the formation of vegetation belts in the Tatra Mts. *Acta Paleobotanica* **36**, 159-206.
- Ozenda P (1985) *La Végétation de la Chaîne Alpine dans l'Espace Montagnard Européen* Masson, Paris.
- Pawlowski B (1970) Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpathes. *Vegetatio* **21**, 181-243.
- Pax F (1898) *Grundzüge der Pflanzenverbreitung in der Karpathen* Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Pierce S, Luzzaro A, Caccianiga M, Ceriani RM, Cerabolini B (2007) Disturbance is the principal alpha-scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community. *Journal of Ecology* **95**, 698-706.
- Potts MD, Ashton PS, Plotkin JB, Kaufman LS (2002) Habitat patterns in tropical rainforests: a comparison of 105 plots in Northwest Borneo. *Ecology* **83**, 2782–2797.
- Puşçaş M (2005) Carpathian chorology of *Carex curvula* All., within European alpine system. *Contributii Botanice* **40**, 5-14.

- Puşcaş M, Choler P, Tribsch A, *et al.* (*in press*) Post-glacial history of the dominant alpine sedge *Carex curvula* in the European Alpine System inferred from nuclear and chloroplast markers. *Molecular Ecology*.
- Puşcaş M, Gafta D, Cristea V (2005) L'analyse éco-coenotique des prairies édifiées par *Carex curvula* All. des Carpates roumaines. *Acta Botanica Gallica* **152**, 497-506.
- Rochel A (1838) *Botanifche Reife in das Banat im Jahre 1835*, Pesth.
- Ron SR (2000) Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of the Linnean Society* **71**, 379-402.
- Roussakova V (2000) Végétation alpine et sous-alpine supérieure de la montagne de Rila (Bulgarie). *Braun-Blanquetia* **25**, 1-132.
- Rübel E (1911) Pflanzengeographische Monographie des Bernina-Gebietes. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **47**, 1-296.
- Schneeweiss GM, Schönswetter P (1999) Feinverbreitung, Ökologie und Gesellschaftsanschluß reliktscher Gefäßpflanzen der Niederen Tauern östlich des Sölkpasses (Steiermark, Österreich). *Staphia* **61**, 1-242.
- Schönswetter P, Paun O, Tribsch A, Niklfeld H (2003) Out of the Alps: colonization of Northern Europe by East Alpine populations of the Glacier Buttercup *Ranunculus glacialis* L. (*Ranunculaceae*). *Molecular Ecology* **12**, 3373-3381.
- Schönswetter P, Popp M, Brochmann C (2006) Rare arctic-alpine plants of the European Alps have different immigration histories: the snow bed species *Minuartia biflora* and *Ranunculus pygmaeus*. *Molecular Ecology* **15**, 709–720.
- Schönswetter P, Stehlik I, Holderegger R, Tribsch A (2005) Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology* **14**, 3547-3555.
- Stojanov N, Kitanov B (1926) Phytogeographical and floristic characteristics of the Pirin Mountains. *Annuaire de l'Université de Sofia* **18**, 1-27.
- Taberlet P, Fumagalli L, Wust-Saucy A-G, Cosson J-F (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* **7**, 453-464.
- Theurillat J-P (1996) Les pelouses à *Carex curvula* subsp. *curvula* (*Caricion curvulae*) dans les Alpes. *Dissertationes Botanicae* **258**, 267-294.
- Theurillat J-P, Aeschimann D, Küpfer P, Spichiger R (1994) The higher vegetation units of the alps. *Colloques Phytosociologiques* **23**, 189-239.
- Tribsch A, Schönswetter P (2003) Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm palaeoenvironmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps. *Taxon* **52**, 477–497.
- Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, *et al.* (1964-1980) *Flora Europaea*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Voges A (1995) International Quaternary map of Europe. Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe (Unesco), Hannover, Germany.
- Woloszczak E (1895) Z granicy flory zachodnio- i wschodnio- karpackiej. *Spraw. Komis. Fizjogr. Akad. Umiej.* **31**, 119-159.
- Xie Y, MacKinnon J, Li D (2004) Study on biogeographical divisions of China. *Biodiversity and Conservation* **13**, 1391–1417.
- Zhang LB, Comes HP, Kadereit JW (2001) Phylogeny and quaternary history of the European montane/alpine endemic *Soldanella* (*Primulaceae*) based on ITS and AFLP variation. *American Journal of Botany* **88**, 2331-2345.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Corina Başnou, Michał Ronikier, Jozef Sibik, Gheorghe Coldea, Harald Pauli, Peter Schönswetter, Tenio Meshinev, and Tone Wraber for valuable help with the literature. Mihai Puşcaş was funded by the French Government (*bourse de thèse en co-tutelle*) and the Minister of Education and Research from Romania.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

The following supplementary material is available for this article:

S1. List of the monographs used for the synthesis on the floristic diversity of *C. curvula* dominated grasslands.

S2. List of taxa that were taxonomically reconsidered for the numerical analysis

Supplementary Material. S1

- Alexiu V (1998) *Vegetația Masivului Iezer-Păpușa, Studiu Fitocenologic* Editura Cultura, Pitești.
- Ascaso J (1992) *Estudio Fitocenológico y Valoración de los Pastos de Puerto del Valle de Benasque (Pirineo Oscense)* Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza.
- Ballesteros E, Canalís V (1991) La vegetació culminal dels Massissos de Besiberri i de Mulleres (Pirineus centrals catalans). *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural, Secció Botànica* **59**, 95-106.
- Baudière A (2000) La Haute Vallée de Carença (Pyrénées-Orientales). *Le Monde des Plantes* **469**, 12-20.
- Baudière A, Bonnet AL-M (1965) Etude phytogéographique de la Haute-Vallée de Carença (Pyrénées-Orientales). Deuxième inventaire floristique. *Vie et Milieu* **16**, 599 - 630.
- Baudière A, Gauquelin T, Serve L (1985) La régression des pelouses culminales et les facteurs de la géomorphologie sur les hautes surfaces planes oriento-pyrénéennes. *Colloques Phytosociologiques* **13**, 149-171.
- Baudière A, Serve L (1975) Les groupements à *Carex curvula* subsp. *curvula* All. des Pyrénées Orientales et leur interprétation phytogéographique. *Colloques Phytosociologiques*, 1-8.
- Baudière A, Serve L (1975) Les landes rases à *Loiseleuria procumbens* en Pyrénées Orientales et leur intérêt phytogéographique. *Colloques Phytosociologiques*, 337-347.
- Borza A (1934) Studii fitosociologice în Munții Retezatului. *Buletinul Grădinii Botanice și al Muzeului Botanic Cluj* **14**, 1-84.
- Boșcaiu M, Boșcaiu N, Ehrendorfer F (1998) The *Cerastium alpinum* group (*Caryophyllaceae*) in the South Eastern Carpatians. *Contribuții Botanice*, 5-39.
- Boșcaiu N (1971) *Flora și Vegetația Munților Țarcu, Godeanu și Cernei* Editura Academiei Republicii Socialiste România, București.
- Braun-Blanquet G, Braun-Blanquet J (1931) Recherches phytogéographiques sur le massif du Gross Glockner (Hohe Tauern). *Communication S.I.G.M.A.* **13**, 1-65.
- Braun-Blanquet J (1948) La végétation alpine et nivale des Pyrénées Orientales. *Communication S.I.G.M.A.* **98**, 1-306.
- Braun-Blanquet J (1969) *Die Pflanzengesellschaften der Rätischen Alpen im Rahmen ihrer Gesamtverbreitung* Bischofberger, Chur.
- Braun-Blanquet J, Jenny H (1926) Vegetations-Entwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des *Caricion curvulae*). *Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft* **63**, 183-349.
- Buia A (1943) Contribuțiuni la studiul fitosociologic al pășunilor din Munții Carpați. *Buletinul Facultății Agricole Cluj-Timișoara* **10**, 143-168.
- Buia A, Păun M, Pavel C (1962) Studiul geobotanic al pajiștilor. In: *Pajiștile din Masivul Parâng și Îmbunătățirea lor*, pp. 143-274. Editura Agro-Silvică, București.
- Buia A, Păun M, Safta I (1959) Contribuții geobotanice asupra pășunilor și fânețelor din Oltenia. *Lucrările Științifice ale Institutului Agronomic Craiova*, 93-183.
- Caccianiga M, Armiraglio S, Andreis C (2000) Le formazioni con *Carex curvula* e i microarbusti a *Loiseleuria procumbens* del versante meridionale delle Alpi Orobie. *Fitosociologia* **37**, 21-38.
- Carreras J, Carrillo E, Masalles R, Ninot JM, Vigo J (1993) El poblament vegetal de les valls de Barravés i de Castanesa. I - Flora i vegetació. *Acta Botanica Barcinonensia* **42**, 1-392.
- Carrillo E, Ninot JM (1992) *Flora y vegetatio de les valls d'Espot i de Boi* Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.

- Coldea G (1990) *Munții Rodnei, Studiu Geobotanic*. Editura Academiei Române, București.
- Coldea G, Pînzaru G (1986) La végétation de la Réserve Bila-Lala des Monts Rodnei. *Contribuții Botanice*, 153-169.
- Csűrös I (1957) Adatok a Fogarasi havasok központi része alpin vegetációjának ismeretéhez. *A Kolozsvári V. Babes és Bolyai Egyetemek Közleményei, Természettudományi sorozat*, 303-329.
- Csűrös Ş, Kovacs A, Moldovan I (1964) Cercetări de vegetație în rezervația științifică a Parcului National Retezat. *Contribuții Botanice*, 167-188.
- Eggler J (1954) Vegetationsaufnahmen alpiner Rasengesellschaften in Oberkärnten und Osttirol. *Carinthia II* **64**, 99-105.
- Flütsch P (1930) Über die Pflanzengesellschaften der alpinen Stufe des Berninagesbietes. *Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubündens* **68**, 37-88.
- Ghișa E (1940) Contribuțiuni la studiul fitosociologic al Munților Făgărașului. *Buletinul Grădinii Botanice Cluj* **20**, 127-141.
- Hartl H (1963) Die Vegetation des Eisenhutes im Kärntner Nockgebiet. *Carinthia II*, 293-336.
- Hartmann H (1972) Die azidophilen Pflanzengesellschaften in der alpinen Stufe des westlichen Rätikons und der Schesaplanagruppe. *Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubündens* **94**, 1-81.
- Horvat I, Pawlowski B, Walas J (1937) Phytosoziologische Studien über die Hochgebirgsvegetation der Rila Planina in Bulgarien. *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres, Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles, Série B: Sciences Naturelles*, 159-189.
- Klein J-C (1979) Application de l'analyse factorielle des correspondances à l'étude phytosociologique de l'étage alpin des Pyrénées centrales. *Phytocoenologia* **5**, 125-188.
- Lakusic R (1970) Die Vegetation der südöstlichen Dinariden. *Vegetatio* **21**, 321-373.
- Malinovsky KA, Diduck YP (2000) High mountain vegetation. In: *Vegetation of the Ukraine* (ed. Solomakha VA), pp. 1-230. Phytosociocentre, Kiev.
- Meshinev T, Apostolova I, Kachaunova E, Velchev V, Bondev I (2000) Flora and plant communities. In: *High Mountain Treeless Zone of the Central Balkan National Park. Biological Diversity and Problems of its Conservation* (eds. Popov A, Meshinev T), pp. 1-337. BSBCP, Sofia.
- Michalet R, Philippe T (1995) Les landes et pelouses acidiphiles de l'étage subalpin des Monts Dore (Massif Central Français): Syntaxonomie et potentialités dynamiques. *Colloques Phytosociologiques* **25**, 433-471.
- Mondino GP (1966) Cenosi a *Carex curvula* All. in alta Val d'Ala (Valli di Lanzo - Alpi Graie). *Allionia* **12**, 103-117.
- Mustin L (1983) *Contribution à l'Etude de la Végétation des Milieux Supraforestiers Pyrénéens: le Vallon de Laurenti (Ariege)* PhD Thesis, Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Negre R (1969) Le *Gentiano-Caricetum curvulae* dans la région Louchonaise (Pyrénées centrales). *Vegetatio* **18**, 167-201.
- Negre R (1970) La végétation du bassin de l'One (Pyrénées centrales). *Portugaliae Acta Biologica (B)* **11**, 51-166.
- Niculescu M (2006) *Flora și Vegetația Bazinului Superior al Luncavățului (Județul Vâlcea)* PhD Thesis, Babes-Bolyai University, Cluj-Napoca.
- Pauli H (1993) *Untersuchungen zur Phytosoziologischen und Ökologischen Stellung von Festuca pseudodura in den Niederen Tauern* Diplomarbeit, Universität Wien.
- Pignatti E, Pignatti S (1958) Un'escursione al Passo di Gavia. *Archivio Botanico e*

- Biogeografico Italiano* **34**, 137-153.
- Poldini L, Oriolo G (1997) La vegetazione dei pascoli a *Nardus stricta* e delle praterie subalpine acidofile in Friuli (NE-Italia). *Fitosociologia* **34**, 127-158.
- Puşcaru D, Puşcaru-Soroceanu E, Paucă A, et al. (1956) *Pășunile Alpine din Munții Bucegi* Editura Academiei Republicii Populare Române, București.
- Reisigl H, Pitschmann H (1958) Obere Grenzen von Flora und Vegetation in der Nivalstufe der Zentralen Ötztaler Alpen (Tirol). *Vegetatio* **8**, 93-129.
- Resmeriță I (1974) Cl. *Juncetea trifidi*, Hadac in Klinka et Hadac 44 din Parcul Național Retezat. *Sargetia, Acta Musei Devensis, Ser. Scientia Naturae* **10**, 112-129.
- Resmeriță I (1981) Vegetația rezervației naturale "Pietrosul Rodnei". *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Biologia*, 3-12.
- Resmeriță I, Rațiu O (1983) Contribuții la cunoașterea vegetației alpine din Munții Rodnei. *Contribuții Botanice*, 99-110.
- Rivas-Martinez S (1974) Los pastizales del *Festucion supinae* y *Festucion eskiae* (*Juncetea trifidi*) en el Pirineo Central. *Collectanea Botanica* **9**, 5-23.
- Rivas-Martinez S, Bascones JC, Diaz TE, Fernandez-Gonzales F, Loidi J (1991) Vegetacion del Pirineo occidental y Navarra. *Itinera geobotanica* **5**, 5 - 456.
- Roussakova V (2000) Végétation alpine et sous-alpine supérieure de la montagne de Rila (Bulgarie). *Braun-Blanquetia* **25**, 1-132.
- Rübel E (1911) Pflanzengeographische Monographie des Bernina-Gebietes. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **47**, 1-296.
- Schneeweiss GM, Schönswetter P (1999) Feinverbreitung, Ökologie und Gesellschaftsanschluß reliktscher Gefäßpflanzen der Niederen Tauern östlich des Sölkpasses (Steiermark, Österreich). *Staphia* **61**, 1-242.
- Schneider-Binder E, Voik W (1979) Asociațiile din Clasa *Salicetea herbaceae* Br.-Bl. 1947 în Carpații Meridionali cu privire specială asupra celor din Munții Făgărașului. *Studii și Comunicări, Științele Naturii, Muzeul Brukenthal* **23**, 221-237.
- Serve L (1989) *Recherches Ecologiques sur Quelques Groupements Végétaux de l'Etage Alpin des Pyrénées Orientales* thèse, Université de Perpignan, Perpignan.
- Simon T (1958) Über die alpinen Pflanzengesellschaften des Pirin-Gebirges. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* **4**, 159-190.
- Stancu DI (2002) *Flora și Vegetația Munților Râiosu și Buda, Masivul Făgăraș* teză de doctorat, Academia Română, București.
- Wikus E (1961) Die Vegetation der Lienzer Dolomiten (Osttirol). *Arch. Bot. Biogeogr. Ital.* **37**, 13-35.

Supplementary Material. S2

Aggregates or groups of taxa	Taxa included
<i>Androsace carnea</i> agg.	<i>Androsace carnea</i> L. <i>Androsace carnea</i> L. subsp. <i>laggeri</i> (A.Huet) Nyman <i>Androsace adfinis</i> Biroli
<i>Anthyllis vulneraria</i> agg.	<i>Anthyllis vulneraria</i> L. subsp. <i>vulnerarioides</i> (All.) Arcang. <i>Anthyllis vulneraria</i> L. subsp. <i>alpestris</i> (Kit.) Ascherson & Graebner <i>Anthyllis vulneraria</i> L. subsp. <i>iberica</i> (W.Becker) Jalas
<i>Carex atrata</i> agg.	<i>Carex atrata</i> L. <i>Carex atrata</i> L. subsp. <i>aterrima</i> (Hoppe) Celak.
<i>Carex bigelowii</i> agg.	<i>Carex bigelowii</i> Torr. ex Schw. <i>Carex bigelowii</i> Torr. ex Schw. subsp. <i>rigida</i> Schultze-Motel
<i>Carex nigra</i> agg.	<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard <i>Carex nigra</i> (L.) Reichard subsp. <i>alpina</i> (Gaudin) Lemke
<i>Carex ornithopoda</i> agg.	<i>Carex ornithopoda</i> Willd. <i>Carex ornithopoda</i> Willd. subsp. <i>ornithopodioides</i> (Hausm.) Nyman
<i>Cerastium alpinum</i> agg.	<i>Cerastium alpinum</i> L. <i>Cerastium alpinum</i> L. subsp. <i>lanatum</i> (Lam.) Ascherson & Graebner
<i>Erigeron uniflorus</i> agg.	<i>Erigeron uniflorus</i> L. <i>Erigeron aragonensis</i> Vierh.
<i>Festuca nigrescens</i> Lam.	<i>Festuca nigrescens</i> Lam. <i>Festuca rubra</i> L.
<i>Gentiana verna</i> agg.	<i>Gentiana brachyphylla</i> Vill. <i>Gentiana verna</i> L. <i>Gentiana orbicularis</i> Schur
<i>Hieracium alpinum</i> agg.	<i>Hieracium alpinum</i> L. <i>Hieracium halleri</i> Vill.
<i>Hieracium pilosella</i> agg.	<i>Hieracium pilosella</i> L. <i>Hieracium pilosella</i> L. subsp. <i>trichosoma</i> Peter
<i>Hieracium praecox</i> agg.	<i>Hieracium praecox</i> Sch.Bip. <i>Hieracium schmidtii</i> Tausch
<i>Juncus trifidus</i> agg.	<i>Juncus trifidus</i> L. <i>Juncus trifidus</i> subsp. <i>monanthos</i> (Jacq.) Ascherson & Graebner
<i>Leontodon hispidus</i> agg.	<i>Leontodon hispidus</i> L. <i>Leontodon hispidus</i> L. subsp. <i>alpinus</i> (Jacq.) Finch & P.D. Sell
<i>Lotus corniculatus</i> agg.	<i>Lotus alpinus</i> (DC.) Schleicher ex Ramond <i>Lotus corniculatus</i> L.
<i>Luzula campestris</i> agg.	<i>Luzula campestris</i> (Ehrh.) Lej. <i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej. <i>Luzula sudetica</i> (Willd.) DC. in Lam. & DC. [1815]
<i>Luzula spicata</i> group	<i>Luzula spicata</i> (L.) DC. <i>Luzula italica</i> Parl. <i>Luzula hispanica</i> Chrtek & Krša
<i>Polygonum viviparum</i> agg.	<i>Polygonum viviparum</i> L. <i>Polygonum bistorta</i> L.
<i>Sesleria coeruleans</i> agg.	<i>Sesleria bielzii</i> Schur <i>Sesleria coeruleans</i> Friv.
<i>Silene acaulis</i> agg.	<i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq. <i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq. subsp. <i>bryoides</i> (Jordan) Nyman
<i>Solidago virgaurea</i> agg.	<i>Solidago virgaurea</i> L. <i>Solidago virgaurea</i> L. subsp. <i>alpestris</i> (Waldst. & Kit. ex Walld.) Gremli
<i>Taraxacum</i> sp.	<i>Taraxacum apenninum</i> gr. <i>Taraxacum alpinum</i> Weber <i>Taraxacum nigricans</i> (Kit.) Rchb. <i>Taraxacum officinale</i> Weber <i>Taraxacum dissectum</i> (Ledeb.) Ledeb.

II. PATRONS DE DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE INTRASPÉCIFIQUE CHEZ CAREX CURVULA (S.L.)

II.1. Introduction. L'histoire Quaternaire des espèces alpines : l'approche phylogéographique

L'histoire des plantes alpines des hautes montagnes européennes débute en même temps que l'un des plus remarquables phénomènes géomorphologiques qui ont marqué l'Europe : l'orogénèse du système alpin. Les premiers mouvements géotectoniques sont anciens et débutent dans la première partie du Tertiaire (cca. 60 millions d'années), mais la principale surrection du relief actuel s'échelonne de la fin du Miocène au Pléistocène (10-2 millions d'années) (Ager 1975; Plaziat 1981). C'est au cours de cette période que les grands processus évolutifs ont conduit à l'apparition de la flore orophile. Essentiellement, cette flore s'est constituée à partir d'un pool local d'espèces de basse altitude, et de l'apport de contingents migratoires venus des autres chaînes des montagnes, notamment les hautes montagnes centre-asiatiques (Boşcaiu 1971; Ozenda 1985). Les connections floristiques avec le système oroméditerranéen et arctique sont aussi évidentes (Comes & Kadereit 1998; Zhang *et al.* 2001). Au plan climatique, l'apparition de la flore alpine coïncide avec des changements radicaux surtout pour le régime thermique (Kahlke 1994). En Europe, la température passe d'une moyenne de 20°C pendant l'Eocène à 8-10°C au début du Quaternaire (Kahlke 1994). Très peu d'espèces de l'actuelle flore alpine européenne (*Berardia*, *Dioscorea*, *Ramonda*) peuvent être considérées comme des témoins du climat chaud et humide qui prévalait au Tertiaire. La plus grande partie de cette flore est en filiation avec la flore tempérée qui a succédé à la flore tertiaire d'affinité tropicale (Ozenda 1985).

Pendant le Quaternaire, le SAE a été marqué par un refroidissement sans précédent provoqué par les crises glaciaires répétées. Les six principales glaciations européennes ont été caractérisées par des longues périodes froides et sèches d'environ 100.000 années chacune, interrompues par des phases interglaciaires plus courtes au climat plus chaud et humide (Walter & Straka 1970). De vastes surfaces dans le nord de l'Europe ont été couvertes par des glaciers massifs. D'autres centres de glaciations se sont formés dans les hautes montagnes du SAE. Seules les deux dernières glaciations (celles de Riss et Würm) ont laissé des traces très nettes dans la physionomie des montagnes (Niculescu 1965; Ozenda 1985).

Les conséquences des glaciations sur la végétation de l'Europe ont été dramatiques. L'impact des oscillations climatiques a modifié la distribution spatiale des espèces (contraction ou élargissement des aires de répartition, extinction ou dispersion de/vers certains territoires etc.). Même si la différenciation de la flore alpine était très avancée au début du Quaternaire (Braun-Blanquet 1923; Boşcaiu 1971), cette période a été très active aussi pour la diversification des taxons dans les montagnes européennes (Zhang *et al.* 2001; Kropf *et al.* 2003). La réponse des espèces aux changements climatiques répétées pendant le Pléistocène (la localisation des refuges glaciaires, les routes de colonisations postglaciaires) a constitué une préoccupation centrale pour les biogéographes depuis longtemps. Généralement, il est accepté que les principaux refuges pour les biomes tempérés de l'Europe étaient localisés dans le sud du continent, à partir desquels, dans les phases inter-glaciaires, les territoires plus septentrionaux ont été recolonisés (Hewitt 1996; Taberlet *et al.* 1998). Ce scénario ne peut pas être appliqué aux plantes alpines, à cause de leur comportement écologique complètement différent. Ces plantes ont probablement trouvé de multiples refuges à proximité immédiate des territoires couverts par les glaciers. Deux hypothèses de réponse des plantes alpines aux glaciations ont été proposées (Stehlik 2000) : (1) l'extinction totale dans les aires englacées et la survivance dans des refuges périglaciaires, d'où les plantes auraient re-émigré dans les espaces libérés par le retrait des glaciers (l'hypothèse de la *tabula rasa*) ; et (2) la survivance *in situ*, au coeur des régions englacées, sur les pentes abruptes et des sommets qui seraient restés épargnés par les glaces, y compris pendant les périodes les plus froides des phases pléni-glaciaires (l'hypothèse des *nunataks*).

Anciennement, la reconstruction de l'histoire biogéographique des plantes s'appuyait sur des données paléobotaniques (pollen et macrofossiles). La cartographie et la datation des sites palynologiques et/ou macrofossilifères ont été des outils très puissants pour évaluer les changements de la distribution des plantes. Mais leur résolution est limitée au niveau temporel. Les données palynologiques sont disponibles pour l'Holocène mais vont rarement au-delà, (Comes & Kadereit 1998) et les informations recueillies sont fortement biaisées en faveur des arbres anémophiles et des plantes des lieux marécageux. Mis à part quelques cas (Bennike & Böcher 1990; Burga & Perret 1998; Bennike *et al.* 1999), les fossiles de plantes alpines (ou arctico-alpines) sont presque absents. En conséquence, l'histoire des plantes alpines a été plutôt souvent bâtie d'après la répartition actuelle des taxons à grande échelle (chorologie) ou d'après l'étude du relief glaciaire et la localisation des refuges potentiels.

Seulement récemment une autre discipline a émergé pour tester ces anciennes hypothèses biogéographiques: les marqueurs génétiques et la phylogéographie. La

phylogéographie étudie les relations phylogénétiques entre divers groupes et leur distribution géographique (Avice *et al.* 1987). Elle opère une synthèse entre la phylogénie, la génétique des populations et la biogéographie plus traditionnelle, et essaie d'évaluer l'impact des événements historiques sur la distribution et la structure génétique des populations actuelles.

Les fluctuations climatiques quaternaires ont déterminé des cycles de contractions et d'expansion des aires de répartition des espèces alpines, avec des conséquences importantes sur la distribution actuelle de la diversité génétique à l'échelle intraspécifique. L'identification des possibles refuges et les routes des colonisations postglaciaires est fondée sur quelques postulats dérivés de la génétique de populations.

(1) Les populations localisées dans les refuges glaciaires sont plus stables et présentent généralement une diversité génétique plus importante que celles des régions colonisées après le retrait des glaciers. La (re)colonisations des territoires de nouveau disponibles implique une perte de la diversité génétique à cause des multiples effets-fondateur (Hewitt 1996). Une fois un territoire colonisé, il est plus difficile pour des nouveaux migrants de contribuer au pool génétique des populations déjà établies (Hewitt 1999), et ce fait expliquerait la persistance de caractéristiques génétiques héritées de la période de recolonisation.

(2) Pendant les périodes de contraction des aires des distributions, les populations se fragmentent dans des refuges distincts. Cela peut générer des lignages génétiques distincts (Taberlet *et al.* 1998), et dont la distance génétique est fonction du temps d'isolement.

(3) Les populations qui ont survécu dans des *nunataks* sont caractérisées par une diversité génétique réduite et une différenciation populationnelle très accentuée, dues au long isolement dans des petites refuges. Par conséquent, la structure génétique post-colonisation d'une région où plusieurs *nunataks* ont fonctionné serait très morcelée. Par contre, une colonisation après une *tabula rasa*, avec un ou plusieurs refuges glaciaires, générerait des groupes plus larges de populations apparentées, en correspondance avec les refuges sources (Stehlik *et al.* 2001).

(4) les populations issues des événements récents de dispersion à longue distance sont caractérisées par une diversité génétique réduite mais sans différenciation importante vis-à-vis des populations mères (Kropf *et al.* 2006). Elles sont différentes de celles générées par des larges vagues de migration, où la perte de la diversité génétique est plus graduelle. Toutes ces conclusions peuvent être largement modulées par divers autres facteurs, parmi lesquels les plus importants sont ceux liées aux traits de vie des espèces (Hamrick & Godt 1996).

Un déterminant essentiel pour expliquer les patrons phylogéographiques des plantes alpines du SAE est l'histoire différente des glaciations quaternaires dans les différents massifs. L'intensité et l'ampleur des glaciations dans les chaînes occidentales du SAE (Alpes,

Pyrénées) ont été beaucoup plus fortes que dans la partie orientale du système (Carpates et Balkans, voir le chapitre I.2). Pour les Alpes, un important nombre d'études phylogéographiques sur les plantes alpines permettent de localiser les principaux refuges glaciaires et de tracer les routes de la colonisation postglaciaire (révisées par Schönswetter *et al.* 2005). Quelques conclusions de ces travaux peuvent être résumées ainsi:

- en raison de la calotte de glace qui recouvrait presque complètement les Alpes, les refuges ont été placés principalement dans la partie est, sud et sud-ouest de la bordure de l'arc alpin (refuges périphériques) ;
- certaines espèces auraient émigré dans les Alpes après la dernière décrue glaciaire seulement et à partir de refuges localisés principalement dans les plaines au nord des montagnes (Holderegger *et al.* 2002; Schönswetter *et al.* 2004a; Schönswetter *et al.* 2006a; Ehrich *et al.* 2007) ;
- la possibilité de survivance dans les refuges intra-alpins (*nunataks*) a été évoquée par peu d'auteurs (Stehlik *et al.* 2001; Bettin *et al.* 2007) ;
- dans certains cas, la recolonisation de la chaîne Alpine a été couplée avec une perte significative de la diversité génétique (Stehlik 2002; Tribsch *et al.* 2002; Mráz *et al.* 2007) ;
- la période des glaciations quaternaires a été une période très active au niveau des échanges floristiques entre les Alpes et les autres montagnes du SAE ou les régions plus lointaines. Ainsi, les Alpes ont constitué une source pour des colonisations vers les Pyrénées (Schönswetter *et al.* 2002; Albach *et al.* 2006), Carpates (Schönswetter *et al.* 2003), Balkans (Naciri & Gaudeul 2007) ou la région arctique (Abbott & Brochmann 2003; Schönswetter *et al.* 2003); dans le même temps, des colonisations vers les Alpes ont été démontrées à partir des Carpates (Schönswetter *et al.* 2004b) ou des montagnes centre-asiatiques (Schönswetter *et al.* 2006b; Schönswetter *et al.* 2006a).

Les Pyrénées ont subi aussi une histoire quaternaire similaire aux Alpes. Pendant les glaciations, la flore alpine pyrénéenne s'est réfugiée le plus probablement à la périphérie ou au dehors de la chaîne montagnarde, la survivance dans des *nunataks* n'a pas été corroborée par les études phylogéographiques (Kropf *et al.* 2006; Segarra-Moragues *et al.* 2007).

Le fait que les montagnes de l'est du SAE ont été beaucoup plus épargnées des grandes crues glaciaires, est la raison majeure d'une autre histoire pour les plantes alpines des Carpates et des Balkans. Même pendant les glaciations du Riss, les glaciers se sont formés seulement à haute altitude, des grandes surfaces à la base des montagnes restant disponible

pour les plantes adaptées au climat froid (Pawlowski 1970). Ainsi, contrairement aux populations des Alpes ou des Pyrénées, les populations carpatiques n'ont probablement pas subies d'extinctions massives dans les massifs où elles existent actuellement, mais ont vraisemblablement eu la possibilité d'élargir leur territoire sur les versants des montagnes (Fig. 11). Les longues phases glaciaires auraient ainsi pu constituer des périodes fastes pour les plantes alpines des Carpates qui se retrouvent nos jours dans un habitat plus limité et fragmenté, restreint seulement aux plus hauts sommets carpatiques. On peut envisager qu'une des plus difficiles époques pour ces plantes pendant l'Holocène a été la période chaude et humide de l'Atlantique, quand la forêt avait atteint son maximum altitudinal (Obidowicz 1996). Très peu d'études ont exploré l'histoire de la flore de haute altitude des Carpates et les patrons phylogéographiques pour les plantes alpines des Balkans sont encore plus méconnus. Chez *Hypochaeris uniflora* (Mráz *et al.* 2007) et *Campanula alpina* (Ronikier *et al.* 2008), la diversité et surtout la « rareté » génétique (présence des allèles rares) élevées des populations carpatiques sont en concordance avec l'hypothèse de la persistance ininterrompue dans ces massifs.

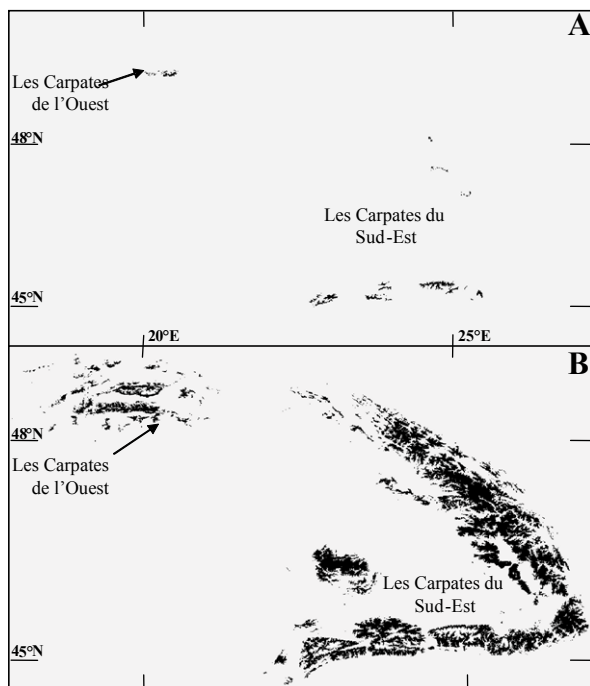


Fig. 11 Un modèle simple (altitudinal) pour montrer la distribution de l'étage alpin actuel **(A)** et de celui, présumé, pendant les glaciations würmiennes **(B)** dans les Carpates. **(A)** En noir, les surfaces où l'altitude dépasse 2000 m. **(B)** En noir, le territoire avec l'altitude entre 1000-1600 m ; en blanc, les surfaces présomptives au-dessus de la ligne de neige pendant le dernier maximum glaciaire (1800 m, Vuia 2005).

II.2. La phylogéographie de *Carex curvula*

Pour déchiffrer la phylogéographie de *Carex curvula* dans le SAE nous avons analysé 37 populations, de 5 individus chacune, qui couvraient toute l'aire de distribution de l'espèce (cf. article 3). L'échantillonnage a été plus intensif dans les régions qui ont pu servir de refuges pour l'espèce pendant les glaciations (les Carpates, les Balkans et les Alpes de l'Est). Le génotypage a été réalisé en utilisant deux types des marqueurs : nucléaires (AFLP) et chloroplastiques (séquences).

Les résultats ont montré une très faible variabilité au niveau du chloroplaste et une structuration géographique assez réduite des marqueurs AFLP. Malgré le fait que huit régions du chloroplaste ont été séquencées, seulement deux loci dans deux régions différentes se sont révélés variables. Ils correspondent à deux haplotypes, chacun avec une distribution géographique très nette : l'haplotype de l'ouest (W, dans les Alpes et les Pyrénées) et l'haplotype de l'est (E, dans les Carpates et tout le complexe montagnard des Balkans), Fig. 12. La répartition spatiale des deux haplotypes indique très probable l'existence d'une séparation ancienne entre les populations de l'ouest et de l'est au sein du SAE. Ce résultat principal des analyses a été largement confirmé par les marqueurs AFLP. Les marqueurs AFLP apportent en outre d'autres indices pour clarifier l'histoire de *Carex curvula*. Il est généralement accepté que les patrons des marqueurs chloroplastiques sont plus conservatifs et que ceux des marqueurs nucléaires reflètent des événements plus récents qui ont remodelé la structure génétique d'une espèce (Kremer *et al.* 2002; Magri *et al.* 2006).

La distribution de la diversité génétique (richesse et polymorphisme des marqueurs AFLP, nombre des marqueurs AFLP diagnostiques) dans les populations des Alpes montre un net appauvrissement de l'est (les Alpes autrichiennes externes) vers le sud-ouest (Alpes Maritimes). Ceci est en concordance avec l'hypothèse d'une vaste vague de colonisation le long de la chaîne alpine en partant d'un refuge principal pour l'espèce, localisé dans les Lavanttaler Alpen et dans la partie orientale de Niedere Tauern, c'est-à-dire de massifs qui sont restés libre de glace lors du dernier maximum glaciaire (Tribusch & Schönswetter 2003; Schönswetter *et al.* 2005) – Fig. 13B. Une situation à part est celle des populations des Alpes du Dauphiné, qui se différencient clairement de toutes les autres populations des Alpes. Des analyses complémentaires ont permis de réaliser un *zoom* dans la partie sud-ouest du clade alpino-pyrénéen. A la faveur de ces analyses, nous avançons l'hypothèse d'un refuge secondaire pour l'espèce dans les Alpes du Dauphiné (Fig. 13, 14).

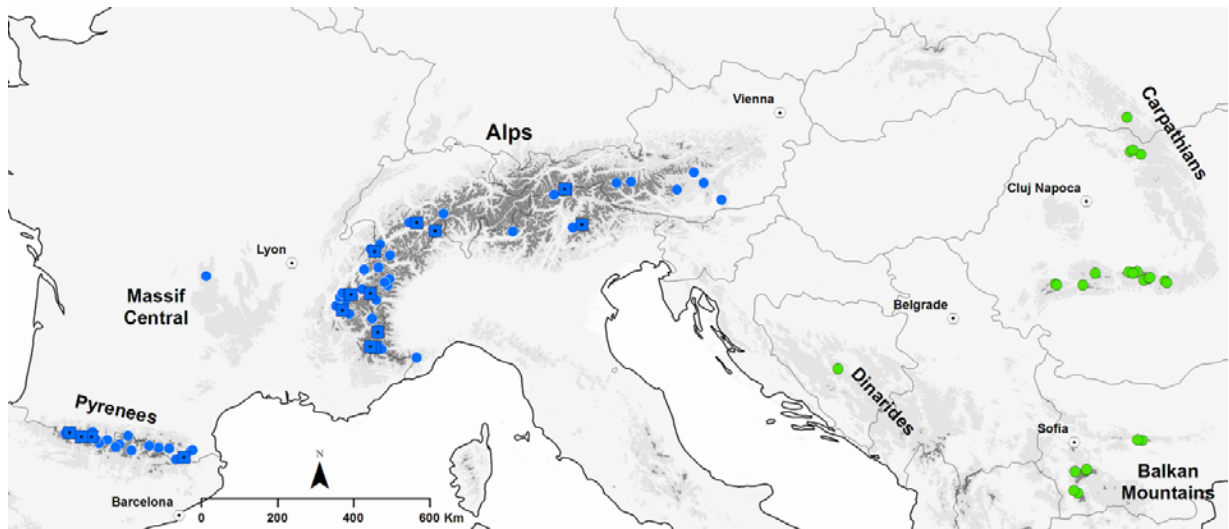


Fig. 12 La distribution géographique des deux haplotypes identifiés chez *Carex curvula*: en bleu – l’haplotype W et en vert – l’haplotype E. Le génotypage a aussi inclus des populations échantillonnées ultérieurement aux analyses phylogéographiques, ainsi que des populations de *Carex curvula* subsp. *rosae* (total=454 individus). *C. c.* subsp. *rosae* (carrés) présente le même haplotype W que les populations de *C. c.* subsp. *curvula* des Alpes.

Cette petite région des Alpes du sud-ouest est restée partiellement découverte des glaciers même lors du maximum Würmien et a été proposé comme un refuge périphérique pour les espèces alpines acidophiles par Schönswetter *et al.* (2005) - Fig. 13B. En fait, c’est le seul refuge périphérique sur des roches siliceuses envisageable pour toute la bordure ouest et nord des Alpes, mais son importance pour les plantes alpines n’a pas été encore révélée par d’autres études phylogéographiques. Il est possible que les versants non englacés des massifs de Belledonne, du Taillefer et des Grandes Rousses aient pu servir de zone de refuge pour *Carex curvula* pendant plusieurs glaciations (Fig. 13). La grande disjonction et la diversité génétique réduite des populations de Dauphiné (Fig. 14, 15, 16) sont les indications d’un isolement de longue durée dans un refuge restreint. L’importance des ces populations pour la recolonisation post-glaciaire de la chaîne Alpine a été mineure, elles ont servi de source strictement pour le repeuplement local, sans irradier dans les massifs voisins (Fig. 14b). Par contre, la topologie de l’arbre neighbour-joining (Fig. 14a) et la très faible diversité génétique des populations pyrénéennes (Fig. 16) pourrait indiquer la colonisation récente des Pyrénées (pendant la dernière phase interglaciaire ?) à partir de ce petit refuge sud-occidental, par dispersion à longue distance.

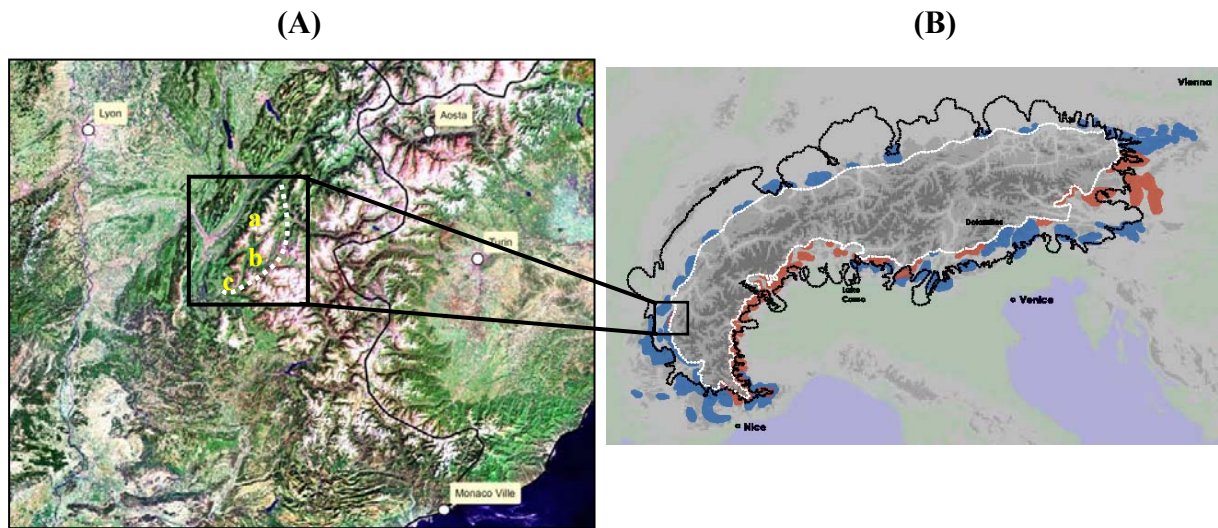


Fig. 13 (A) La localisation du potentiel refuge glaciaire secondaire pour *Carex curvula* dans les Alpes du Dauphiné : les massifs de Belledonne (a), des Grandes Rousses (b) et du Taillefer (c). (B) Les refuges périphériques pour les plantes alpines dans les Alpes lors du dernier maximum glaciaire (d'après Schönswetter *et al.* 2005). En bleu, les refuges sur des substrats carbonatés et en rouge, sur des roches siliceuses. La ligne noire indique l'extension maximale de la calotte glaciaire et en celle blanche – la ligne de la neige.

Le Massif Central aurait pu servir de *stepping-stone* lors de cette colonisation, fait suggéré par l'empreinte génétique de la seule population relique de *Carex curvula* qui existe actuellement dans ce massif.

La très faible différenciation interpopulationnelle, ainsi que l'absence d'une structuration géographique de la diversité génétique, globalement élevée, indique que l'histoire quaternaire de *Carex curvula* dans les Carpates a été différente de celle décrite pour les Alpes. Les phases de contractions et d'expansion pour la distribution de l'espèce se sont passées d'une manière inverse que dans les Alpes. Les glaciations ont élargi l'habitat disponible pour l'espèce (voir aussi le matériel supplémentaire 2 pour l'article 4) et ont intensifié le flux génétique entre toutes les populations au long des Carpates de Sud-Est. L'isolement des populations sur les hauts sommets des montagnes après la déglaciation carpatique n'a pas été suffisant pour produire une nette disjonction génétique des populations.

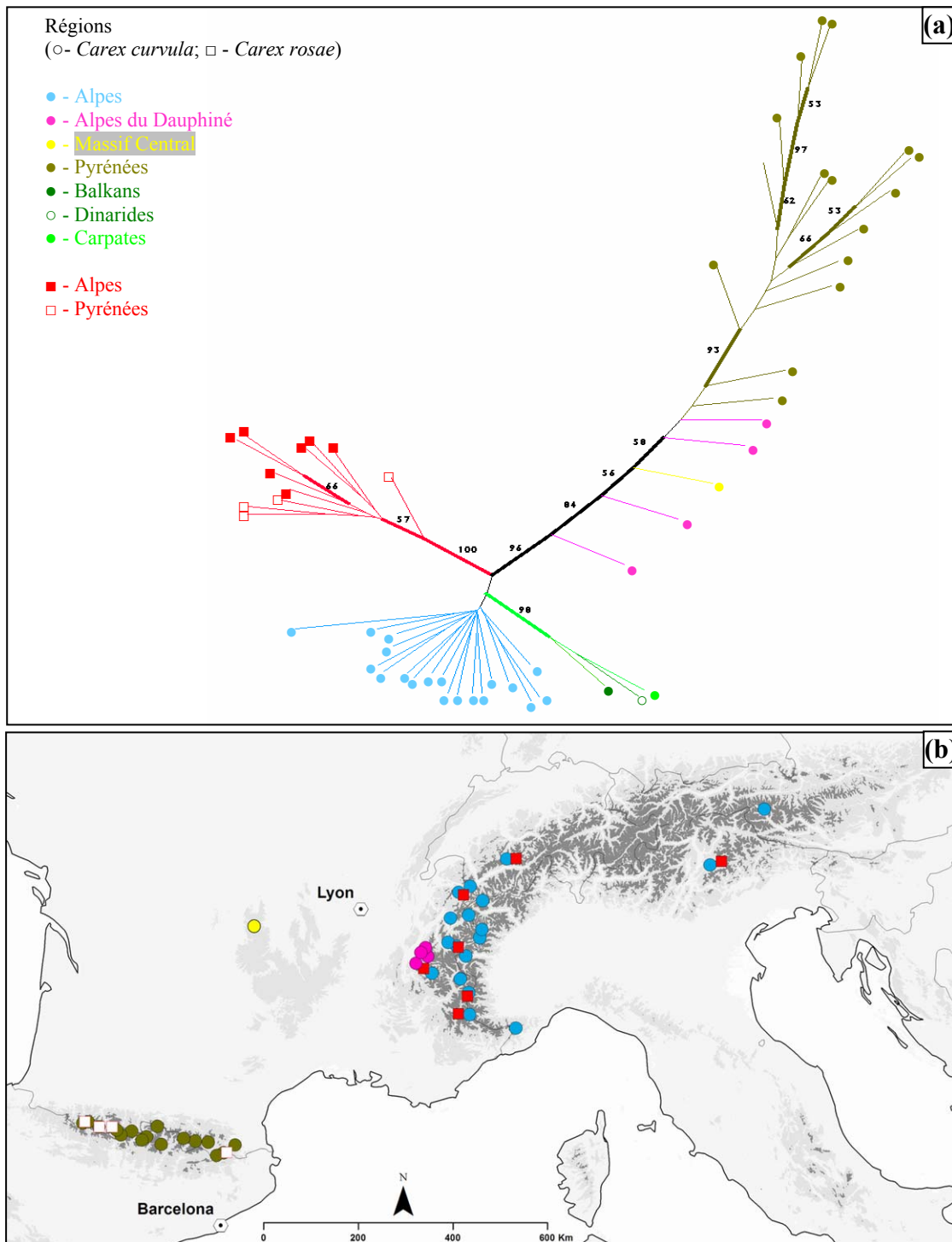


Fig. 14 (a) Arbre neighbour-joining réalisé pour la partie sud-ouest du clade alpino-pyrénéen de *Carex curvula*. Onze populations de *Carex curvula* subsp. *rosae* des Alpes et Pyrénées ont été également ajoutées aux analyses. L'arbre a été obtenu à partir des distances de Nei (Lynch & Milligan 1994) entre populations. Les nombres indiquent les résultats d'un test de bootstrap avec 1000 répliques (%). (b) La distribution géographique des populations analysées.

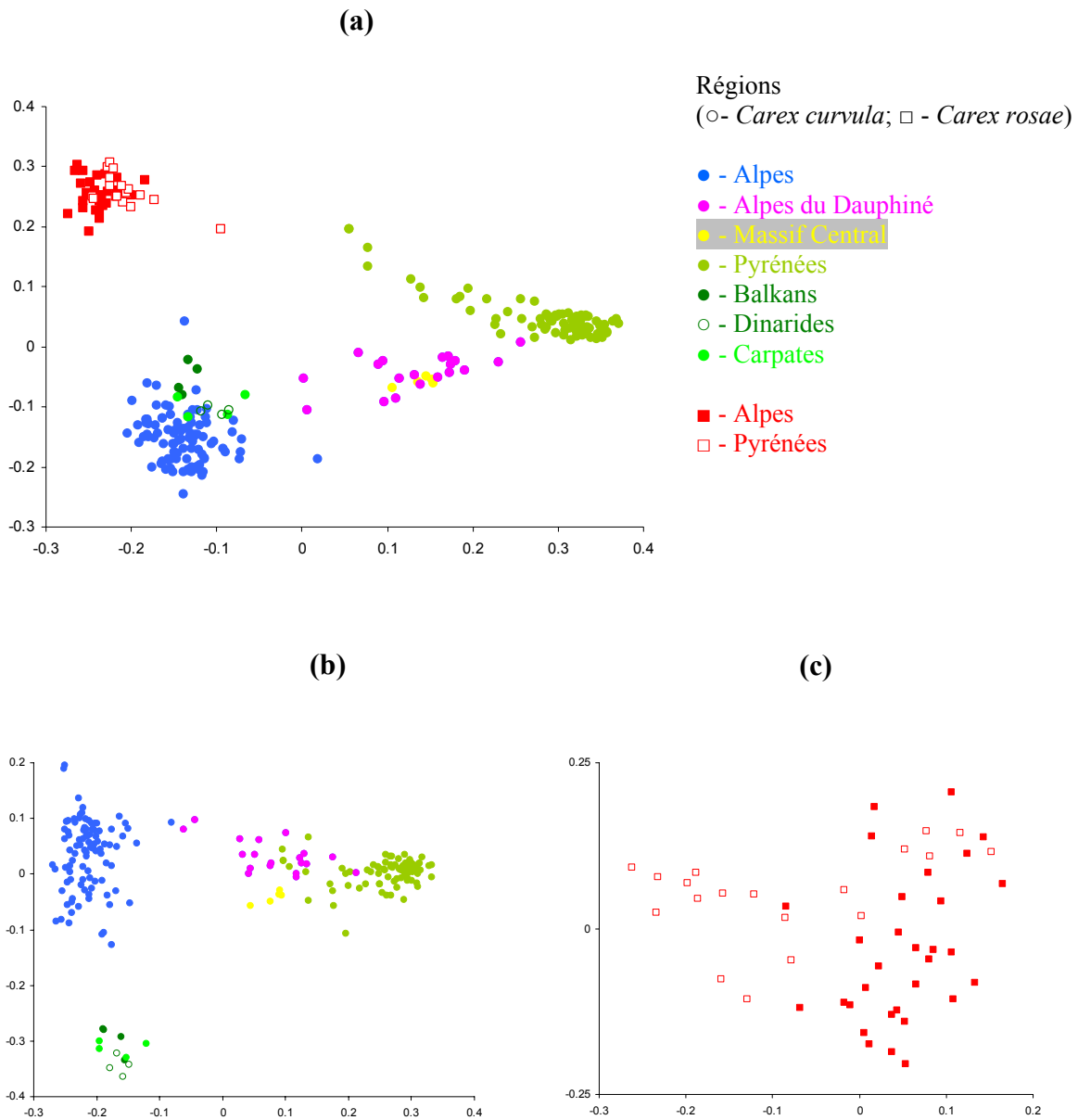
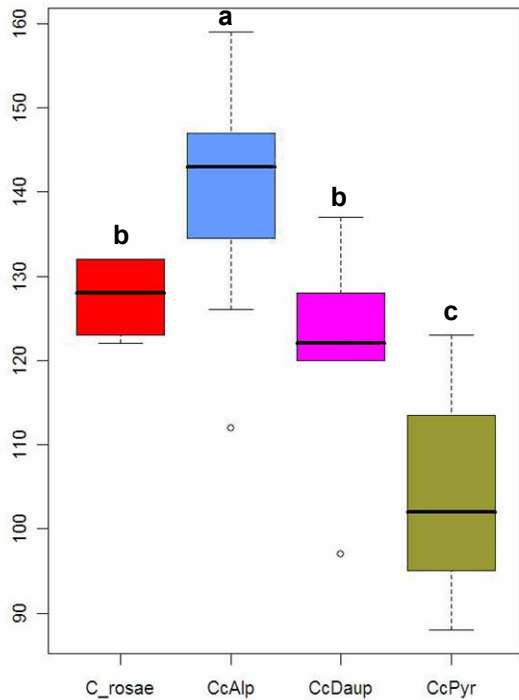


Fig. 15 (a) Projections des individus de *Carex curvula* subsp. *curvula* et de *C. c.* subsp. *rosae* dans le plan 1 - 2 d'une analyse de type PCoA, basée sur les distances de Jaccard entre les phénotypes AFLP. La distribution des populations est indiquée dans la Fig. 14. (b) Analyse séparée (PCoA) pour les individus de *C. c.* subsp. *curvula*. (c) Analyse séparée (PCoA) pour les individus de *C. c.* subsp. *rosae*.

No. moyenne des
markers AFLP/pop



% markers
polymorphes/pop

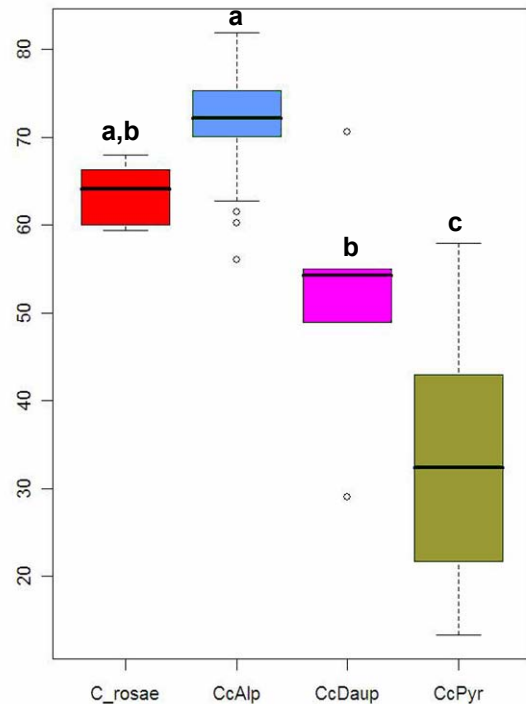


Fig. 16 Indices de diversité génétique calculés pour les populations de *Carex curvula* subsp. *curvula* des Alpes (CcAlp), des Alpes du Dauphiné (CcDaup), des Pyrénées (CcPyr) et de *C. c.* subsp. *rosae* (C_rosae). Les groupes sont ceux identifiées sur les arbres de neighbour-joining (Fig. 14 a) et PCoA (Fig. 15 a). Les mêmes lettres indiquent des différences non significatives entre les valeurs calculées pour chaque groupe (ANOVA, Tukey test, $p < 0.03$).

Contribution

Article 3: Puşcaş M, Choler P, Tribsch A, Gielly L, Rioux D, Gaudeul M, Taberlet P (sous presse) Post-glacial history of the dominant alpine sedge *Carex curvula* in the European Alpine System inferred from nuclear and chloroplast markers. *Molecular Ecology*.

II.3. La vicariance *Carex curvula* subsp. *curvula* – *Carex curvula* subsp. *rosae*

C'est Choler (2002) qui énonce l'hypothèse d'une spéciation écologique récente qui aurait abouti à la différentiation du taxon *C. c. rosae* dans les Alpes. Une sélection divergente le long d'un gradient écologique (perturbation et stress) dans des populations marginales (écologiquement) de *Carex curvula* aurait préfiguré la naissance de l'écotype *C. rosae*. Des adaptations supplémentaires pour ce nouveau taxon plus résistant aux perturbations physiques, plus tolérant aux substrats carbonatés lui auraient permis de coloniser une niche dans les pelouses alpines de mode thermique relevant principalement de la classe phytosociologique des *Kobresietea bellardii*. Il pourrait s'agir d'un cas typique de spéciation sympatrique, phénomène qui amplifie la diversité des espèces dans une région, mais qui reste encore l'un des sujets les plus débattus en biologie évolutive (Johannesson 2001). Les glaciations quaternaires auraient accéléré ce processus évolutif en passant vers la spéciation allopatrique, induite par la disjonction des populations des deux écotypes dans des refuges différentes. Les préférences écologiques différentes ont déterminé des histoires quaternaires distinctes chez les plantes alpines, causées spécialement par la localisation des refuges glaciaires (Tribsch & Schönswetter 2003; Schönswetter *et al.* 2005). De plus, le Quaternaire s'est avéré une période très active pour la diversification des plusieurs groupes de taxons alpins dans les montagnes de l'Europe, et pour certains, l'écogenèse a joué un rôle essentiel (Zhang *et al.* 2001; Comes & Kadereit 2003; Kropf *et al.* 2003).

Nos analyses renforcent l'hypothèse proposée par Choler (2002), avec des arguments nouveaux, révélés par les marqueurs chloroplastiques et AFLP. (a) *C. c. rosae* présente le même chlorotype W que tous les individus appartenant au clade occidental de *C. c. curvula* (Fig. 12). A cet égard, la disjonction géographique (lignage occidental vs. lignage oriental chez *C. c. curvula*) est selon toute vraisemblance plus ancienne que le processus de spéciation (*C. c. curvula* vs. *C. c. rosae*). (b) l'adaptation vers un nouvel habitat a été couplée avec une perte de la diversité génétique du stock original; les populations de *C. c. rosae* sont plus pauvres en marqueurs AFLP, et ces marqueurs sont également moins polymorphes, que les populations de *C. c. curvula* (Fig. 16). La même tendance d'appauvrissement génétique dans des habitats marginaux a été montrée aussi chez d'autres espèces de plantes ou animaux (Durka 1999; Lönn & Prentice 2002; Johannesson & André 2006) (c) le nombre des

marqueurs privés cumulés chez *C. c. rosae* est beaucoup plus petit que celui existant dans les populations de *C. c. curvula* (Fig. 17).

Cependant, les données disponibles n'offrent pas beaucoup de pistes qui permettraient de préciser la place d'origine de *C. c. rosae*. Choler (2002) désignait les Alpes de Sud-Ouest comme point d'émergence pour *C. c. rosae*, basé sur des données chorologiques (l'abondance du taxon dans cette partie des Alpes) et bioclimatique (l'influence du climat méditerranéen qui entraîne des conditions contraignantes pour *C. c. curvula*). Aucun patron géographique pour la diversité génétique n'a pu être détecté chez ce taxon (Fig. 14 a, 12 c). Nous avons essayé de quantifier la présence des marqueurs diagnostiques pour *C. c. rosae* dans les populations de *C. c. curvula* des Alpes et Pyrénées. Les résultats montrent qu'ils sont le moins fréquents dans le Dauphiné et les Pyrénées, mais une structuration spatiale plus explicite pour les Alpes n'a pas été détectée (Fig. 18). Pour expliquer la diversification de *Pritzelago alpina* et l'apparition de l'écotype *P. a. brevicaulis*, Kropf *et al.* (2003) invoquaient des événements évolutifs indépendants qui se sont répétés en plusieurs points de la distribution de l'espèce. Ce phénomène n'est pas envisageable pour *C. c. rosae*, qui a une origine monophylétique claire (Fig. 14 a).

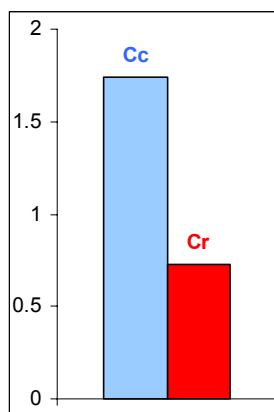


Fig. 17 La présence des marqueurs privés AFLP chez *C. c. curvula* (Cc) et *C. c. rosae* (Cr). Le nombre total des marqueurs pour chaque taxon a été rapporté au nombre des populations analysées.

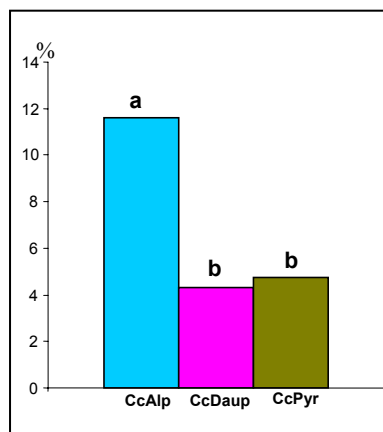


Fig. 18 La fréquence moyenne des marqueurs diagnostiques pour *C. c. rosae* dans les divers groupes de *C. c. curvula* (les groupes et les couleurs sont identiques à la figure 16). Les marqueurs diagnostiques pour *C. c. rosae* ont été déterminés en fonction de leur distribution dans les populations du taxon, comparé avec la présence chez *C. c. curvula* (test d'indépendance G, $p < 0.05$). Les mêmes lettres indiquent des différences non significatives entre les valeurs calculées pour chaque groupe (ANOVA, Tukey test, $p < 0.005$).

Malgré le fait que les analyses aient inclus des populations qui couvrent tout l'aire de distribution de l'espèce, des Dolomites jusqu'aux Pyrénées Atlantiques, une structuration génétique n'est pas lisible pour *C. c. rosae* (Fig. 14a, 15c). Une telle uniformité au niveau génétique pour une espèce alpine avec des populations si disjointes géographiquement n'a pas encore été rapportée à notre connaissance. L'histoire récente quaternaire pourrait expliquer cette situation. Dans les Alpes, contrairement au *C. c. curvula*, *C. c. rosae* aurait trouvé de larges refuges au cours des phases pléni-glaciaires à l'extrémité sud-ouest de la chaîne, qui est restée épargnée par la calotte glaciaire würmienne et qui est constituée majoritairement de roches carbonatées. Egalement, d'autres refuges périphériques plus petits le long des rebords des Alpes ont été disponibles pour cette espèce stress-tolérante (Fig. 13B). *C. c. rosae* est un taxon anémophile et le flux génétique important entre les populations cantonnées dans ces territoires proches a pu empêché leur isolement génétique. A partir de ces refuges, après le retrait des glaces *C. c. rosae* aurait pu réaliser une colonisation rapide de tout l'aire de distribution actuelle dans les Alpes, tout en conservant l'empreinte génétique acquise pendant la glaciation.

Les populations des Pyrénées de *C. c. rosae* ne constituent pas un groupe à part et leur diversité génétique intrapopulationnelle est très similaire à celle trouvée dans les Alpes (Fig. 19). Nous interprétons cette situation comme la conséquence d'une vaste immigration récente de *C. c. rosae* vers les Pyrénées à partir des larges refuges périalpins. Les données paléoécologiques suggèrent que pendant les périodes les plus sévères du Würm, de très larges surfaces entre les Alpes et Pyrénées ont été couvertes par une végétation de type steppe-tundra, froide et sec (Burga & Perret 1998). L'aridité du climat dans les régions basses autour des montagnes a été un facteur limitant pour la survivance dans ces territoires pour beaucoup de plantes alpines (Tribsch & Schönswetter 2003). Au contraire, cette situation ouvre des larges couloirs de migration pour *C. c. rosae*, espèce plutôt xérophile. « L'invasion » massive vers les Pyrénées aurait pu prévenir les phénomènes de *bottleneck* génétique, décrites pour la colonisation du même massif par *C. c. curvula*.

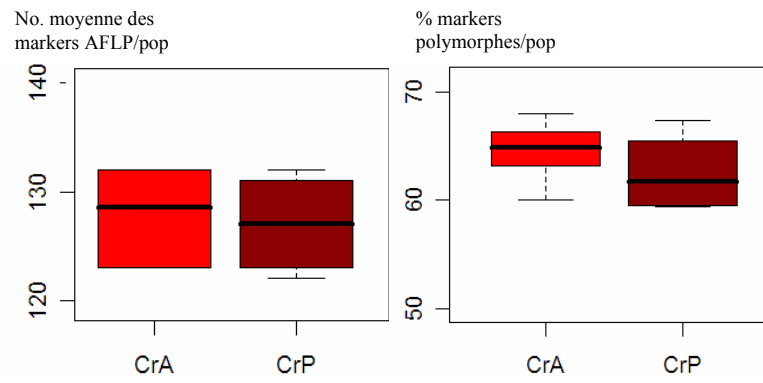


Fig. 19 Indices de diversité génétique calculés pour les populations de *Carex curvula* subsp. *rosae* des Alpes (CrA) et Pyrénées (CrP).

ARTICLE 3

Post-glacial history of the dominant alpine sedge *Carex curvula* in the European Alpine System inferred from nuclear and chloroplast markers

Molecular Ecology, sous presse

PUȘCAȘ M.^{†**‡}, CHOLER Ph.[†], TRIBSCH A.[§], GIELLY L.[†], RIOUX D.[†], GAUDEUL M.[¶] and
TABERLET P.[†]

[†]Laboratoire d'Ecologie Alpine UMR 5553 UJF-CNRS and Station Alpine J. Fourier UMS 2925 UJF-CNRS, Université Joseph Fourier, F-38041 Grenoble, France;

*A. Borza Botanical Garden, Babeș-Bolyai University, 400015 Cluj-Napoca, Romania;

[§]Department of Organismic Biology, AG Ecology and Diversity of Plants, University of Salzburg, Hellbrunnerstraße 34, A-5020 Salzburg, Austria;

[¶]UMR 5202 'Origine, Structure et Evolution de la Biodiversité', Département Systématique et Evolution, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16 rue Buffon, F-75005 Paris, France

Key words: AFLPs, cpDNA, alpine plants, *Carex curvula*, phylogeography, European Alpine System, Pleistocene refugia.

[‡]Corresponding author: mihai.puscas@e.ujf-grenoble.fr

Running title: Post-glacial history of alpine *Carex curvula*

Abstract

The alpine sedge *Carex curvula* subsp. *curvula* is a clonal, dominant graminoid found in the European Alps, the Carpathians, the Pyrenees, and in some of the Balkan Mountains. It is a late-successional species of acidophilous alpine meadows that occurs on sites that were covered by ice during the Last Glacial Maximum. By applying the AFLP-fingerprinting and cpDNA sequencing, we attempted to identify the recolonization routes followed by the species after the last ice retreat. We relied on the genetic diversity of 37 populations covering the entire distributional range of the species. As a wind-pollinated species, *C. curvula* is characterized by a low level of population genetic differentiation. Nuclear and chloroplast data both support the hypothesis of a long-term separation of eastern (Balkans and Carpathians) and western (Alps and Pyrenees) lineages. In the Alps, a continuum of genetic depauperation from the east to the west may be related to a recolonization wave originating in the eastern-most parts of the chain, where the main glacial refugium was likely located. The Pyrenean populations are nested within the Western Alps group and show a low level of genetic diversity, probably due to recent long-distance colonization. In contrast to the Alps, we found no phylogeographic structure in the Carpathians. The combination of reduced ice extension during the Würm period and the presence of large areas of siliceous substrate at suitable elevation suggest that in contrast to populations in the Alps, the species in the Carpathians underwent a local vertical migration rather than extinction and recolonization over long distance.

Introduction

Biogeographers have long observed marked similarities in the floristic, vegetational, and historical features of the main temperate mountain ranges in Europe. This so-called European Alpine System is a biogeographical entity that includes the Pyrenees, the Alps, the Apennines, the Carpathians, and the mountains of the Central and North Balkans (EAS; Ozenda 1985). The last major events that severely influenced the species composition of the EAS were the repeated glacial crises that occurred during the Pleistocene. Although the importance of Quaternary glaciations for the origin and diversification of European high mountain taxa is still debated (Comes & Kadereit 2003), the major consequences on the geographical distribution of high-elevation taxa have been clearly demonstrated (Comes & Kadereit 1998; Hewitt 2000). The location of glacial refugia and the recolonization routes followed by species after deglaciation greatly impacted their present distribution as well as their genetic and phylogeographic structure.

Molecular studies examining a set of species in the Alps made it possible to generate the first scenarios of the Quaternary history of high elevation taxa (Schönswetter *et al.* 2005). Refugia were located mainly on the eastern, southern, and southwestern portions of the Alpine chain border, and there was also some evidence for survival on nunataks (i.e. ice-free mountain tops or steep slopes within the glaciated areas). Other species survived the glaciations in areas outside of the Alps, notably in surrounding lowland tundra (Alsos *et al.* 2005; Schönswetter *et al.* 2005; Schönswetter *et al.* 2006a; Schönswetter *et al.* 2006b; Skrede *et al.* 2006). It is therefore probable that the postglacial recolonization patterns of high Alpine summits occurred in different ways for different species.

One might expect differences in Quaternary history of high mountain species in the eastern part of the EAS, because these areas (especially the Balkans) were much less glaciated than the Alps or Pyrenees (Charlesworth 1957; Frenzel *et al.* 1992; Vuia 2005). While the Alps were almost entirely covered by a large ice-sheet, only localized glaciers were present on the highest summits of the Carpathian and Balkan mountains. However, phylogeographical studies for alpine or arctic-alpine plants have thus far neglected the eastern area of the EAS. The few published studies that also included the Balkans or the Carpathians (Despres *et al.* 2002; Schönswetter *et al.* 2004b; Alsos *et al.* 2005; Koch *et al.* 2006; Skrede *et al.* 2006) considered only a small number of populations,

which were insufficient to describe the regional particularities of the impact of the Ice-Age on alpine floras (but see Mráz *et al.* 2007). For the Alps, the recolonization of large, unoccupied territories after deglaciation most likely arose from the nearby refugia (see the review in Schönswetter *et al.* 2005). This situation is unlikely for the Carpathians and Balkans, in which large areas in all the massifs remained ice-free even during the last glacial maximum (LGM). These possible differences in the post-glacial recolonization may be reflected in the actual genetic structure of the alpine plants that inhabit these areas. The colonization of the new territories is generally linked with loss of alleles, whereas long term persistence in one area preserves a higher genetic diversity (Hewitt 1996). Indeed, two different scenarios have been proposed for the widespread subalpine plant *Hypochaeris uniflora* in the Alps and Carpathians. The higher stability has prevented the genetic depauperization of the Carpathian populations, whilst the multiple founder events have induced gradual loss of genetic variation during the colonization of the Alpine chain (Mráz *et al.* 2007).

It has been suggested that the ecological and life history characteristics of species in a given area induce differences in the population genetic structure that have consequences for evolutionary processes (Whiteley *et al.* 2004). Moreover, the species' position along a successional gradient (early vs. late-successional) and geographical range distribution are also key determinants of genetic structure (Loveless & Hamrick 1984; Hamrick & Godt 1989). It is predicted that long-lived, late successional taxa that exhibit large population sizes have higher genetic variation within their populations and reduced genetic differentiation among populations; a reverse trend should be found for early successional, narrowly-distributed species with small populations. Other characteristics, like the breeding system, seed and pollen dispersal, population structure, or historical factors, may also heavily influence the genetic structure of plants (Loveless & Hamrick 1984). The dominant late-successional alpine species of the EAS are still underrepresented in phylogeographic studies, because their Quaternary history is still largely unknown. Dominant species, however, are the major contributors to the biomass of the plant community and are known to strongly impact many ecosystem processes (Grime 1998). Only a few studies have dealt with taxa of this type, such as the shrubby *Vaccinium uliginosum* (Alsos *et al.* 2005, Eidesen *et al.* 2007a) or *Dryas octopetala* (Skrede *et al.* 2006). Nevertheless, the alpine belt of the EAS is characterized by herbaceous communities dominated by graminoids (Körner 1998), and the phylogeographical patterns of these communities are poorly understood.

We used the crooked sedge *Carex curvula* All. subsp. *curvula* (Cyperaceae) as a model to study the phylogeography of a widespread, dominant alpine species at the European scale. This species is an endemic taxon to the entire European Alpine System, excluding the Apennines. *Carex curvula* is a dominant species of acidophilous alpine grasslands. In this study, our main objectives were (1) to characterize the phylogeographic patterns of a dominant, wind-pollinated alpine graminoid of the EAS, (2) to compare the recent Quaternary history of this species in the western and eastern parts of its range, and (3) to compare the genetic structure of the species in the central and peripheral part of its distribution range.

Materials and Methods

The study species

Carex curvula All. is found predominantly in the Alps, Pyrenees, and the southeastern Carpathians, mainly between c. 2200 and 2700 meters altitude (Fig. 1). In the Balkans, the species has a fragmented distribution in Stara Planina, Rila, Pirin in Bulgaria, and some of the highest peaks of the Dinarides (Puşcaş 2005). The local abundance of *C. curvula* throughout its distribution range varies. The species is more frequent and abundant in the eastern and central parts of the Alps and in the Carpathians, whereas it occurs in more scattered and scarce populations in the peripheral southern parts of its distribution area in the Balkans and especially the Pyrenees (P. Choler and M. Puşcaş, personal observations). An obvious gradient of decreased presence and abundance of the crooked sedge is also noticeable from the northern part of the French Alps to the southeastern part of the chain. *Carex curvula* is a clonal, long-lived species (Steinger *et al.* 1996) that forms extensive alpine swards (“*Caricetum curvulae*”), that were described as alpine climax vegetation on siliceous substrate over its entire distribution (Braun-Blanquet & Jenny 1926; Negre 1969; Coldea 1997; Roussakova 2000). The species is wind-pollinated, protogynous, and primarily outcrossing, and it produces heavy fruits with limited dispersal capacity (Erschbamer & Winkler 1995). *Carex curvula* s. l. has been divided into two distinct taxa (Gilomen 1938): *C. c.* subsp. *curvula*, which is primarily calcifuge and found throughout the range of the species, and *C. c.* subsp. *rosae*, which is primarily calcicole and found only in the Alps and Pyrenees (Chater 1980). The two taxa are genetically distinct (Choler *et al.* 2004), although some introgressive forms occur very locally in the Alps. Only *C. curvula* subsp. *curvula* is considered in this study.

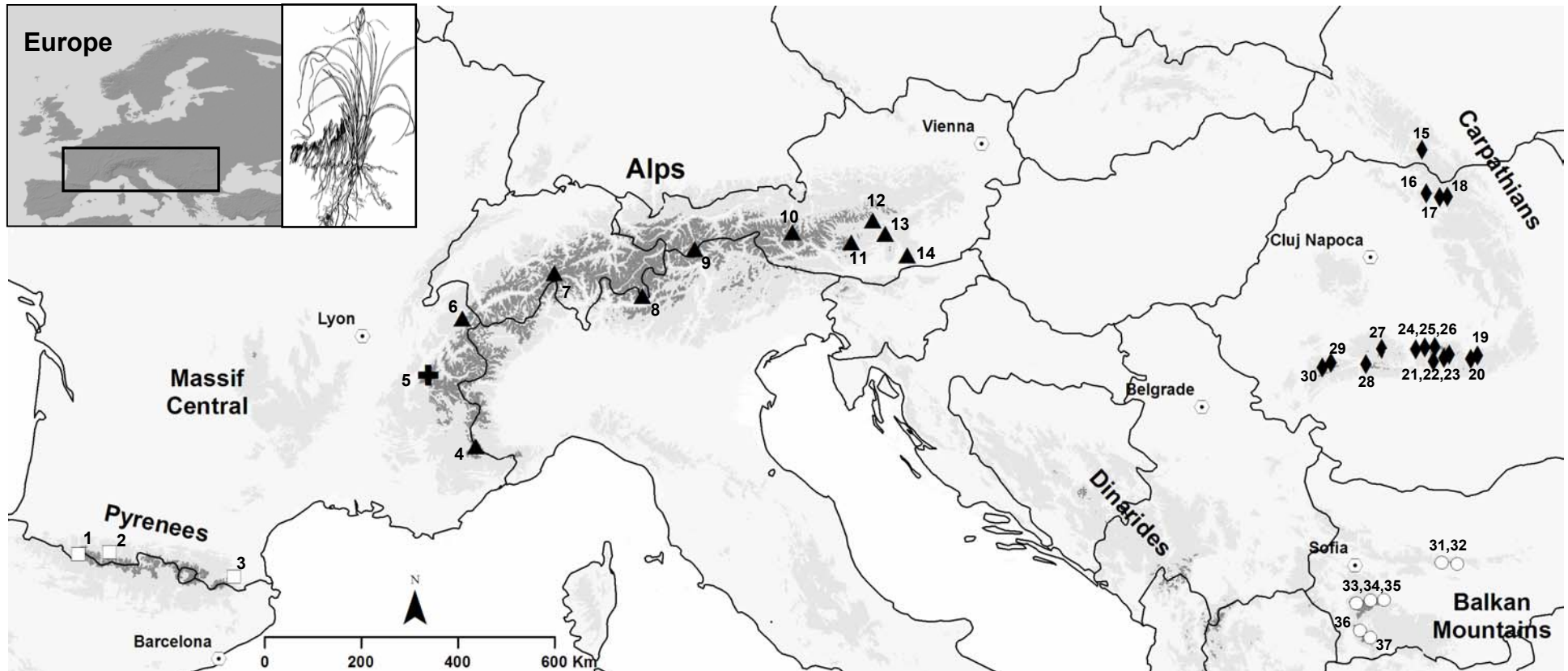


Fig. 1 Overall distribution range, location of the populations studied with AFLP, and growth habit of *Carex curvula* subsp. *curvula*. Distribution of the species is shown in dark gray (shaded areas: altitude > 800 m. s. m.). Left insert indicates the location of the mountain areas with *Carex curvula* in Europe and its habitus (adapted from Reisigl & Keller, 1987). Sampled populations' numbers refer to Table 1. Symbols represent groups detected in the Neighbour-joining analysis of population: □ – Pyrenees, + - Dauphiné Alps, ▲ – Alps, ○ - Balkans, ◆ - Carpathians.

Table 1 Population location (country, coordinates), elevation and genetic diversity parameters of the 37 investigated populations of *Carex curvula* All. subsp. *curvula*. Means and standard errors with the same letters are not significantly different (ANOVA, post-hoc Tukey test, all $p < 0.03$).

Pop. no.	Sampling locality	Mountain range	Country	Coordinates (E/N)	Elevation (m)	Fragm.*	H _J **
1	Pic du Midi, Massif d'Ossau		France	-0.45°/42.85°	2200	36	0.28
2	Pic de Neouvielle, Massif de Neouvielle	Pyrenees	France	0.14°/42.86°	2500	40	0.40
3	Pic du Canigou, Massif de Canigou		France	2.45°/42.52°	2450	39	0.37
						Mean	38.33±2.08 a 0.34±0.06 a
4	Lac Fourchas, Massif de Mercantour		France	7.28°/44.11°	2300	62	0.61
5	Col de Sept Laux, Chaîne de Belledonne		France	6.08°/45.23°	2500	56	0.56
6	Flaine, Chaîne des Aravis		France	6.43°/46.01°	2400	57	0.61
7	Furka Pass, Berner Alpen		Switzerland	8.24°/46.35°	2400	57	0.64
8	Berninapas		Switzerland	10.09°/46.28°	2300	70	0.68
9	Obergurgl, Ötztaler Alpen	Alps	Austria	11.02°/46.51°	2400	61	0.60
10	Grossglockner Hochalpenstrasse, Hohe Tauern		Austria	12.5°/47.06°	2560	63	0.68
11	Dieslingsee, Gurktaler Alpen		Austria	13.93°/46.95°	2150	56	0.67
12	Klosterneuburger Hütte, Wölzer Tauern		Austria	14.33°/47.23°	2100	60	0.61
13	Lindersee - Zirbitzkogel, Seetaler Alpen		Austria	14.56°/47.06°	2250	66	0.66
14	Großes Kar, Koralpe		Austria	14.97°/46.79°	2000	65	0.67
						Mean	61.18±4.57 b,c 0.63±0.03 b
15	Shpytsi Peak, Chornohora Mts.		Ukraine	24.55°/48.11°	1904	54	0.51
16	Buhăiescu Mic, Rodna Mts.		Romania	24.59°/47.57°	2103	62	0.60
17	Iezerul, Rodna Mts.		Romania	24.64°/47.59°	1960	69	0.63
18	Ineu Peak, Rodna Mts.		Romania	24.88°/47.52°	2164	65	0.59
19	Omul Peak, Bucegi Mts.		Romania	25.45°/45.44°	2405	62	0.51
20	Coștila Peak, Bucegi Mts.		Romania	25.48°/45.41°	2475	56	0.54
21	Iezerul Peak, Iezer-Păpușa Mts.		Romania	24.95°/45.45°	2280	66	0.61
22	Păpușa Peak, Iezer-Păpușa Mts.	Carpathians	Romania	25.06°/45.5°	2360	69	0.62
23	Grădișteanu Peak, Iezer-Păpușa Mts.		Romania	25.07°/45.49°	2100	64	0.54
24	Laița Peak, Făgăraș Mts.		Romania	24.59°/45.6°	2327	73	0.67
25	Paltinul Peak, Făgăraș Mts.		Romania	24.6°/45.59°	2359	68	0.61
26	Fereastră Mare a Sâmbetei, Făgăraș Mts.		Romania	24.79°/45.6°	2270	67	0.60
27	Cindrelul Mare Peak, Cindrel Mts.		Romania	23.8°/45.57°	2244	56	0.59
28	Cârja Peak, Parâng Mts.		Romania	23.51°/45.37°	2129	59	0.59
29	Retezat Peak, Retezat Mts.		Romania	22.84°/45.38°	2485	65	0.61
30	Culmea Lolaia, Retezat Mts.		Romania	22.86°/45.37°	2200	58	0.55
						Mean	63.31±5.48 b 0.58±0.04 c
31	Botev Peak, Stara Planina		Bulgaria	24.91°/42.71°	2370	55	0.56
32	Paradzika Peak, Stara Planina		Bulgaria	24.95°/42.71°	2300	58	0.62
33	Deno Peak, Rila		Bulgaria	23.57°/42.21°	2700	57	0.56
34	Musala Peak, Rila	Balkan Mountains	Bulgaria	23.58°/42.18°	2900	55	0.52
35	Malyovica, Rila		Bulgaria	23.36°/42.17°	2600	61	0.56
36	Vihren Peak, Pirin		Bulgaria	23.30°/41.83°	2350	52	0.52
37	Todorka Peak, Pirin		Bulgaria	23.40°/41.78°	2400	56	0.61
						Mean	56.28±2.81 c 0.56±0.03 c

*Total number of AFLP fragments/population

**Mean Jaccard Index/population

Sampling strategy

During the summers of 1999-2004, thirty-seven populations of *C. curvula* subsp. *curvula* were sampled throughout entire distribution (Table 1, Fig. 1). Young, green leaves of five random individuals separated by ten meters were collected for each population. The only exception was population 28 (Parâng Mts. from Carpathians), for which only four individuals were sampled. Vegetative tissues were stored in tubes with silica gel until DNA extraction.

DNA extraction and AFLP Protocol

Total DNA was extracted from roughly 10 mg of dried leaf tissue using the DNeasy 96 Plant Kit (Qiagen) according to the manufacturer's protocol. Six random individuals from the total sample set were extracted twice as blind samples (Bonin *et al.* 2004). Double digestion of genomic DNA was performed for two hours at 37 °C in a 20 µl mix using 2 units of *MseI* and 5 units of *EcoRI* (New England Biolabs). Following this, adapters were ligated to DNA in a 40 µl volume for 2 hours at 37°C using 1 U of T4 DNA Ligase (New England Biolabs). Diluted (10 X), digested, and ligated DNA was subjected to a preselective amplification using primers *EA* (5'-GACTGCGTACCAATTCA-3') and *MC* (5'-GATGAGTCCTGAGTAAC-3') in a 25 µl volume containing 1.5mM MgCl₂, 200 µM of each dNTP, 1.25 µM of each primer, and 0.5 U of AmpliTaq DNA polymerase (Applied Biosystems). Diluted (20 X) preselective products underwent selective PCR with the following primer combinations: *EATC-MCAC*, *EATC-MCAT*, and *EATC-MCTG*. Selective amplifications were run in a 25 µl volume containing 2.5mM MgCl₂, 200 µM of each dNTP, 1.25 µM of each primer, and 1 U of AmpliTaq Gold[®] DNA polymerase (Applied Biosystems). Following this step, excess labeled primers were removed by spin-column purification. Finally, 1.5 µl of diluted (10 X) purification was added to a 10 µl mixture (10:0.1) of HiDi formamide and GeneScan-500 ROX (Applied Biosystems). AFLP reactions were electrophoresed for 41 min on an ABI PRISM[®]3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems) using 36 cm capillaries & POP-4[™] polymer. The raw data were size-called using GeneScan Analysis software, version 3.7 (Applied Biosystems). The size-calibrated GeneScan files were imported into GENOGRAPHER (version 1.6.0, James J. Benham, Montana State University, 2001; <http://hordeum.oscs.montana.edu/genographer>) for scoring. The thumbnail option was used to

evaluate a given marker for all individuals at the same time. Fragments within the 50-500 bp range were scored to produce a present/absence matrix (individuals x markers).

cpDNA analysis

Eight cpDNA regions were initially amplified and sequenced for twelve individuals from the Pyrenees, Alps, Carpathians, and Balkans in order to look for nucleotide variation. Variation was found in two regions (*trnG* intron and *trnD^{GUC}-trnE* spacer) that were selected for subsequent analyses. The following primers were used: 5'trnG2G and 5'trnG2S (Shaw *et al.* 2005), which were used to amplify the *trnG* intron and *trnD^{GUC}F* (Demesure *et al.* 1995), and *trnE^{UUC}* (Shaw *et al.* 2005), which were used for the *trnD^{GUC}-trnE* spacer. Amplifications were performed in a 25µL total reaction volume with 2.5 µL buffer (10× Buffer II Applied Biosystems), 1.5 mM (for the *trnG* intron) or 3 mM (for the *trnD^{GUC}-trnE* spacer) MgCl₂, 0.2 mM of each dNTP, 0.25 µM of each primer, 0.25 µL BSA, 0.5 U of AmpliTaq Gold[®] DNA polymerase (Applied Biosystems), and 2 µl (15-40 ng) of genomic DNA. The cycling profile involved 10 min at 95°C followed by 35 cycles of 30 sec at 95°C, 45 sec at 58°C (*trnG*) or 53°C (*trnD-trnE*), and 60-120 sec at 70°C. The protocol ended with 5 min at 70°C of final elongation. PCR products were purified using ExoSAP-IT (USB, Cleveland, Ohio, USA). Sequencing was performed in both directions using BigDye Terminator V 3.1 (Applied Biosystems). The samples were run on an ABI PRISM[®]3100 Genetic Analyzer. Sequences were assembled and edited using SeqScape 2.5.0 (Applied Biosystems).

Two loci with single nucleotide polymorphisms (SNP) were detected: one in the *trnG* intron and one in the *trnD^{GUC}-trnE* spacer. We developed a SNP genotyping method using multiplex competitive PCR to find the haplotype combination for each individual in a single PCR run. Briefly, we amplified the two target regions with a mix of labeled fluorescent primers. The primers were designed to detect a length polymorphism and a specific fluorescence (blue or green) corresponding to a specific combination of haplotypes. The reverse primers were 3' nucleotides specific to the mutation points (see Table 2). The obtained PCR products had different lengths (133 bp for the SNP locus in the *trnG* intron and 112 bp for the *trnD^{GUC}-trnE* spacer). The multiplex PCR conditions were: 25µL total reaction volume with 2.5 µL buffer (10× Buffer II Applied Biosystems), 2 mM MgCl₂, 0.2 mM of each dNTP, 0.4 µM for trnG-F and trnG-R-A primers/ 0.2 µM for trnG-R-G, trnD-F and trnD-R-G primers/ 0.1µM for trnD-R-A primer, 0.2 µL BSA, 0.5 U of AmpliTaq Gold[®]

DNA polymerase, and 2 µl of genomic DNA. The PCR parameters included 95°C for 10 min; 35 X (95°C, 30 s; 50°C, 30 s; 72°C, 1 min); 72°C, 7 min. PCR-products were diluted 10 times and electrophoresed on an ABI PRISM[®]3100 Genetic Analyzer using POP-7TM polymer, and GeneScan-350 ROX standard was used for fragment size estimation. The fragments were scored using GeneMapper[®] 3.7 (Applied Biosystems). This procedure was first validated on 16 individuals with known sequences for the *trnG* intron and the *trnD-E* region before screening all the individuals.

Table 2 Characteristics of the primers developed for SNP detection on *Carex curvula*. Two combinations are expected after the multiplex PCR: one 133 bp product (if blue = haplotype w1, if green =haplotype e1) / and one 122 bp product (if blue = haplotype w2, if green =haplotype e2)

Location of the amplified fragment and the base substitution on the SNP point	Primers (5'-3')		Haplotype	Size (bp)
<i>trnG</i> intron (G/A)	Forward: trnG-F TTTTGAATAATAATCGTGATAATG	Reverse (blue): trnG-R-G GTTAAGGGATCCTTCAGTTTC	w1	133
		Reverse (green): trnG-R-A GTTAAGGGATCCTTCAGTTTT	e1	
<i>trnD(GUC)-trnE</i> spacer (A/G)	Forward: trnDE-F CATATAAATACATGAAGTCTTCCC	Reverse (blue): trnDE-R-A GTTATATATGAATGATATAATAGAATTGT	w2	112
		Reverse (green): trnDE-R-G GTTATATATGAATGATATAATAGAATTGC	e2	

Data analysis

For each population, we calculated the total number of AFLP markers present, and the intrapopulation diversity was evaluated as the mean pairwise distance between individuals (based on the Jaccard similarity index, Jaccard 1901). We performed one-way analyses of variance and multiple comparisons of means with post-hoc Tukey tests to test for a geographical effect on genetic diversity indices. Populations were pooled into four main geographical regions (Alps, Balkans, Pyrenees, and Carpathians). To cope with possible biases due to the unbalanced sampling effort, we used re-sampling procedures to generate a large number of datasets consisting of an equal number of populations per region. The regional effect was found to be the same in these analyses (data not shown). These analyses were first performed by including the four regions and re-

sampling three populations per region. The diversity indices of Pyrenees were always significantly lower ($P < 0.001$). Another set of analyses was done for the Alps, Carpathians and Balkans with 6 populations randomly chosen for each region. The results were qualitatively similar to the post-hoc Tukey tests for the Jaccard index. For the total number of fragments, the results were also similar except that we found a significant difference between the Alps and the Balkans.

The AFLP phenotypes were used to construct a neighbour-joining (NJ) tree, based on pairwise Nei's genetic distance between populations (Lynch & Milligan 1994). Support for resulting groups was calculated from 1000 bootstrap replicates. Principal Co-ordinate Analyses (PCoAs) were computed based on between-individual Jaccard similarities. For the analyses, we used the packages *ade4* (Chessel *et al.* 2004) and *ape* (Paradis *et al.* 2004), on R (R Development Core Team 2006, www.R-project.org).

We examined whether the frequency of each polymorphic marker was independent of the geographical regions. The analysis was based on presence/absence data at the population level. A given marker is considered present in a population if at least one individual exhibits that marker. For each contingency table crossing regions and presence/absence data, we generated an exact distribution for the χ^2 statistic using randomization tests (1000 re-samplings) and compared the observed value with this exact distribution. In cases lacking independence in the contingency table, we computed the standardized residual of each cell using the formula $(\text{Obs} - \text{Exp}) / (\text{Exp})^{1/2}$, where 'Obs' and 'Exp' stand for observed and expected frequencies, respectively. This allowed us to estimate the contribution of each region to the significance of the test (at $\alpha = 0.05$). Positive (or negative) residuals indicate more (or fewer) observed occurrences of a given marker than expected under the null hypothesis. These markers are called geographical diagnostic markers. Diagnostic markers may be found only in one region - in that case, the marker is specific or alternatively may be shared by several regions (see Results).

All computations and statistical analyses were performed with the software R (R Development Core Team 2006, www.R-project.org).

Analyses of molecular variance (AMOVA), with a partition of the total genetic variance into different levels (within populations, among populations, and among groups of populations), were

carried out using ARLEQUIN version 2.000 (Schneider *et al.* 2000). The clustering of the populations followed the structures identified by the PCoA and NJ tree.

Results

AFLP

Using the three pairs of primers, 115 polymorphic fragments of lengths ranging from 51 to 487 bp were identified. The repeatability of the AFLP results was very high (99.3 % for the overall test). Three AFLP markers were removed after checking the similarities between duplicates and the original individuals. Two identical genotypes were identified in one population (population 1, from Pyrenees); one of them was excluded from the subsequent analyses to avoid redundant data. The final matrix consisted of 183 individuals and 112 unambiguous polymorphic markers.

The highest genetic diversity was found in populations from the Alps and the Carpathians (Table 1). While the Carpathians were the region that contained the richest populations in terms of the number of AFLP markers, populations from the Alps were the most polymorphic. The Pyrenean populations were the poorest in numbers of AFLP markers. In addition, these markers showed little variation. The highest number of geographical diagnostic markers was recorded for the Alps, and the second highest was recorded for the Carpathians (Fig. 4b). The Balkans and the Pyrenees showed few specific markers. The highest amount of genetic variation in *C. curvula* was due to intrapopulation variation (AMOVA, 62% overall populations) (Table 3). Each mountain system is characterized by a weak differentiation between populations. Genetic variation among populations explained 17-21 % of the total genetic variation in the Alps, Carpathians, and Balkans and 30% in the Pyrenees.

Neighbour-Joining analysis of the 37 populations (Fig. 2) revealed a highly supported division between two major groups: a western lineage grouping the Alps and the Pyrenees and an eastern one with the Carpathians and the Balkans.

Within the western lineage, the populations from the Pyrenees formed a distinct group. A group including Dauphiné Alps and Pyrenees was also strongly supported and clearly nested within the larger group of the Alps. Within the eastern lineage, all the Carpathian populations formed a distinct

branch. Further resolution inside this group was not possible because of the very low bootstrap values (except for Retezat, populations 29-30). Some Balkan groups, in particular Rila and Pirin, were better supported.

The PCoA of the AFLP profiles of all the individuals (Fig. 3a) confirmed the same general patterns revealed by the Neighbour-Joining analysis. Interestingly, the PCoA carried out exclusively on individuals from the Alps showed an east-west genetic continuum within the chain (Fig 3b). A significant decline in the mean Jaccard index from eastern to western Alps was detected along this longitudinal gradient (Fig. 4a). The cline was also supported by the other estimators of genetic diversity, such as the total numbers of polymorphic markers and the percentage of polymorphic markers per population (data not shown). On the contrary, no such geographical patterns were detected in the Carpathians or Balkans.

Further insights into the genetic structure in the Alps were brought about by the geographical distribution of regional diagnostic markers (Fig 4b). Populations from the Eastern Alps exhibited seven specific markers linked exclusively to this group, whereas populations from the southwestern Alps only had one or no such markers. One diagnostic marker was shared between the Pyrenean populations and the population from Dauphiné. Therefore, the overall decline in intrapopulation diversity along the longitudinal gradient is associated with a decrease in the number of specific markers. On the other hand, we found no trend in the distribution of regional markers within the Carpathians.

cpDNA analyses

The aligned sequences of the *trnG* intron for the 12 analyzed individuals comprised 720 nucleotides and showed one substitution (G/A, position 684) determining two haplotypes. Haplotype w1 was present in individuals from Alps and Pyrenees, and haplotype e1 was present in individuals from the Carpathians and Balkans. The sequences for the *trnD-E* spacer were 671 nucleotides long and showed one substitution (A/G, position 393) that determined two haplotypes. Haplotype w2 was found in the Alps and Pyrenees, whereas haplotype e2 was found in the Carpathians and Balkans.

Based on the preliminary test with 16 individuals, we found a perfect agreement between SNP test and cpDNA sequence. We found only two combined haplotypes after screening all the individuals: a western haplotype W (=w1+w2) for the Alps and the Pyrenees and an eastern haplotype E (=e1+e2) for the Carpathians and the Balkans (Fig. 2). Individuals from Vranica Planina (the most remote north-western population from Dinarides - Fig. 1, subsequently added for only the SNP test) also possessed haplotype E.

Table 3 Analyses of molecular variance (AMOVA) based on 112 AFLP markers for 37 populations of *Carex curvula*

Grouping*	Source of variation	d.f.	Sum squares	ofVariance components	Percentage of variation
a: All populations	Among populations	36	1278.59	5.42	37.96
	Within populations	145	1284.45	8.85	62.04
b: Pyrenees, Alps, Carpathians, Balkans	Among groups	3	637.87	4.68	29.89
	Among populations within groups	33	640.72	2.14	13.67
	Within populations	145	1284.45	8.85	56.45
c: Pyrenees, Alps, Dauphiné Alps, Balkans, Carpathians	Among groups	4	678.64	4.77	30.53
	Among populations within groups	32	599.95	2.01	12.85
	Within populations	145	1284.45	8.85	56.62
d: Pyrenees	Among populations	2	14.82	1.07	30.60
	Within populations	11	26.75	2.43	69.40
e: Alps	Among populations	10	240.43	2.75	21.17
	Within populations	44	451.60	10.26	78.83
f: Carpathians	Among populations	15	290.16	2.00	17.52
	Within populations	63	594.85	9.44	82.48
g: Balkans	Among populations	6	95.30	1.66	17.51
	Within populations	27	211.25	7.82	82.49

*For characteristics of populations see Table 1

Discussion

Two main lineages in *Carex curvula* subsp. *curvula* have been clearly distinguished by both cpDNA sequences and AFLP markers: the western (including the Alps and Pyrenees) and the eastern (including the Carpathians and Balkans) lineages. The geographical distribution of cpDNA haplotypes is of large significance, because it points out a major split between the eastern and the western populations within the EAS. Other studies on arctic-alpine plants combining nuclear and plastid markers revealed small but informative variation of the chloroplast markers (Albach *et al.* 2006; Schönswetter *et al.* 2006a; Schönswetter *et al.* 2006b; Eidesen *et al.* 2007a). This variation was assumed to reflect ancient differentiation within the species (Eidesen *et al.* 2007b). These two geographical groups appear to be the result of an old disjunction within the distributional area of *C. curvula*, which most likely occurred well before the last glaciation. Each of the groups experienced an independent history after this separation. There are similar cases documented for other mountain species of plants (Ronikier *et al.*, 2008), invertebrates (Pauls *et al.*, 2006) or small mammals (Kotlik *et al.*, 2006) that suggest a very old differentiation of populations from the Alps and Carpathians, without subsequent interferences between them.

The Western lineage

Within the western lineage, one main result was the significant decrease of within-population genetic diversity and the number of regional diagnostic AFLP markers from east to west (i.e., from the Austrian Alps to the Maritime Alps, Fig. 4). This result supports the hypothesis of a single glacial refugium for *C. curvula* located in the Eastern Alps. While the majority of the Alpine chain was completely glaciated, the eastern part of Austrian Alps remained virtually ice-free even during the LGM (Voges 1995). Moreover, this part of the Alps is the only one out from the Alpine ice-sheet exhibiting large surfaces of siliceous bedrock between 1000 and 1600 m (Puşcaş *et al.*, unpublished manuscript), i.e. the range corresponding to the putative alpine belt during the Ice-Age. Therefore, the eastern Austrian Alps were likely the main refugium for several alpine acidophilous plants (Schönswetter *et al.* 2005). The gradual genetic impoverishment may reflect a postglacial recolonization route followed by the species, in accordance with a *tabula rasa* scenario (Dahl 1987; Stehlik 2000). The rapid westward migration after deglaciation induced multiple founder events with a stepwise reduction in genetic diversity (Hewitt 1996; Despres *et al.* 2002; Petit *et al.* 2002;

Stehlik *et al.* 2002, Mráz *et al.* 2007). Subsequently to the colonization, high levels of gene flow via pollen have prevented the genetic divergence of populations from different geographical areas and maintained a genetic continuum along the Alpine chain.

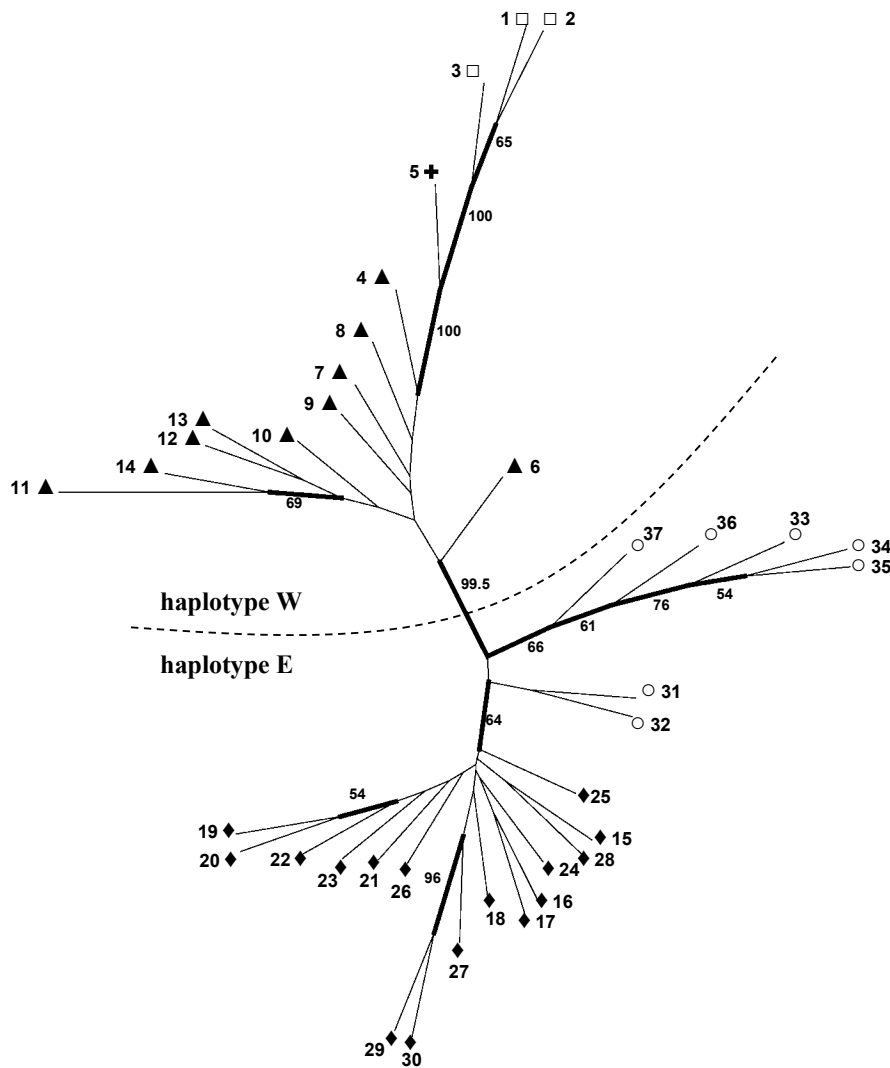


Fig. 2 Neighbour-joining analysis of the 37 populations of *Carex curvula* based on Nei's genetic distance of AFLP phenotypes. The numbers above the branches are bootstrap values (% of 1000 replicates). Numbers at the tips of branches are population numbers (Table 1) and the symbols are the same as in Fig. 1. The dashed line separates the distribution of the two identified cpDNA haplotypes (W and E).

The present distribution of the diagnostic markers within the Alpine groups was also congruent to this hypothesis; all the adjacent groups shared some of these markers without evident barriers between them (Fig. 4b). The same pattern of a low between-population differentiation and a lack of abrupt geographical changes along the distribution range has been documented for other wind-pollinated tree species (Demesure *et al.* 1996; Kremer *et al.* 2002; Burbán & Petit 2003; Coart *et al.* 2005), and certain dominant and/or widespread graminoids (O'Brien & Freshwater 1999; Jonsson & Prentice 2000; Stenström *et al.* 2001).

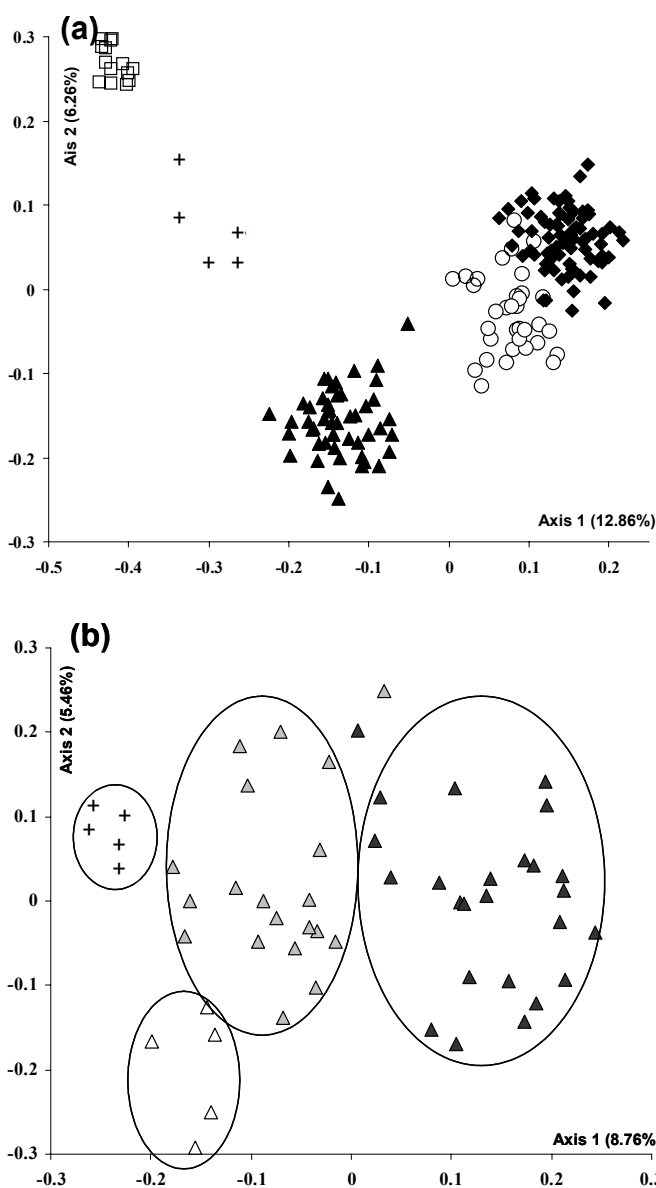


Fig. 3 Principal Coordinate Analysis (PCoA) based on AFLP data of *Carex curvula* individuals. (a) PCoA performed for all the analyzed individuals (symbols as in Fig. 1). (b) Separate PCoA of individuals from the Alps; ovals separate the Dauphiné Alps (+ - pop 5), Maritime Alps (Δ - pop 4), Central Alps (\blacktriangle - pop 6, 7, 8, 9) and Eastern Alps (\blacktriangle - pop 10, 11, 12, 13, 14).

Pyrenean populations of *C. curvula* are closely related to the southwestern Alps populations. They are nested within the Alpine group (Fig. 2) and characterized by a substantial loss of genetic diversity (Table 1). One diagnostic marker is shared between these two separate groups. It is more likely that this pattern reflects a recent colonization of the Pyrenees from the Dauphiné area than an old vicariance between the two mountain ranges, as was proposed for other alpine species (Kropf *et al.* 2006). The French Massif Central has long been considered as a key area in the colonization of the Pyrenees by Alpine elements (Braun-Blanquet 1923), and it may be a likely stepping-stone for *C. curvula* as well. Colonization by long-distance dispersal was a common phenomenon after glaciations (Cain *et al.* 1998), and it has also been described for alpine or arctic-alpine plants (Gabrielsen *et al.* 1997; Tollefsrud *et al.* 1998; Schönswetter *et al.* 2002; Tribsch *et al.* 2002). These long-distance dispersal events have created a marked bottleneck effect (Table 1; Fig. 4). Despite such low diversity, the populations from the Pyrenees had a relatively high number of diagnostic markers. This fact could be the result of genetic drift that randomly fixed some previously-existing alleles.

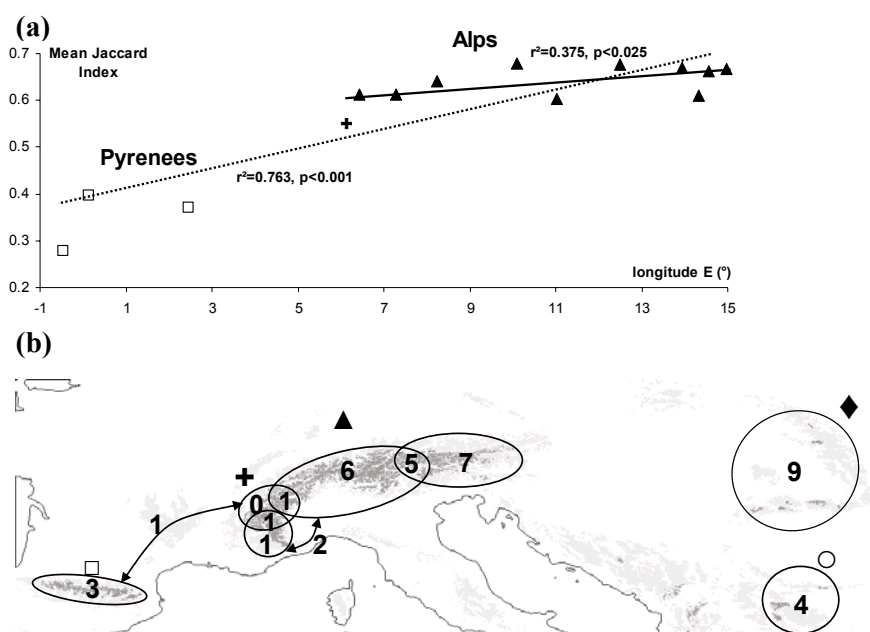


Fig. 4 Geographical patterns of genetic diversity in *Carex curvula* in Europe. (a) Correlation between geographical location (longitude) and the mean Jaccard index/population in the western lineage (Alps and Pyrenees); linear regressions were calculated for both mountain ranges (dashed line) or only for Alpine populations (black line). (b) Regional distribution of the diagnostic markers. The arrows and intersections of the ovals indicate the diagnostic markers shared between adjacent subgroups in the Alps and the Pyrenees. Symbols are as in Fig. 2.

The Eastern lineage

One characteristic of the Carpathian group is its low level of between-population differentiation (17.5%, Table 3); indeed, this is one of the lowest reported for an alpine plant within a whole mountain range (see Stehlik *et al.* 2002; Schönswetter *et al.* 2003; Schönswetter *et al.* 2004a; Ehrich *et al.* 2007; Mráz *et al.* 2007 etc.). This is surprising if one considers the current distribution of *C. curvula* in the mountain range (Fig. 1), which shows several very disjunct areas (“island” distribution). Even the most isolated populations (from Rodna and Chornohora, no. 15-18; Fig. 1) are genetically indistinct, because they group together with the populations from the southern chain of the Carpathians. Interestingly, the floristic composition of alpine meadows dominated by *C. curvula* in the Carpathians shows the same remarkable homogeneity without any significant geographical differences between regions (Puşcaş *et al.* 2005). The weak geographical genetic structure in the Carpathians, as well as its increased genetic diversity (Table 1, Fig. 4), may be explained by the particularities of the vegetation history during the last glacial in this area. The Carpathians were only locally glaciated, and the snowline during the Würm glaciation was estimated near 1700-1800 m altitude (Wachner 1929; Niculescu 1969; Sârcu 1978; Reuther *et al.* 2004; Vuia 2005 etc.). Below this altitude, large areas were suitable for the alpine plants. Because of the widespread acidic bedrock in the entire Southeastern Carpathians (Coldea 1991), this area may be regarded as one large potential refugium for *C. curvula* and perhaps other acidiphilous alpine species during glaciations. Palynological studies also confirmed the existence of large refugia during the LGM for subalpine trees along the lower part of the Romanian Carpathians that were followed in higher elevations by a graminoid-type vegetation (Feurdean *et al.* 2007). Carpathian populations of *C. curvula* probably did not experience regional extinctions during the glaciations, but on the contrary they may have occupied much larger areas than today (Puşcaş *et al.*, unpublished manuscript). Gene flow among populations was likely intensified at this time and may have resulted in a large common genetic pool. We thus suggest that vertical local migration from a large pan-Carpathian refugium is the most likely scenario for the recolonization of high summits in the Southeastern Carpathians. Similar mechanisms were also proposed for other alpine plants locally in the Eastern Alps (Tribisch *et al.* 2002; Tribisch & Schönswetter 2003).

Despite the weak overall genetic differentiation in the Balkans demonstrated by AMOVA (Table 3), the NJ tree revealed that the most pronounced individualization of a population occurred in this area

(especially in Rila and Pirin - Fig. 2). Biogeographers have already observed a high level of endemism in the different mountain ranges of the Balkans (Stojanov & Kitanov 1926). It has also been shown that these mountains were less affected by glacial cooling than any other northern mountain ranges (Bennet *et al.* 1991). The snow line during the last glaciation was estimated at 2200-2300 m altitude (Bazilova & Tonkov 2000), which is much higher than that assumed for the Alps, Pyrenees, or Carpathians. As a possible consequence, the vertical migrations of *C. curvula* during glaciations may have been less marked than for the Carpathians. Even during that period, the species kept an island distribution in this region. Therefore, the opportunities for gene flow among Balkan populations have remained reduced, preventing the overall genetic homogenization as described for the Carpathians.

Peripheral vs. core populations and genetic diversity

The genetic diversity (marker richness and marker polymorphism) of Pyrenean and to a lesser extent Balkan populations is lower than that of populations from the Alps or Carpathians. Furthermore, few specific markers were found in these regions. This is unexpected for the Balkans, one of the important European glacial refugia (Bennet *et al.* 1991; Taberlet *et al.* 1998; Hewitt 1999; Hewitt 2000). These southern Balkan mountains are all under Mediterranean climate influences (Bazilova & Tonkov 2000; Roussakova 2000; Stefanova & Ammann 2003). Field observations show that *C. curvula* does not form extensive swards in these areas, probably because of the dry summer. A similar trend has been documented for the southwestern Alps, where populations of *C. curvula* are very patchy (Choler & Michalet 2002). It is therefore proposed that these peripheral areas also constitute marginal habitats for the species. The peripheral range of a species is often characterized by ecologically-marginal environments (Brown *et al.* 1996; Johannesson & André 2006). Several authors have reported a trend towards genetic depauperation in peripheral and/or marginal populations as compared with the core populations (Durka 1999; Lammi *et al.* 1999; Lönn & Prentice 2002; Johannesson & André 2006). The combination of harsh environmental conditions and fragmented populations may also promote a higher genetic divergence among marginal populations (Gapare & Aitken 2005; Arnaud-Haond *et al.* 2006). On the other hand, Choler *et al.* (2004) reported evidence for genetic introgression between the two ecotypes of *Carex curvula* in marginal habitats of the Alps. The molecular signatures found here for southwestern Alps and Pyrenean populations, however, do not correspond to introgressed forms.

Conclusions

This study is the first to investigate the phylogeographic structure of a dominant alpine graminoid of the European Alpine System. Nuclear and cpDNA data support an old divergence between the populations of *Carex curvula* from the Alps-Pyrenees and Carpathians-Balkans. We propose two different post-glacial histories for the recolonization of high summits in the Alps and the Carpathians, two mountain ranges representing the core part of the current distribution of the species, by drawing inferences from the AFLP data. These two mechanisms include a large east-west recolonization wave in the Alps and a local vertical upward migration in the Carpathians. These two scenarios concur with the contrasted glacial histories of these two ranges. The peripheral regions (the Pyrenees and the Balkans), which are located in southern Europe, do not seem to correspond to major glacial refugia for this cold-tolerant species. Long-distance dispersal (for the Pyrenees) or long-term persistence on isolated mountains (for the Balkans) are the most likely explanations for the present reduced level of genetic diversity in these areas.

References

- Albach DC, Schönswetter P, Tribsch A (2006) Comparative phylogeography of the *Veronica alpina* complex in Europe and North America. *Molecular Ecology*, **15**, 3269–3286.
- Alsos IG, Engelskjøn T, Gielly L, Taberlet P, Brochmann C (2005) Impact of ice ages on circumpolar molecular diversity: insights from an ecological key species. *Molecular Ecology*, **14**, 2739–2753.
- Arnaud-Haond S, Teixeira S, Massa SI, *et al.* (2006) Genetic structure at range edge: low diversity and high inbreeding in Southeast Asian mangrove (*Avicennia marina*) populations. *Molecular Ecology*, **15**, 3515–3525.
- Bazilova ED, Tonkov SB (2000) Pollen from Lake Sedmo Rilsko reveals southeast European postglacial vegetation in the highest mountain area of the Balkans. *New Phytologist*, **148**, 315–325.
- Bennet KD, Tzedakis PC, Willis KJ (1991) Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography*, **18**, 103–115.
- Bonin A, Bellemain E, Eidesen PB, *et al.* (2004) How to track and assess genotyping errors in population genetics studies. *Molecular Ecology*, **13**, 3261–3273.
- Braun-Blanquet J (1923) *L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de France avec aperçu sur les migrations des flores dans l'Europe Sud-Occidentale*. Léon Lhomme, Beer et Cie, Paris, Zürich.
- Braun-Blanquet J, Jenny H (1926) Vegetations-entwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des *Caricion curvulae*). *Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft*, **63**, 183–349.
- Brown JH, Stevens GC, Kaufman DM (1996) The geographic range: size, shape, boundaries and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 597–623.

- Burban C, Petit RJ (2003) Phylogeography of maritime pine inferred with organelle markers having contrasted inheritance. *Molecular Ecology*, **12**, 1487–1495.
- Cain ML, Damman H, Muir A (1998) Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecological Monographs*, **68**, 325–347.
- Charlesworth JK (1957) *The Quaternary Era with Special Reference to its Glaciation*. Edward Arnold, London.
- Chater AO (1980) *Carex* L. In: *Flora Europaea* (eds. Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, *et al.*), pp. 290–323. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chessel D, Dufour AB, Thioulouse J (2004) The ade4 package - I: One-table methods. *R News* **4**, 5–10.
- Choler P, Erschbamer B, Tribsch A, Gielly L, Taberlet P (2004) Genetic introgression as a potential to widen species' niche: insights from alpine *Carex curvula*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **101**, 171–176.
- Choler P, Michalet R (2002) Niche differentiation and distribution of *Carex curvula* along a bioclimatic gradient in the southwestern Alps. *Journal of Vegetation Science*, **13**, 851–858.
- Coart E, Van Glabeke S, Petit RJ, Van Bockstaele E, Roldán-Ruiz I (2005) Range wide versus local patterns of genetic diversity in hornbeam (*Carpinus betulus* L.). *Conservation Genetics*, **6**, 259–273.
- Coldea G (1991) Prodrome des associations végétales des Carpates du Sud-Est (Carpates Roumaines). *Documents Phytosociologiques*, **13**, 317–539.
- Coldea G (1997) *Les associations végétales de Roumanie. Les associations herbacées naturelles*, p. 261. Presses Universitaires de Cluj, Cluj-Napoca.
- Comes HP, Kadereit JW (1998) The effect of quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science*, **3**, 432–438.
- Comes HP, Kadereit JW (2003) Spatial and temporal patterns in the evolution of the flora of the European Alpine System. *Taxon*, **52**, 451–462.
- Dahl E (1987) The nunatak theory reconsidered. *Ecological Bulletin*, **38**, 77–94.
- Demesure B, Comps B, Petit RJ (1996) Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution*, **50**, 2515–2520.
- Demesure B, Sodzi N, Petit RJ (1995) A set of universal primers for amplification of polymorphic non-coding regions of mitochondrial and chloroplast DNA in plants. *Molecular Ecology* **4**, 129–131.
- Després L, Loriot S, Gaudeul M (2002) Geographic pattern of genetic variation in the European globeflower *Trollius europaeus* L. (*Ranunculaceae*) inferred from amplified fragment length polymorphism markers. *Molecular Ecology*, **11**, 2337–2347.
- Durka W (1999) Genetic diversity in peripheral and subcentral populations of *Corrigiola litoralis* L. (*Illecebraceae*). *Heredity*, **83**, 476–484.
- Ehrich D, Gaudeul M, Assefa A, *et al.* (2007) Genetic consequences of Pleistocene range shifts: contrast between the Arctic, the Alps and the East African mountains. *Molecular Ecology*, **16**, 2542–2559.
- Eidesen BP, Alsos IG, Popp M, *et al.* (2007a) Nuclear vs. plastid data: complex Pleistocene history of a circumpolar key species. *Molecular Ecology*, **16**, 3902–3925.
- Eidesen BP, Carlsen T, Molau U, Brochmann C (2007b) Repeatedly out of Beringia: *Cassiope tetragona* embraces the Arctic. *Journal of Biogeography*, **34**, 1559–1574.
- Erschbamer B, Winkler J (1995) Shoot and leaf demography of *Carex curvula* ssp. *curvula* and *Carex curvula* ssp. *rosae* in the central Alps. *Journal of Vegetation Science*, **6**, 126–131.

- Feurdean A, Wohlfarth B, Björkman L, *et al.* (2007) The influence of refugial population on Lateglacial and early Holocene vegetational changes in Romania. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **145**, 305-320.
- Frenzel B, Pécsi M, Velichko AA (1992) *Atlas of Paleoclimates and Paleoenvironments of the Northern Hemisphere. Late Pleistocene-Holocene*. Gustav Fisher, Budapest.
- Gabrielsen TM, Bachmann K, Jakobsen KS, Brochmann C (1997) Glacial survival does not matter: RAPD phylogeography of nordic *Saxifraga oppositifolia*. *Molecular Ecology*, **6**, 831-842.
- Gapare WJ, Aitken SN (2005) Strong spatial genetic structure in peripheral but not core populations of Sitka spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.]. *Molecular Ecology*, **14**, 2659–2667.
- Gilomen H (1938) *Carex curvula* All. sp. nov. *rosae* (Kalk-Krummsegge). *Bericht über das Geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich*, 77-104.
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* **86**, 902-910.
- Hamrick JL, Godt MJW (1989) Allozyme diversity in plant species. In: *Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources* (eds. Brown AHD, Clegg MT, Kahler AL, Weir BS), pp. 43-64, Sinauer Associates Inc., Sunderland.
- Hewitt GM (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **58**, 247-276.
- Hewitt GM (1999) Post glacial recolonisation 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.
- Jaccard P (1901) Distribution de la flore alpine dans le bassin des Dranses et dans quelques régions voisines. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, **37**, 241-272.
- Johannesson K, André C (2006) Life on the margin: genetic isolation and diversity loss in a peripheral marine ecosystem, the Baltic Sea. *Molecular Ecology*, **15**, 2013–2029.
- Jonsson BO, Prentice HC (2000) Allozyme diversity and geographic variation in the widespread coastal sedge, *Carex arenaria*. *Diversity & Distributions*, **6**, 65-85.
- Koch MA, Kiefer C, Ehrich D, *et al.* (2006) Three times out of Asia Minor: the phylogeography of *Arabis alpina* L. (*Brassicaceae*). *Molecular Ecology*, **15**, 825–839.
- Kotlík P, Deffontaine V, Mascheretti S, *et al.* (2006) A northern glacial refugium for bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**, 14860–14864.
- Körner C (1998) A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, **115**, 445-459.
- Kremer A, Kleinschmit J, Cottrell J, *et al.* (2002) Is there a correlation between chloroplastic and nuclear divergence, or what are the roles of history and selection on genetic diversity in European oaks? *Forest Ecology and Management*, **156**, 75–87.
- Kropf M, Comes HP, Kadereit JW (2006) Long-distance dispersal vs vicariance: the origin and genetic diversity of alpine plants in the Spanish Sierra Nevada. *New Phytologist* **172**, 169–184.
- Lammi A, Siikamäki P, Mustajärvi K (1999) Genetic diversity, population size and fitness in central and peripheral populations of a rare plant *Lychnis viscaria*. *Conservation Biology*, **13**, 1069-1078.
- Lönn M, Prentice HC (2002) Gene diversity and demographic turnover in central and peripheral populations of the perennial herb *Gypsophila fastigiata*. *Oikos*, **99**, 489–498.
- Loveless MD, Hamrick JL (1984) Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 65-95.

- Lynch M, Milligan BG (1994) Analysis of population genetic structure with RAPD markers. *Molecular Ecology*, **3**, 91-99.
- Mráz P, Gaudeul M, Rioux D, *et al.* (2007) Genetic structure of *Hypochaeris uniflora* (Asteraceae) suggests vicariance in the Carpathians and rapid post-glacial colonization of the Alps from an eastern Alpine refugium. *Journal of Biogeography*, **34**, 2100–2114.
- Negre R (1969) Le *Gentiano-Caricetum curvulae* dans la région Louchonaise (Pyrénées centrales). *Vegetatio*, **18**, 167-201.
- Niculescu G (1969) Relieful glaciari din Munții Șureanu și Cindrel. *Studii și cercetări de geologie, geofizică, geografie. Geografie*, **16**, 17-28.
- O'Brien DL, Freshwater DW (1999) Genetic diversity within tall form *Spartina alterniflora* Loisel. along the Atlantic and Gulf coasts of the United States. *Wetlands*, **19**, 352-358.
- Ozenda P (1985) *La Végétation de la Chaîne Alpine dans l'Espace Montagnard Européen*, Masson, Paris.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* **20**, 289-290.
- Pauls SU, Lumbsch HT, Haase P (2006) Phylogeography of the montane caddisfly *Drusus discolor*: evidence for multiple refugia and periglacial survival. *Molecular Ecology* **15**, 2153–2169.
- Petit RJ, Brewer S, Bordacs S, *et al.* (2002) Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management*, **156**, 49-74.
- Pușcaș M (2005) Carpathian chorology of *Carex curvula* All., within European alpine system. *Contribuții Botanice*, **40**, 5-14.
- Pușcaș M, Gafta D, Cristea V (2005) L'analyse éco-coenotique des prairies édifiées par *Carex curvula* All. des Carpates roumaines. *Acta Botanica Gallica*, **152**, 497-506.
- Reisigl H, Keller R (1987) *Alpenpflanzen im Lebensraum (Alpine Rasen-, Schutt- und Felsvegetation)*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- R Development Core Team (2006) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Reuther A, Geiger C, Urdea P, Niller HP, Heine K (2004) Determining the glacial equilibrium line altitude (ELA) for the Northern Retezat Mountains, Southern Carpathians and resulting paleoclimatic implications for the last glacial cycle. *Analele Universității de Vest din Timișoara, Seria Geografie*, **14**, 11-34.
- Ronikier M, Cieslak E, Korbecka G (2008) High genetic differentiation in the alpine plant *Campanula alpina* Jacq. (*Campanulaceae*): evidence for glacial survival in several Carpathian regions and long-term isolation between the Carpathians and the Eastern Alps. *Molecular Ecology* doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03664.x.
- Roussakova V (2000) Végétation alpine et sous-alpine supérieure de la montagne de Rila (Bulgarie). *Braun-Blanquetia*, **25**, 1-132.
- Sârcu I (1978) *Munții Rodnei. Studiu Morfogeografic*, Editura Academiei, București.
- Schneider S, Roessli D, Excofier L (2000) *Arlequin: A software for population genetics data analysis*. Department of Anthropology and Ecology, University of Geneva, Geneva.
- Schönswetter P, Popp M, Brochmann C (2006a) Central Asian origin of and strong genetic differentiation among populations of the rare and disjunct *Carex atrofusca* (Cyperaceae) in the Alps. *Journal of Biogeography*, **33**, 948–956.
- Schönswetter P, Popp M, Brochmann C (2006b) Rare arctic-alpine plants of the European Alps have different immigration histories: the snow bed species *Minuartia biflora* and *Ranunculus pygmaeus*. *Molecular Ecology*, **15**, 709–720.

- Schönswetter P, Stehlik I, Holderegger R, Tribsch A (2005) Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology*, **14**, 3547-3555.
- Schönswetter P, Tribsch A, Barfuss M, Niklfeld H (2002) Several Pleistocene refugia detected in the high alpine plant *Phyteuma globulariifolium* Sternb. & Hoppe (*Campanulaceae*) in the European Alps. *Molecular Ecology*, **11**, 2637-2647.
- Schönswetter P, Tribsch A, Niklfeld H (2003) Phylogeography of the High Alpine Cushion Plant *Androsace alpina* (*Primulaceae*) in the European Alps. *Plant Biology*, **5**, 623-630.
- Schönswetter P, Tribsch A, Niklfeld H (2004a) Amplified Fragment Length Polymorphism (AFLP) reveals no genetic divergence of the Eastern Alpine endemic *Oxytropis campestris* subsp. *tirolensis* (*Fabaceae*) from widespread subsp. *campestris*. *Plant Systematics and Evolution*, **244**, 245–255.
- Schönswetter P, Tribsch A, Niklfeld H (2004b) Amplified fragment length polymorphism (AFLP) suggests old and recent immigration into the Alps by the arctic-alpine annual *Comastoma tenellum* (*Gentianaceae*). *Journal of Biogeography*, **31**, 1673-1681.
- Shaw J, Lickey EB, Beck JT, *et al.* (2005) The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *American Journal of Botany* **92**, 142-166.
- Skrede I, Eidesen PB, Portela RP, Brochmann C (2006) Refugia, differentiation and postglacial migration in arctic-alpine Eurasia, exemplified by the mountain avens (*Dryas octopetala* L.). *Molecular Ecology*, **15**, 1827–1840.
- Stefanova I, Ammann B (2003) Late glacial and Holocene vegetation belts in the Pirin Mountains (southwestern Bulgaria). *The Holocene*, **13**, 97–107.
- Stehlik I (2000) Nunataks and peripheral refugia for alpine plants during quaternary glaciation in the middle part of the Alps. *Botanica Helvetica*, **110**, 25-30.
- Stehlik I (2002) Glacial history of the alpine herb *Rumex nivalis* (*Polygonaceae*): a comparison of common phylogeographic methods with nested clade analysis. *American Journal of Botany*, **89**, 2007–2016.
- Steinger T, Körner C, Schmid B (1996) Long-term persistence in a changing climate: DNA analysis suggests very old ages of clones of alpine *Carex curvula*. *Oecologia*, **105**, 94-99.
- Stenström A, Jonsson BO, Jonsdottir IS, Fagerström T, Augner M (2001) Genetic variation and clonal diversity in four clonal sedges (*Carex*) along the Arctic coast of Eurasia. *Molecular Ecology*, **10**, 497-513.
- Stojanov N, Kitanov B (1926) Phylogeographical and floristic characteristics of the Pirin Mountains. *Annuaire de l'Université de Sofia*, **18**, 1-27.
- Taberlet P, Fumagalli L, Wust-Saucy A-G, Cosson J-F (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, **7**, 453-464.
- Tollefsrud MM, Bachmann K, Jakobsen KS, Brochmann C (1998) Glacial survival does not matter: RAPD phylogeography of nordic *Saxifraga cespitosa*. *Molecular Ecology*, **7**, 1217-1232.
- Tribsch A, Schönswetter P (2003) Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm palaeoenvironmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps. *Taxon*, **52**, 477–497.
- Tribsch A, Schönswetter P, Stuessy TF (2002) *Saponaria pumila* (*Caryophyllaceae*) and the ice age in the European Alps. *American Journal of Botany*, **89**, 2024–2033.
- Voges A (1995) *International Quaternary Map of Europe*. Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe (Unesco), Hannover, Germany.
- Vuia F (2005) *Studiul Reliefului Glaciar și Periglaciar din România*. Thesis raport, Babeș-Bolyai University, Cluj-Napoca.

- Wachner H (1929) Die Eiszeitgletscher des Bucegi in den Süd-Karpaten, (Rumänien). *Zeitschrift für Gletscherkunde*, **18**, 371-380.
- Whiteley AR, Spruell P, Allendorf FW (2004) Ecological and life history characteristics predict population genetic divergence of two salmonids in the same landscape. *Molecular Ecology*, **13**, 3675–3688.

Acknowledgements

We thank Gheorghe Coldea, Anna and Michał Ronikier, Peter Schönswetter, Rolland Douzet, Jozsef Frink, Patrik Mráz, Dimitar Dimitrov, Luc Garraud, Brigitta Erschbamer, Barbora Šingliarová and Dominik Roman Letz for help with field sampling. We are grateful to Patrik Mráz, Christian Miquel, and Aurelie Bonin for technical assistance and useful comments. We are also indebted to several anonymous referees for their comments on previous versions of the manuscript. The sampling in the Carpathians was supported by IntraBioDiv Project (GOCE-CT-2003-505376). Mihai Pușcaș was funded by the French Government (*bourse de thèse en co-tutelle*) and the Minister of Education and Research from Romania. This research was funded by the CNRS, the University of Grenoble, and the Rhone-Alpes region (program MIRA).

III. CORRÉLATIONS ENTRE LA DIVERSITÉ FLORISTIQUE (INTERSPÉCIFIQUE) ET LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE (INTRASPÉCIFIQUE)

III.1. Introduction. Hypothèses sur les covariations spatiales entre diversité génétique et floristique

L'idée selon laquelle la variation génétique dans les populations influence la diversité des espèces dans les communautés végétales a été énoncée par les écologues dès les années 70 (Antonovics 1976; Harper 1977; Aarssen & Turkington 1983). Pourtant, ces deux niveaux fondamentaux de la biodiversité (la diversité des espèces et la diversité génétique) sont traditionnellement restés des objets d'étude respectivement de l'écologie des communautés et, de la génétique des populations. L'existence de corrélations entre la diversité inter- et intraspécifique se base, d'un côté, sur le fait que les deux niveaux répondent d'une manière similaire à un ensemble commun de processus et, de l'autre côté, sur le fait que la diversité génétique et des espèces peuvent être liés de manière causale et s'influencer réciproquement (hypothèses reformulées récemment par Vellend et Geber 2005), (Fig. 20).

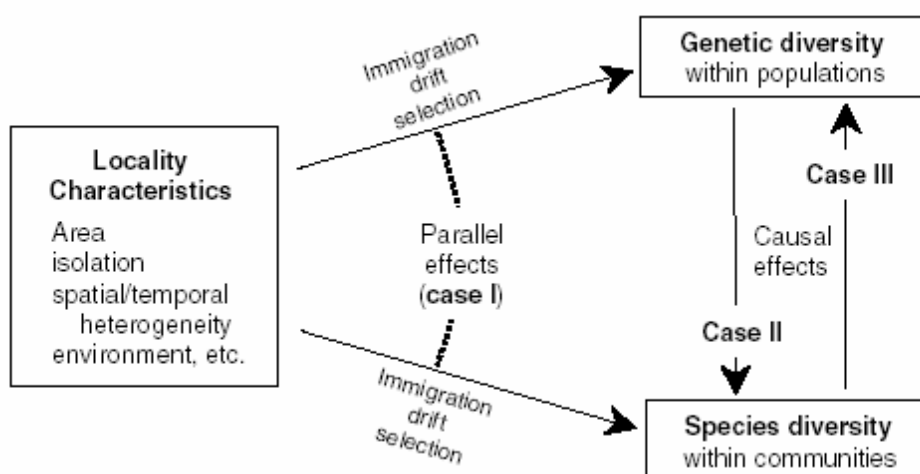


Fig. 20 Les connections possibles entre la diversité des espèces et la diversité génétique (d'après Vellend et Geber 2005).

Le parallèle entre les deux types de diversité commence avec la possibilité de les mesurer d'une manière semblable. L'espèce et l'allèle (ou le génotype) sont les deux unités qui sont quantifiées pour exprimer la diversité des espèces et la diversité génétique. Les indices les plus souvent usités sont liés au nombre et à l'abondance de chaque composant de la diversité (Fig. 21). Pour la diversité des espèces, la richesse (le nombre total) et l'équitabilité ou *evenness* qui mesure la probabilité que deux individus choisis par hasard dans une population appartienne ou non à deux espèces différentes (Smith & Wilson 1996), sont couramment employées. Par analogie, la richesse des allèles et l'hétérozygotie attendue dans une population (la probabilité que deux allèles choisies par hasard sont distinctes, Nei 1978) sont utilisées pour évaluer la diversité génétique.

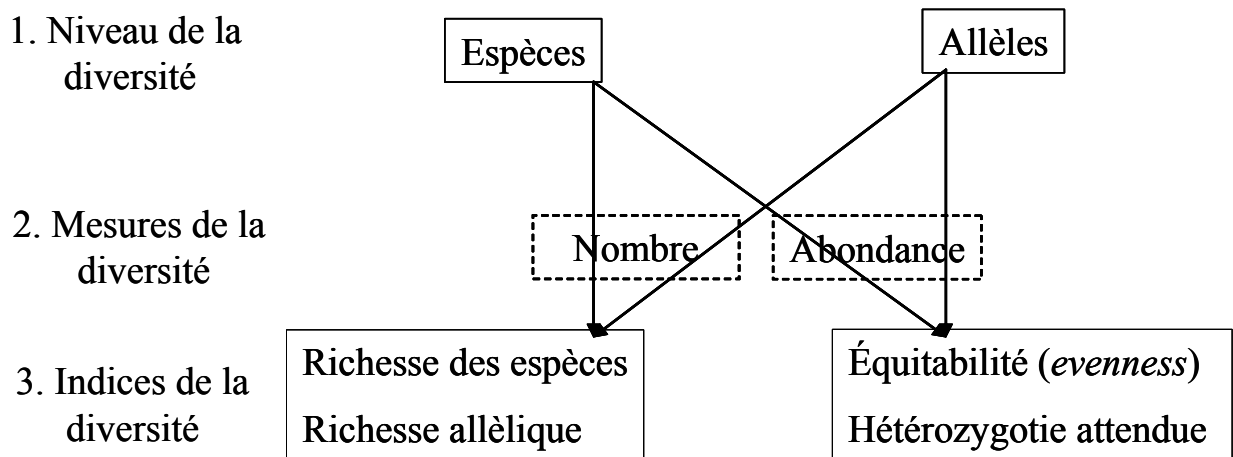


Fig. 21 Parallèle entre les niveaux et les indices de la diversité.

L'hypothèse d'une corrélation positive entre la diversité spécifique et la diversité génétique repose sur l'idée d'une action parallèle de processus comme la dérive (*drift*), l'immigration et la sélection (Fig. 20) sur les deux niveaux de la diversité (Huston 1994; Vellend 2003). Cette hypothèse a comme point de départ deux théories capitales de la diversité: la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur & Wilson 1967) et le modèle insulaire de génétique des populations (Wright 1940). Brièvement, les deux théories se recoupent dans le sens que: (1) la perte des espèces et des génotypes par la dérive reste plus probable dans des aires restreintes, qui abritent des populations et des communautés plus réduites ; (2) l'immigration augmente la diversité des populations et des communautés, par l'apport exogène de gènes et d'espèces. Son effet est corrélé positivement avec la connectivité des localités; (3) la sélection agit aux deux niveaux en favorisant certains génotypes ou

espèces en détriment des autres. Elle est influencée par l'hétérogénéité de l'habitat, qui détermine une sélection variable sur les espèces et génotypes, avec des conséquences positives sur la diversité inter- et intraspécifique dans le même temps (Vellend 2005).

Les récents travaux de Whitham et de ses collaborateurs sur la génétique des communautés (Whitham *et al.* 2003; Whitham *et al.* 2006) ont souligné le rôle majeur de la variation génétique intraspécifique sur la structuration des communautés et le fonctionnement des écosystèmes. En conformité avec les théories de *mass ratio* (Grime 1998) et de *keystone species* (Power *et al.* 1996), les plus importantes conséquences sur les communautés sont déterminées par les espèces dominantes ou/et les espèces « clé ». Dans ce contexte, l'effet de la diversité génétique sur la diversité des espèces pourrait être expliqué par divers scénarios (Vellend & Geber 2005). (1) l'existence d'une large variété des génotypes dans une population peut favoriser des espèces différentes dans les relations de compétition qui s'établissent dans la communauté ; dans ce cas une relation positive est prédite, en concordance avec l'hypothèse de Whittaker (1975) sur le fait que « *la diversité engendre la diversité* ». (2) la diversité génétique élevée pour certaines espèces pourrait déterminer une efficacité supérieure dans l'utilisation des ressources du milieu, ainsi qu'une augmentation de la productivité. Par conséquent, il sera plus difficile à d'autres espèces de s'établir dans la communauté existante. Dans ce cas, l'effet de la diversité génétique sur celle des espèces sera négatif.

De la même manière, des hypothèses contradictoires ont été proposées concernant la connexion entre la diversité des espèces au niveau local et la diversité génétique d'une espèce cible. (1) On peut prédire un effet positif, fondé sur le fait que la variabilité d'un environnement compétitif est amplifiée par le nombre élevé des espèces qui coexistent. Ceci pourrait devenir un facteur favorable pour le maintien de plusieurs génotypes d'une certaine espèce dans le système (Harper 1977; Vavrek 1998). (2) De l'autre côté, la pression compétitive élevée, dans un milieu où de nombreuses espèces coexistent, favorise seulement certains génotypes d'une espèce, et au contraire dans une communauté où la compétition interspécifique est faible, un ensemble plus large de génotypes peuvent s'établir. Cette idée est reliée à l'hypothèse de van Valen (1965) sur la variation de la niche écologique d'une espèce, qui prévoit que la niche réalisée est plus large dans des communautés riches en espèces que dans celles pauvres en espèces, et ceci indique une diversité intraspécifique élevée ou, par contre, faible (Vellend & Geber 2005). Ainsi, une corrélation négative est aussi envisageable pour les deux niveaux de la diversité.

Malgré l'intérêt évident d'étudier conjointement la diversité des espèces et la diversité génétique dans le cadre d'un même système (Antonovics 1976; Harper 1977; Antonovics 2003), très peu des données empiriques sont disponibles pour confirmer ou infirmer les théories proposées. Les études de Vellend focalisées sur des plantes et des animaux d'îles océaniques (Vellend 2003) ou sur des systèmes continentaux fragmentés (forêts avec distribution de type insulaire, Vellend 2004) ont montré une tendance à une corrélation plus ou moins forte, mais toujours positive, entre la diversité intraspécifique chez une espèce et la diversité du système dans lequel elle se trouve. En tout cas, cette tendance a été plus accentuée dans les îles que dans les systèmes continentaux (voir aussi Odat *et al.* 2004). La modélisation conjointe des deux types de diversité a révélé des résultats congruents avec ceux présentés avant (Vellend 2005) ; de plus, il est montré que la corrélation devrait être plus forte quand la diversité intraspécifique est mesurée pour les espèces abondantes que lorsqu'elle est mesurée sur les espèces plus rares. En fait, les seuls cas où une corrélation négative pourrait apparaître ont été trouvés pour des espèces rares.

Dans toutes ces études, les corrélations trouvées sont expliquées comme étant dérivées premièrement de l'effet parallèle des caractéristiques de la localité (surface, connectivité, hétérogénéité) sur les deux niveaux de la diversité, *via* la dérive, l'immigration et la sélection (case I, Fig. 20). L'effet de la diversité génétique sur la diversité des espèces et vice-versa (case II et III, Fig. 20) reste plus difficile à tester empiriquement. Dans la seule étude trouvée, Booth et Grime (2003) montrent que dans des communautés artificielles (où la diversité des espèces et des génotypes sont également manipulées), la diversité des espèces covarie positivement avec la diversité intraspécifique. Dans le même temps, la composition des communautés a été significativement plus stable dans les assemblages diversifiés au niveau génétique. La modélisation de l'interaction entre la diversité intra- et interspécifique suggère une réponse analogue, dans le sens que la diversité génétique devrait favoriser la coexistence de plusieurs espèces (Vellend 2006).

Si le patron le plus souvent observé ou modélisé a été la corrélation positive allèles-espèces, une question surgit : est-ce que la diversité des espèces dans une certaine aire est un bon indicateur pour la diversité génétique des espèces trouvées dans le même espace ? L'utilisation de la richesse des espèces comme substitut pour la diversité génétique renforcerait les actions de conservation de la biodiversité, car généralement la quantification de la diversité intraspécifique s'avère très coûteuse au niveau du temps et des ressources. Une précaution s'impose cependant. Tous les modèles discutés auparavant prennent en compte seulement les facteurs écologiques qui interviennent dans la distribution spatiale de la

diversité biologique. De leur côté, les facteurs historiques ont joué un rôle essentiel dans la répartition de la diversité à l'échelle régionale (voir la partie II). Par exemple, les glaciations quaternaires ont influencé fortement la diversité génétique observée de nos jours dans les diverses populations d'une espèce (Hewitt 2000; Taberlet & Cheddadi 2002), et la relation positive entre l'aire de distribution et la diversité génétique peut être substantiellement altérée de ce fait. Des larges régions recolonisées récemment après la dernière déglaciation abritent seulement des populations très pauvres au niveau génétique (Schönswetter *et al.* 2003; Ehrich *et al.* 2007) et par contre, des petites populations localisées dans des refuges glaciaires gardent une richesse génétique remarquable, et constituent de véritables réservoirs de diversité génétique pour les espèces (Hampe & Petit 2005).

III.2. La dynamique des espèces et des gènes dans le SAE

Notre contribution a été de réaliser une étude quantitative des relations entre la diversité locale des espèces dans les pelouses alpine à *Carex curvula* et la diversité génétique de l'espèce dominante. L'étude a été réalisée sur l'ensemble de l'aire de répartition actuelle de *C. curvula*. Le système choisi représente un bon modèle candidat pour tester l'éventuelle covariance entre les deux niveaux de diversité parce que les résultats antérieurs ont montré une variabilité significative entre la diversité interspécifique des communautés au sein du SAE (cf article 2), ainsi qu'une différence importante entre la diversité génétique des populations dans les différents massifs (cf article 3). De plus, *C. curvula* est une espèce dominante et dans ce cas les corrélations entre les deux types de diversité devraient être plus marqués (Vellend 2005).

Au plan méthodologique, nous avons analysé la corrélation entre plusieurs types d'indices de diversité génétique quantifiés à partir des marqueurs AFLP (richesse des bandes AFLP, diversité des bandes AFLP dans une population), et d'indices de diversité floristique pour les communautés (richesse des espèces et *evenness*). Les résultats montrent qu'aucune corrélation positive n'existe entre les deux niveaux de la diversité. Une corrélation négative significative a été trouvée quand la diversité des bandes AFLP/individu a été rapportée à la richesse floristique des communautés. En particulier, l'étude oppose deux situations complètement antagonistes : le cas des Pyrénées et le cas des Carpates. Dans les Pyrénées se trouvent les populations des *C. curvula* les plus pauvres au niveau génétique, mais qui sont intégrés dans des communautés alpines riches en espèces. De l'autre côté, les pelouses à *C.*

curvula des Carpates ont une richesse floristique très faible, mais l'espèce dominante manifeste une diversité génétique élevée.

Les résultats obtenus sont donc en contradiction avec ceux rapportées dans des études antérieures qui prévoyaient que « *the negative SGDCs* [species-genetic diversity correlations] *are both rare in nature and theoretically unlikely* » (Vellend 2005, pg. 231). Ils ne peuvent pas être attribués aux déterminants locaux qui influencent la distribution spatiale de la diversité dans les systèmes alpins (conditions écologiques locales et interactions inter- et intraspécifiques), mais plutôt aux facteurs régionaux et historiques qui règlent la diversité biologique à plus large échelle.

(1) La diversité floristique des communautés alpines est directement liée au pool régional des espèces, qui reflète la disponibilité de l'habitat dans les massifs montagnard analysés. Ceci est en concordance avec la relation espèces-aire décrite dans la biogéographie insulaire (MacArthur & Wilson 1967). Les surfaces de l'habitat alpin estimées pour les Carpates et les Balkans, ainsi que leurs pools régionaux des espèces, sont beaucoup plus petits que dans les Alpes et les Pyrénées (voir article 4)

(2) La diversité génétique actuelle porte encore l'empreinte des dernières glaciations quaternaires. La localisation des refuges glaciaires et les routes postglaciaires de recolonisations des habitats alpins sont les facteurs qui ont modelé au premier chef la distribution de la variabilité génétique chez *C. curvula*. Un grand refuge carpatique vs. une colonisation récente des Pyrénées expliquent les situations opposées dans ces deux massifs.

Le fait que les régions les plus riches en espèces ne correspondent pas aux régions où le polymorphisme intraspécifique est le plus élevé souligne l'existence de plusieurs types de *hotspots* de diversité pour le même système, en fonction de la métrique utilisée pour la quantification (Possingham & Wilson 2005). Ce découplage entre les divers aspects de la biodiversité a été aussi démontré chez les oiseaux (Orme *et al.* 2005) et d'autres vertébrés (Lamoreux *et al.* 2005), où les régions au niveau globale les plus riches en espèces ne correspondent pas avec l'aires de concentration de l'endémisme. Ces résultats montrent clairement l'implication des plusieurs mécanismes dans la distribution et le maintien de la biodiversité. Le manque de congruence entre la superposition spatiale des différents types de diversité a des conséquences directes sur les actions de conservation de la biodiversité. L'utilisation exclusive du critère « richesse des espèces » s'avère insuffisant pour couvrir tous les aspects qui reflètent la « richesse de la vie ».

La dynamique différente des allèles et des espèces comme réponse aux glaciations quaternaires est la plus probable explication du fait que la diversité génétique et la diversité

des espèces dans les pelouses alpines du SAE ne sont pas corrélées. Ceci indique que à côté des caractéristiques actuelles des systèmes biologiques, les facteurs historiques devraient être pris en compte dans la même mesure dans les politiques de conservation de la biodiversité (Possingham & Wilson 2005).

ARTICLE 4

No positive correlation between species and genetic diversity in European alpine grasslands dominated by *Carex curvula*

Diversity and Distributions, sous presse

Mihai PUȘCAȘ^{1,3}, Pierre TABERLET¹ and Philippe CHOLER^{1,2*}

¹ Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR CNRS-UJF 5553, Université J. Fourier, Grenoble I, BP53, 38041 Grenoble, France

² Station Alpine J. Fourier, UMS CNRS-UJF 2925, Université J. Fourier, Grenoble I, BP53, 38041 Grenoble, France

³ A. Borza Botanical Garden, Babeș-Bolyai University, 400015 Cluj-Napoca, Romania

* Address for correspondence: Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR CNRS-UJF 5553, Université de Grenoble, BP53, 38041 Grenoble, France. E-mail: philippe.choler@ujf-grenoble.fr

Running head: Correlation between species and genetic diversity

ABSTRACT

The distributional range of alpine plants experienced dramatic changes during the Quaternary ice ages. These changes offer many opportunities for studying the impact of habitat contraction and fragmentation on both species and genetic diversity. Here, we examined the AFLP-based genetic diversity in the sedge *Carex curvula* All. in relation to the species diversity of siliceous European alpine grasslands in which the sedge is dominant. We found no relationship or even a negative relationship between genetic and species diversity indices. Local species richness was associated with the regional pool size of siliceous alpine species, which was itself dependent on the extant area of suitable habitats for these species. Genetic diversity of *C. curvula* was primarily shaped by the presumed location of glacial refugia and the routes of post-glacial colonization. We conclude that the two levels of diversity are not positively correlated because genotypes and species do not respond similarly to the spatial dynamics of suitable habitats induced by Quaternary temperature changes.

KEY WORDS

Alpine grasslands – *Carex curvula* - Island biogeography – Phylogeography - Post-glacial history

INTRODUCTION

The relationship between two fundamental levels of diversity – genetic diversity and species diversity – has recently gained renewed interest (Antonovics 2003). This topic originated in long-standing efforts to relate ecological and evolutionary drivers of diversity patterns in nature. It has been hypothesized that species diversity and genetic diversity might be positively correlated, either because both levels of diversity respond similarly to the same driving factors or because of direct causal relationships between the two at a local scale (Vellend and Geber 2005). This view tends to be supported by both modelling approaches (Vellend 2006) and a few empirical studies (reviewed in Vellend and Geber 2005). However, the results show that the patterns of co-variation are much more stronger for island systems with patchy distribution of habitats (Vellend 2003) than for mainland systems (Odat, Jetschke et al. 2004). Overall, it has been noted that the available data are still too sparse to confirm or deny the underpinning theoretical arguments for such a positive relationship (Vellend and Geber 2005).

On an ecological time scale, drift and migration are two processes proposed as the dominant drivers of diversity patterns (Kimura 1983; Hubbell 2001). It has been recently hypothesized that these neutral processes more readily lead to correlated patterns of diversity at different levels than non-neutral processes (Whitham, Young et al. 2003; Vellend and Geber 2005). Noteworthy, the relative importance of drift and migration is affected by landscape-scale distribution of suitable habitats, as emphasized in metapopulation models (Hastings and Harrison 1994). The balance between gene flow and drift at the genetic level, or the balance between immigration and extinction at the community level, are finely tuned by the spatial arrangement of suitable patches. The process of habitat contraction and habitat fragmentation is generally considered to be a cause of extinction of genes, populations or species (Fahrig 2003). Patch size reduction triggers a reduction in population size, thus increasing the risk of local extinction (MacArthur and Wilson 1967; Tilman, May et al. 1994). The breaking apart of favourable habitat reduces the relative importance of migration and may favour species endemism or high genetic drift. Rare and long-distance founding events have important consequences on population genetic divergence and on differences among species assemblages in a highly fragmented landscape (Avice 1998; Comes and Kadereit 1998). Spatial co-variation between the two levels of biodiversity may thus result from these parallel influences of the landscape dynamic on genes and species (Vellend and Geber 2005). Species assemblages for which the distributional range experienced periods of contraction and

expansion should provide a relevant biological model to test this hypothesis. We know of only one case study addressing this question in a context of land-use induced habitat fragmentation (Odat, Jetschke et al. 2004).

The evolutionary consequences of long-term climatic oscillations have been highlighted (Dynesius and Jansson 2000). Because temperature is the key driver of species distribution in mountains, Quaternary climatic variations have often triggered dramatic changes in the ranges of alpine species (Theurillat and Guisan 2001). The sites where alpine plant communities currently occur were covered with ice during glacial periods. The impact of these repeated events on species diversity remains largely unknown. Biogeographers have postulated that cold periods might have favoured endemism as a consequence of habitat fragmentation or alternatively increased exchanges between the regional pool of different species (Ozenda 1985). Population geneticists have examined the consequences of these cold periods for lowland plants, especially trees (Petit, Brewer et al. 2002; Coart, Van Glabeke et al. 2005; Magri, Vendramin et al. 2006) and more occasionally for alpine species (Holderegger, Stehlik et al. 2002; Tribsch, Schönswetter et al. 2002; Schönswetter and Tribsch 2005). The locations of refugia and post-glacial migration routes have been shown to strongly shape the contemporary population genetic structure of these species. Attempts have been made to compare the postglacial history of alpine species with overlapping niches using genetic markers (Tribsch and Schönswetter 2003). To our knowledge, no study has undertaken a comparative approach of both species and genetic diversity for a well-defined floristic assemblage.

Here, we consider the siliceous alpine grasslands dominated by the sedge *Carex curvula*. These grasslands have long been recognized as the dominant vegetation of the alpine belt on acidic bedrocks in the European Alpine System - a biogeographical entity comprising the main temperate mountain ranges in Europe (Ozenda 1985). The floristic assemblage of *C. curvula* grasslands exhibits striking similarities throughout these mountain ranges (Theurillat 1996). Most of the above- and below-ground phytomass of these grasslands consists of *C. curvula* (Klug-Pümpel 1982; Grabherr 1989). As an dominant species, *C. curvula* has major implications on the structure and functioning of the ecosystem (Grime 1998; Whitham, Young et al. 2003). In this study, we present a combined analysis of two datasets: (1) a floristic survey of species richness in *C. curvula*-dominated siliceous grasslands, and (2) a phylogeographical study of *C. curvula* based on Amplified Fragment Length Polymorphism

(AFLP) genetic markers. Our primary aim was to test whether local species diversity and genetic diversity of the dominant species were positively correlated or not. Secondly, we attempted to identify the main historical drivers of the observed diversity patterns by focusing on the spatial dynamics of potential areas for siliceous alpine species driven by Quaternary temperature changes.

METHODS

Floristic surveys.

The siliceous alpine grasslands dominated by *C. curvula* All. subsp. *curvula* are found predominantly in the Alps, Pyrenees, South Eastern Carpathians, and the Balkans, mainly between c. 2200 and 2700 meters altitude. In this study, we focused on 29 sites distributed throughout the European distributional range of these alpine grasslands (Fig.1). The Alps are subdivided into three different regions, i.e. South-Western, Central and Eastern Alps on the basis of vegetation and floristic differences (Ozenda 1985). In each of these 29 sites, a floristic survey was conducted by visually estimating the identity and relative abundance of vascular plant species within a contiguous, homogeneous area ranging from 25 to 50 m². Species cover was classified according to the following 6-level scale: 1: < 5%; 2: 5 - 10%; 3: 10 - 25%; 4: 25 - 50%; 5: 50 - 75%; and 6: > 75%.

Genetic analyses.

We analyzed genetic variations in *C. curvula* populations using AFLP genetic markers. AFLP markers are randomly distributed over the entire genome. The AFLP technique has been widely used to assess genetic diversity and genetic relationships between populations, as it usually exhibits sufficient nucleotide variability at this taxonomic level (Despres, Gielly et al. 2003). During the summers of 2001-2004, populations of *C. curvula* were sampled at the same 29 sites as described above (Fig. 1). Young, green leaves of five randomly chosen plants, separated by at least ten meters, were collected in each population. Vegetative tissues were stored in tubes with silica gel until DNA was extracted. Total DNA was extracted from roughly 10 mg of dried leaf tissue using the DNeasy 96 Plant Kit (Qiagen) according to the manufacturer's protocol. Six random individuals from the total sample set were extracted twice as blind samples (Bonin, Bellemain et al. 2004). Double digestion of genomic DNA was performed for two hours at 37 °C in a 20 µl mix using 2 units of MseI and 5 units of EcoRI (New England Biolabs). Following this, adapters were ligated to DNA in a 40 µl volume for 2 hours at 37°C using 1 U of T4 DNA Ligase (New England Biolabs).

Diluted (10 X), digested, and ligated DNA was subjected to a preselective amplification using EcoRI primer E.A (5'-GACTGCGTACCAATTCA-3') and MseI primer M.C (5'-GATGAGTCCTGAGTAAC-3') in a 25 μ l volume containing 1.5mM MgCl₂, 200 μ M of each dNTP, 1.25 μ M of each primer, and 0.5 U of AmpliTaq DNA polymerase (Applied Biosystems). Diluted (20 X) preselective products underwent selective PCR with the following primer combinations: E.ATC-M.CAC, E.ATC-M.CAT, and E.ATC-M.CTG. Selective amplifications were run in a 25 μ l volume containing 2.5mM MgCl₂, 200 μ M of each dNTP, 1.25 μ M of each primer, and 1 U of AmpliTaq Gold[®] DNA polymerase (Applied Biosystems). Following this step, excess labeled primers were removed by spin-column purification. Finally, 1.5 μ l of diluted (10 X) purification was added to a 10 μ l mixture (10:0.1) of HiDi formamide and GeneScan-500 ROX (Applied Biosystems). AFLP reactions were electrophoresed for 41 min on an ABI PRISM[®]3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems) using 36 cm capillaries and POP-4TM polymer. The raw data were size-called using GeneScan Analysis software, version 3.7 (Applied Biosystems). The size-calibrated GeneScan files were imported into GENOGRAPHER (version 1.6.0, James J. Benham, Montana State University, 2001; <http://hordeum.oscs.montana.edu/genographer>) for allele scoring. The thumbnail option was used to evaluate a certain marker for all individuals at the same time. AFLP bands within a 50-500 bp range were scored, resulting in a presence/absence matrix with 145 individuals, i.e. five individuals from 29 populations, and 115 polymorphic bands.

Diversity measurements at the plot scale

Diversity measurements at the plot scale are summarized in Table 1. Species richness is defined as the number of species observed in a plot. In order to calculate an evenness index at the plot scale, we first transformed plant cover classes to the mean percentage cover (class means), hereafter x_i . Let S be the number of species in the plot and $p_i = x_i / \sum_{i=1, S} x_i$, the relative abundance of the i^{th} species. We calculated evenness as $E = D^{-1} / S$, where D is the Simpson's index of species 'dominance' ($D = \sum p_i^2$). This index fulfils several important requirements for evenness calculations, specifically: (1) it is unaffected by an increase in species richness; (2) it decreases with the addition of a low-abundant species; and (3) it decreases with changes in the abundance of minor species (Smith and Wilson 1996).

Because AFLPs are dominant markers, no attempt was made to derive allelic frequencies from the data. We first calculated the total number of AFLP bands present in a population, hereafter referred to as AFLP band richness or D_γ . For each population, we then

partitioned the AFLP band richness into a within- and a between-individual component using an additive model (Lande 1996; Crist and Veech 2006). Within-individual AFLP band diversity (D_{α}) was calculated as the mean number of AFLP bands per individual. Between-individual AFLP band diversity (D_{β}) was calculated as the mean number of AFLP bands that were absent in an individual AFLP phenotype.

We estimated the line that best describes the bivariate scatter between species and genetic diversity indices using a model II regression, since our purpose was not to predict one variable from the other (Warton, Wright et al. 2006). The standardized major axis (SMA) technique was chosen to determine this best fit line. Tests were conducted with or without the Pyrenean populations, due to the particular characteristics of this mountain range (see below). The analyses were performed using the ‘smatr’ R package (Warton and Ormerod 2007).

Table 1. Summary of the hierarchical sampling design and the diversity indices computed at the plot scale and at the regional scale.

Spatial scale	Plot (25-50 m²)	Region (100-1000 km²)
<hr/>		
<i>Genetic data</i>	<i>A population sample of 5 genotyped Carex curvula individuals</i>	<i>p Carex curvula populations</i>
AFLP band richness	Total number of AFLP bands	Asymptote of the AFLP band accumulation curve and estimated regional AFLP band pool
AFLP band diversity	Between and among individuals partitioning of the AFLP band diversity	Initial slope of the AFLP band accumulation curve
<hr/>		
<i>Floristic data</i>	<i>A species list with abundance class</i>	<i>n species lists with abundance class</i>
Species richness	Total number of species present	Asymptote of the species accumulation curve and estimated regional species pool
Species diversity	Evenness index ($E_{1/D}$)	Initial slope of the species accumulation curve
<hr/>		

Species and AFLP band regional pools

In an attempt to explain the floristic diversity patterns observed at the local scale, we estimated the species pool for each of the six regions investigated. The siliceous alpine grasslands dominated by *C. curvula* All. subsp. *curvula* were among the first plant assemblages described by European phytogeographers (the so-called *Caricetum curvulae* in the phytosociological studies (Braun-Blanquet and Jenny 1926). An extensive gray literature is available on the floristic composition of these grasslands (Theurillat 1996). Here, we used 60 different regional studies to generate a floristic data set covering the entire distributional range of the species (see Appendix S1 in Supplementary Material for a full list of the original sources used). The number of plots in each investigated region is given in Fig. 1. Importantly, there were at least three different sources of data for each sampling region to limit possible investigator biases. The main aim of each of these monographs was generally to describe all the types of alpine plant communities in a given area. Alpine grasslands dominated by *C. curvula* are easily recognizable and are systematically included in these works when locally present. We selected all the plots for which the species abundance of *C. curvula* was above 25%. The final matrix comprised 757 plots and 203 species, with about 100 plots at least for each region. 10% of the floristic surveys were conducted by the authors.

Because each region is represented by a different number of vegetation relevés, we used species accumulation curves for standardization on the basis of the sampling effort. Sample-based rarefaction's curves - also known as smoothed species accumulation curves - can be viewed as the probability of adding a previously unsampled species when comparing two sub-samples of size n and $n+1$ (Olszewski 2004). Means of accumulated species numbers were obtained from repeated re-sampling of all the pooled samples of a given region (Gotelli and Colwell 2001). The asymptote of the accumulation curve was extrapolated using a bootstrapping algorithm implemented in the 'vegan' R package (Oksanen, Kindt et al. 2007). It is an estimate of the regional species pool, i.e. the regional set of species that are able to coexist in *C. curvula*-dominated plant communities. The slope of the steepest part of the accumulation curve - the initial slope - is a measure of the between-plot diversity in a given region (Olszewski 2004).

To estimate the regional pool of AFLP bands, we also used accumulation curves with individual genotypes in place of vegetation relevés. In this case, we did not rely on supplementary data, and the accumulation curves were obtained from the AFLP genotypes of the 29 studied sites.

Spatial analysis of potential habitat

We combined the topographic data derived from the European digital elevation model at a 90 m scale (Jarvis, Reuter et al. 2006), and the European Soil Database (ESDB) (European Commission 2004) at a 1 km scale to map the potential habitat of *C. curvula* in the six investigated regions. We based our modelling approach on the simple assumption that the occurrence of *C. curvula* is almost certain if the conditions of the alpine belt on siliceous bedrocks are met. Therefore, the spatial overlay between the digital elevation model and the distribution map of siliceous bedrocks was taken as a proxy for potential habitat of the species.

We simulated the spatial distribution of potential habitats using a moving elevation “window” that was 800 m wide, which corresponded to the elevational amplitude of the alpine belt. This elevation window was centred at different mean elevations in order to mimic the upshift and/or downshift of the alpine belt in relation to cooling and warming periods (see Appendix S2 in Supplementary Material for examples of simulated ranges for the Carpathians). Eight different simulations were performed by increasing the mean elevation of the alpine belt by steps of 200 m, from 1400 m to 2800 m, corresponding to an alpine belt range of 1000-1800 m and 2400-3200 m, respectively. For each simulation, we analyzed the spatial configuration of patches of suitable habitats in each region. Several regional-scale indices were calculated to compare the habitat loss/gain and the habitat fragmentation among the different scenarios. Among them, three were retained as they were presumably the most important for their impact on diversity indices: (1) the total surface of suitable patches; (2) the number of patches; and (3) the percentage of the total surface covered by the top 5% of largest patches, which is a measure of the inequality of the patch size distribution in a given region.

All spatial analyses were made using ArcView 3.2 software (ESRI, Redlands, California). The other calculations and all graphs were generated in the open-source R-CRAN software (R Development Core Team 2006).

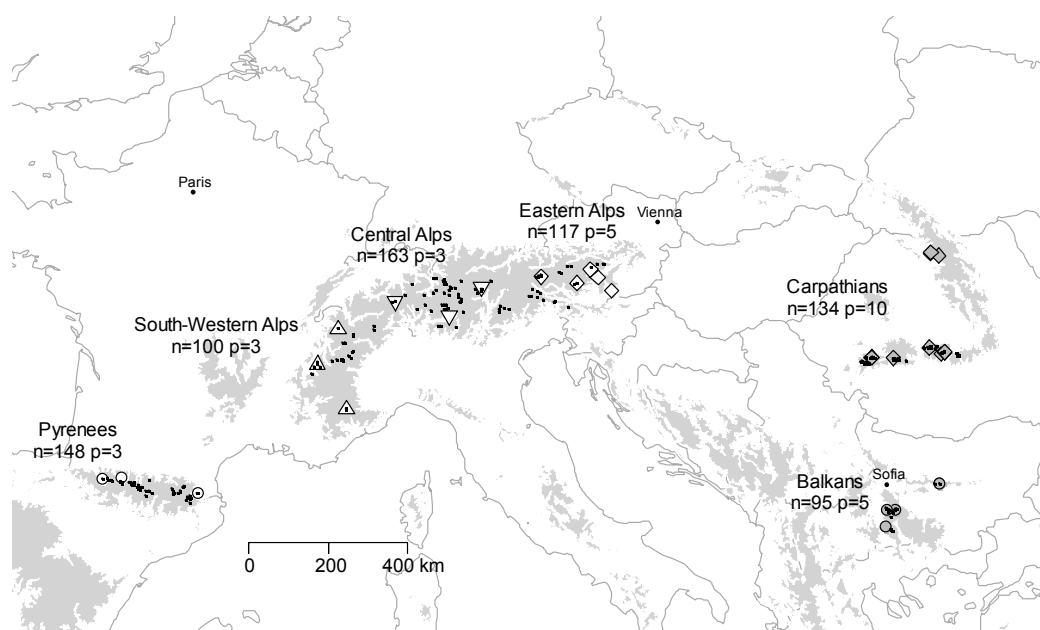


Figure 1. Map of the sampling sites in the six investigated European mountain regions. Within each region, large symbols correspond to the p sites where species and genetic analyses have been analyzed, whereas small black dots represent the n-p additional plots where floristic surveys have been conducted in *C. curvula* alpine grasslands. The relief above 800 m is shown in gray.

RESULTS

Local species richness ranged from 6 to 31 species (Fig. 2a). Species richness in Eastern European mountains was significantly lower compared to the Western European mountains (Fig. 3a). Conversely, species evenness, which ranged from 0.07 to 0.43, did not exhibit any regional differences (Fig. 2 and 3b).

The AFLP band richness was between 55 and 75, except for the Pyrenean populations where it was much lower (Fig. 2a and 3c). Overall, within individual AFLP band diversity accounted for nearly two-thirds of the observed AFLP band richness. This proportion was significantly higher for the Carpathian Mountains (Fig. 2c and 3d).

We did not find any evidence that species and genetic diversity indices were positively correlated (Fig. 2). The only significant correlation found was between the species richness and the within-individual AFLP band diversity (Fig. 2d). However, the correlation estimate was negative ($r=-0.52$, $P=0.004$). Similar results were obtained after exclusion of the data from Pyrenees (Fig. 2).

AFLP band accumulation curves confirmed the particular situation of the Pyrenees. The initial slope of the curve indicated a low divergence between the sampled individuals (Fig. 4a). Marked differences in AFLP band richness were observed between regions, with Carpathian Mountains exhibiting the highest accumulated number of AFLP bands. On the other hand, there were no differences in the initial slope of the curves except for the Pyrenees. The species accumulation curves provided a totally different picture. Eastern European mountains were characterized by a lower floristic dissimilarity between plots compared with Western mountains (Fig. 4b). Moreover, the estimated species pool in the Eastern European mountains was nearly two times lower than in the Alps (Fig. 4b). The floristic richness of the Pyrenees was intermediate between the Alps and the Eastern European mountains. The estimated regional species pools were in good agreement with the calculated area of potential habitat (Fig. 4c).

The range dynamics of the siliceous alpine belt for each region is depicted in Figure 5. For the Carpathians and the Balkan mountains, a tremendous increase in the total surface occupied by suitable patches was observed when the mean elevation of the alpine belt shifted from 2400 m to 1400 m. Based on these simulations, cold periods characterized by a downshift of alpine elevation belt should result in a much larger expanse of suitable areas for *C. curvula* in Eastern European ranges (Fig. 5a). In the Alps, a similar trend, although of lower magnitude, was only noticeable for the Eastern region. This variation in the total surface of suitable habitats was accompanied by changes in the spatial arrangement of patches

(Fig. 5b). In the Eastern regions, a few large patches accounted for 80% of the total surface during the cold periods, whereas this surface sharply declined in the warmer periods (Fig. 5b). Interestingly, a reverse trend was obtained for the South-Western Alps, in which an over-dominance of large patches was observed during warmer periods (Fig. 5b).

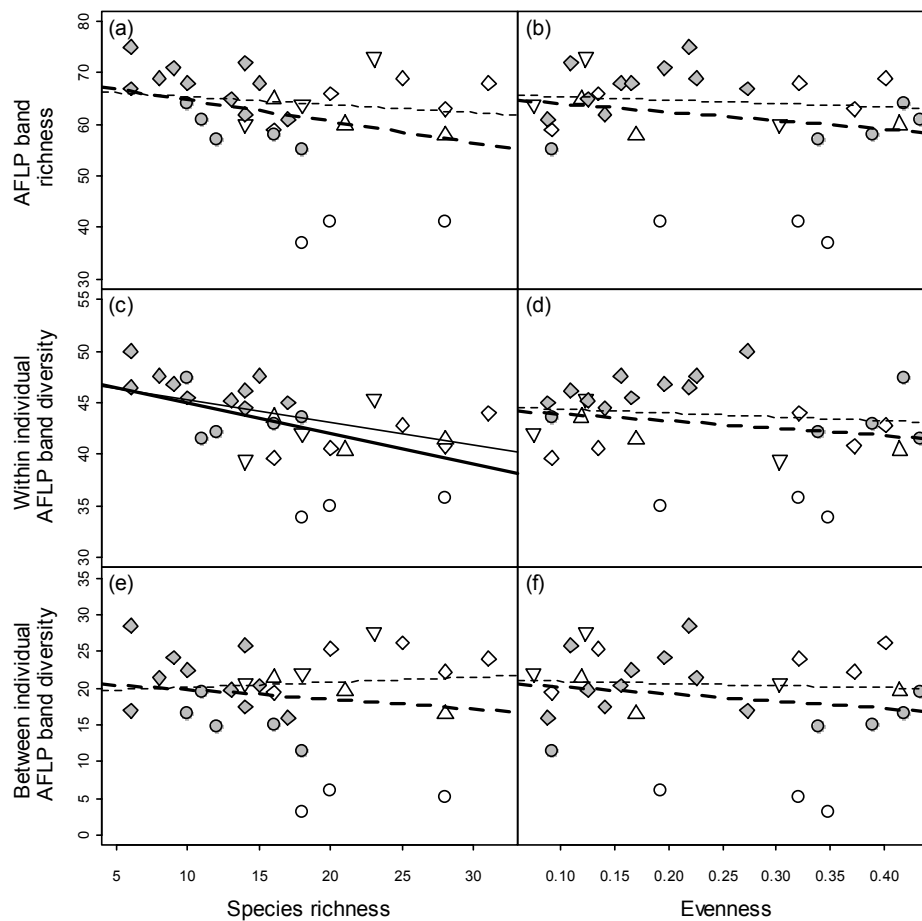


Figure 2. Bivariate plots between species diversity and genetic diversity. Species diversity indices include species richness (a,c,e) and species evenness (b,d,f), whereas the total AFLP band richness at the population level (a,b) is partitioned additively using separate richness indices calculated within (c,d) and between-individuals (e,f). Linear fits are shown for data sets including (gray lines) or excluding (black lines) the Pyrenees. Solid lines indicate a significant Pearson's product moment correlation at $P < 0.05$, and the symbol for each region is as shown in Figure 1.

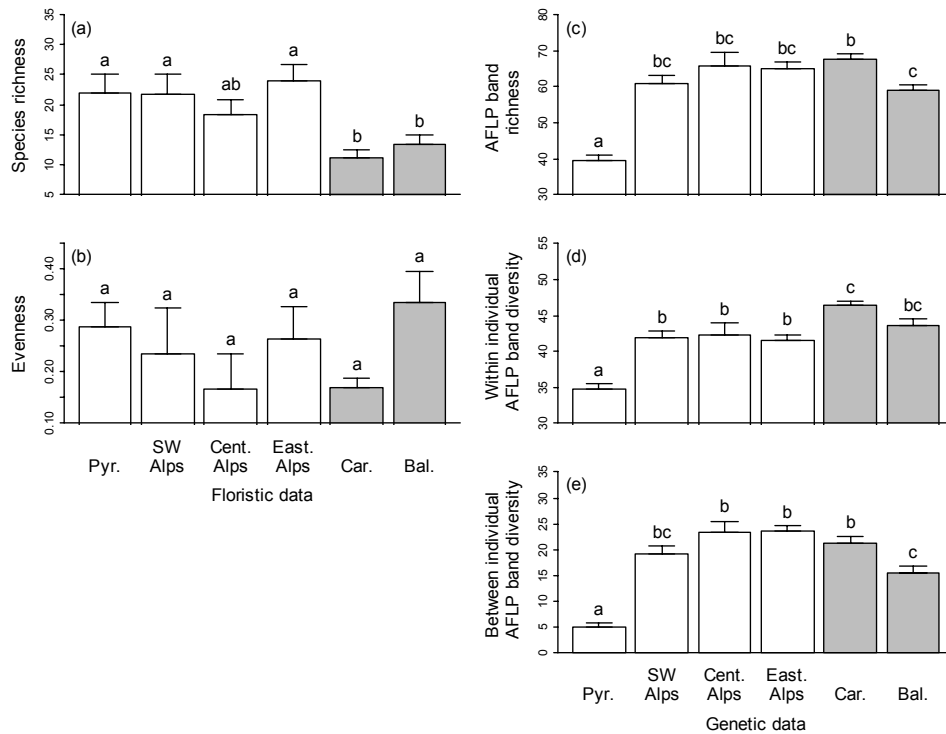


Figure 3. Regional means (+ SE) of species (a,b) and genetic (c,d,e) diversity indices used in figure 2. Different lower case letters above bars indicate significant differences at the 5 % level between regions after Tukey's post-hoc tests.

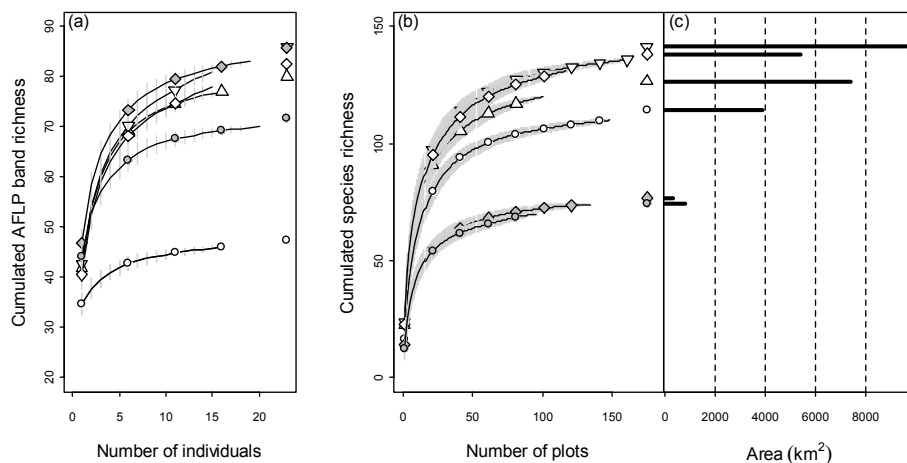


Figure 4. (a) AFLP band and (b) species accumulation curves for each region. Curves were obtained using 200 resamplings of AFLP individual profiles and species lists at the plot scale. Mean and standard deviation are shown for each region. (c) Estimate of the total surface covered by the suitable habitat for alpine siliceous grasslands in the different regions as resulting from a spatial modelling analysis. The symbol for each region is as in Figure 1.

DISCUSSION

Our results provided evidence against a positive correlation between species and genetic diversity in the European alpine grasslands dominated by *C. curvula*. The highest genetic diversity was found in the species poor Carpathian grasslands, whereas the very low genetic diversity observed in the Pyrenees did not coincide with reduced species diversity.

A larger area of suitable habitats for siliceous alpine grasslands is found in the Alps, providing a straightforward explanation for the higher species pool and the increased plot-scale species richness observed in this region. By comparison, the Eastern European mountains (Carpathians and Balkans) exhibited ten times less potential habitat than did the Alps. This could explain the lower diversity of current species assemblages in these mountains.

Using a modelling approach, we showed that the siliceous alpine grasslands of the Carpathian Mountains may have benefited from large and contiguous habitats during cooler periods, and that warmer periods in these areas triggered a much more severe habitat contraction compared to the Western European ranges. As discussed below, we hypothesize that these differing spatial dynamics over the Quaternary provide clues to explain the contrasting history of genotypes and species in these alpine grasslands.

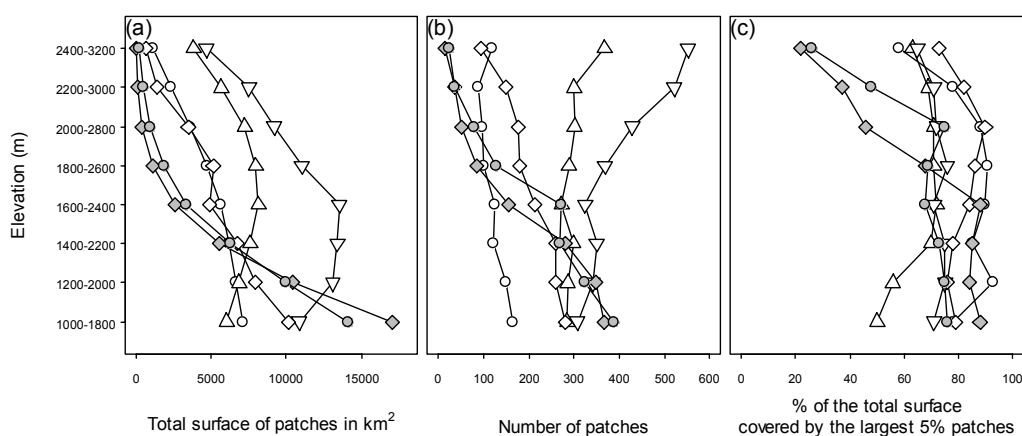


Figure 5. Regional-scale metrics of the suitable habitats for alpine siliceous grasslands. Indices were calculated for eight 800-meters altitudinal windows corresponding to eight different mean altitudes of the alpine belt. (a) The total surface covered by the suitable patches, (b) the number of patches, and (c) the percentage of the total surface covered by the largest 5% patches are given for each region. The symbol for each region is as shown in Figure 1.

Local determinants of diversity patterns

There have been contradictory hypotheses regarding the direct and local (i.e. at the community level) connection between genetic diversity of a focal species and the number of coexisting species. Variability in the competitive environment increases with species richness and this may favour the maintenance of several genotypes of a given species in a multispecies assemblage (Vavrek 1998). Alternatively, a highly competitive pressure due to a large number of coexisting species may restrict the alpha niche of a focal species and be a source of stabilizing selection (Vellend and Geber 2005). Here, we have reported large variations in both species and genetic diversity in the European grasslands dominated by *C. curvula*. Nevertheless, we found no relationship between the two levels of diversity. This suggests that these local effects, though plausible, are not the main drivers of observed diversity patterns.

At the local scale, species richness may be determined by niche-based processes such as plant-plant interactions or availability of different microhabitats (Chave, Muller-Landau et al. 2002; Lortie, Brooker et al. 2004). For example, the relative cover of the dominant *C. curvula* may have contributed to reduce plot-scale species richness because of competitive effects. However, we did not find a significant effect of the abundance of *C. curvula* on species richness and evenness in the 29 investigated sites (data not shown). Similar results were obtained when analyzing the larger floristic data set. Because we only considered a particular plant community with defined habitat requirements, the possible effect of environmental heterogeneity on the observed species diversity pattern is likely of limited importance. Of course, there are large climatic variations among the different mountain ranges investigated, and this clearly affects the regional abundance of the *C. curvula* dominated grasslands (Choler and Michalet 2002). One might expect that the drier alpine grasslands in the South European mountains under Mediterranean influence (Pyrenees and Balkans) exhibit higher microheterogeneity which may favour increased species richness. But such a trend is not observed in the *C. curvula* grasslands (Fig. 3a).

Carex curvula grasslands are dominated by long-lived perennials, and *C. curvula* individuals may be surprising long-lived (Steinger, Körner et al. 1996). The grasslands re-colonized high-elevation sites after the last ice retreat (around 15,000 years ago in the Alps, Frenzel *et al.* 1992). Though a significant influence of selection is certainly possible at this time scale, we assumed that speciation has not created large diversity differences since the Holocene.

Hence, it is apparent that none of these niche-based, local effects seem to primarily determine species and genetic diversity patterns in these alpine grasslands. We hypothesize

that explanations based on neutral processes operating at larger spatial and temporal scales are much more plausible.

Regional determinants of diversity patterns

The siliceous alpine belt of temperate European mountains can be viewed as a terrestrial system of habitat patches. Species-area relationships described in island biogeography are relevant for interpreting the distribution patterns of diversity within these alpine grasslands (MacArthur and Wilson 1967). Here, we found that differences in regional species pools matched the differences in the extant area covered by these grasslands (Fig. 3). The local species richness is strongly related with the regional species pool (Zobel 1997), and this provides a straightforward explanation for the low species richness observed in the Carpathian and Balkan sites.

Glacial periods could lead to an expansion of suitable habitats for cold-adapted species but, surprisingly, few authors have examined the consequences of such an expansion for genetic and species diversity (Comes and Kadereit 1998). In the Eastern European mountain ranges, our distribution model of potential habitat indicates that the current small patches of suitable habitats isolated from each other are the result of a marked contraction and fragmentation of a larger and more continuous habitat characterizing colder periods. These temporal changes in landscape structure are known to affect population and metapopulation persistence (Hanski and Ovaskainen 2003). It is likely that an increased rate of species extinction in the Carpathians occurred during the current or previous interglacial periods, but the paleobotanical evidence is still scarce (Obidowicz 1996). Further work would be necessary to model species' extinction rates in alpine grasslands following post-glacial habitat contraction and fragmentation (Gurd 2006).

On average, *C. curvula* individuals from the Carpathians exhibited the highest number of AFLP bands in any of the mountain ranges studied. This feature is even more pronounced when considering the within-individual AFLP diversity. For tree species, maximum allelic or AFLP band richness have been described as a possible feature of refugial areas (Comps, Gömöry et al. 2001; Coart, Van Glabeke et al. 2005; Magri, Vendramin et al. 2006). The increase of favourable habitat in the Carpathians during cold periods (see above) likely corresponds to such a glacial refugium for *C. curvula* and other siliceous alpine species (Feurdean, Wohlfarth et al. 2007). We hypothesized that the spatial configuration of the landscape at this time favoured gene flow among *C. curvula* populations and might have resulted in a large common genetic pool. After the ice retreat, each population may have

started an upward colonization with a similar level of diversity. As these upward shifts were not representing long-distance migration events, the loss of within-population diversity may have been limited.

A contrasting scenario probably occurred in the Pyrenees. Here, the very low genetic diversity suggests the occurrence of a strong genetic bottleneck resulting from long-distance founder events. Additional data indicated that Pyrenean populations are nested within a South-Western Alps clade and share some region-specific AFLP bands with populations from the French Alps (Puşcaş & al., *unpublished*). A high level of endemism is described for the high-elevation flora of the Pyrenees, and this mountain range has often been considered to be an important glacial refugium because of its southern location within the European Alpine System (Küpfer 1974). Our genetic data provides evidence that this was not the case for *C. curvula*, explaining the large discrepancy between genetic and species diversity found here.

CONCLUSION

The relationship between species diversity and genetic diversity in the European siliceous alpine grasslands dominated by *C. curvula* is primarily determined by large-scale temporal and spatial drivers. The lack of positive, or even negative, correlations between both levels of diversity is explainable by a contrasting history of genes of the dominant and the coexisting species in response to the spatial range dynamics induced by the alternate of glacial and inter glacial periods. AFLP band richness remained preserved in the regions located near the main glacial refugia (Carpathians – Eastern Alps), as proposed for deciduous trees (Widmer and Lexer 2001). However, sanctuaries for AFLP band richness do not appear to be sanctuaries for species richness. In the areas that experienced a striking habitat loss and fragmentation, subordinate species seem more prone to extinction than genes of the dominant.

Metapopulation persistence of genes and species in a fragmented landscape is highly dependent on the life-history traits of species. Further investigations should question how life-history traits may affect the response of alpine species to large-scale spatial and temporal range dynamics. Additionally, assessing the population genetics of a set of closely associated species, and not only the dominant, would certainly improve our understanding of the parallel effects of landscape dynamics on species and gene pools.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to acknowledge L. Gielly, M. Gaudeul, D. Rioux, P. Salomez and S. Aubert who assisted in the field and in the laboratory. We are grateful to Corina Başnou, Michał Ronikier, Jozef Sibik, Gheorghe Coldea, Harald Pauli, Peter Schönswetter, Tenio Meshinev, Tone Wraber for their valuable help to access the “gray” literature. Logistical support was provided by the Alpine field station of the University of Grenoble. This work was supported by the University of Grenoble and by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS). M. Puşcaş received a Ph.D. grant from a research and education program between France and Romania. We are indebted to S. Lavergne, W. Thuiller, W. Sea for fruitful discussions on this work.

LITERATURE CITED

- Antonovics, J. (2003). Toward community genomics? *Ecology* **84**, 598-601.
- Avise, J. C. (1998). The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Molecular Ecology* **7**, 371-379.
- Braun-Blanquet, J. & H. Jenny (1926). Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des Caricion curvulae). *Denkschr. Schweiz. Naturf. Gesell* **63**, 183-349.
- Chave, J., H. C. Muller-Landau, et al. (2002). Comparing classical community models: Theoretical consequences for patterns of diversity. *American Naturalist* **159**, 1-23.
- Choler, P. & R. Michalet (2002). Niche differentiation and distribution of *Carex curvula* along a bioclimatic gradient in the southwestern Alps. *Journal of Vegetation Science* **13**, 851-858.
- Coart, E., S. Van Glabeke, et al. (2005). Range wide versus local patterns of genetic diversity in hornbeam (*Carpinus betulus* L.). *Conservation Genetics* **6**, 259-273.
- Comes, H. P. & J. W. Kadereit (1998). The effect of quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science* **3**, 432-438.
- Comps, B., D. Gömöry, et al. (2001). Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European beech. *Genetics* **157**, 389-397.
- Crist, T. O. & J. A. Veech (2006). Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying alpha-, beta- and gamma-diversity with sample size and habitat area. *Ecology Letters* **9**, 923-932.
- Despres, L., L. Gielly, et al. (2003). Using AFLP to resolve phylogenetic relationships in a morphologically diversified plant species complex when nuclear and chloroplast sequences fail to reveal variability. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **27**, 185-196.
- Dynesius, M. & R. Jansson (2000). Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **97**, 9115-9120.
- European Commission (2004). European Soil Database (v 2.0) European Soil Bureau Network and the European Commission, EUR 19945 EN).
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**, 487-515.
- Feurdean, A., B. Wohlfarth, et al. (2007). The influence of refugial population on Lateglacial and early Holocene vegetational changes in Romania. *Review of Palaeobotany and Palynology* **145**, 305-320.
- Gotelli, N. J. & R. K. Colwell (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**, 379-391.
- Grabherr, G. (1989). On community structure in high alpine grasslands. *Vegetatio* **83**, 241-250.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* **86**, 902-910.
- Gurd, D. B. (2006). Variation in species losses from islands: Artifacts, extirpation rates, or pre-fragmentation diversity? *Ecological Applications* **16**, 176-185.
- Hanski, K. & O. Ovaskainen (2003). Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology* **64**, 119-127.
- Hastings, A. & S. Harrison (1994). Metapopulation dynamics and genetics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **25**, 167-188.

- Holderegger, R., I. Stehlik, et al. (2002). Molecular analysis of the Pleistocene history of *Saxifraga oppositifolia* in the Alps. *Molecular Ecology* **11**, 1409-1418.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*, Princeton, NJ, Princeton University Press.
- Jarvis, A., H. I. Reuter, et al. (2006). Hole-filled seamless SRTM data V3, International Centre for Tropical Agriculture (CIAT), available from <http://srtm.csi.cgiar.org>.
- Kimura, M. (1983). *The neutral theory of molecular evolution*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Klug-Pümpel, B. (1982). Effects on microrelief on species distribution and phytomass variations in *Caricetum curvulae* stand. *Vegetatio* **48**, 117-124.
- Küpfer, P. (1974). Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* **23**, 11-322.
- Lande, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* **76**, 5-13.
- Lortie, C. J., R. W. Brooker, et al. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos* **107**, 433-438.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson (1967). *The theory of island biogeography*, Princeton, Princeton University.
- Magri, D., G. G. Vendramin, et al. (2006). A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* **171**, 199-221.
- Obidowicz, A. (1996). A late glacial-Holocene history of the formation of vegetation belts in the Tatra Mts. *Acta paleogeographica* **36**, 159-206.
- Odat, N., G. Jetschke, et al. (2004). Genetic diversity of *Ranunculus acris* L. (Ranunculaceae) populations in relation to species diversity and habitat type in grassland communities. *Molecular Ecology* **13**, 1251-1257.
- Oksanen, J., R. Kindt, et al. (2007). vegan: Community Ecology Package. R package version 1.8-8. <http://cran.r-project.org/> <http://r-forge.r-project.org/projects/vegan/>.
- Olszewski, T. D. (2004). A unified mathematical framework for the measurement of richness and evenness within and among multiple communities. *Oikos* **104**, 377-387.
- Ozenda, P. (1985). *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*, Paris, Masson.
- Petit, R. J., S. Brewer, et al. (2002). Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management* **156**, 49-74.
- R Development Core Team (2006). R: A Language and Environment for Statistical Computing). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Schönswetter, P. & A. Tribsch (2005). Vicariance and dispersal in the alpine perennial *Bupleurum stellatum* L. (*Apiaceae*). *Taxon* **54**, 725-732.
- Smith, B. & B. Wilson (1996). A consumer's guide to evenness index. *Oikos* **76**, 70-82.
- Steinger, T., C. Körner, et al. (1996). Long-term persistence in a changing climate: DNA analysis suggests very old ages of clones of alpine *Carex curvula*. *Oecologia* **105**, 307-324.
- Theurillat, J.-P. (1996). Les pelouses à *Carex curvula* subsp. *curvula* (*Caricion curvulae*) dans les Alpes. *Dissertationes Botanicae* **258**, 267-294.
- Theurillat, J. P. & A. Guisan (2001). Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: A review. *Climatic Change* **50**, 77-109.
- Tilman, D., R. M. May, et al. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* **371**, 65-66.

- Tribsch, A. & P. Schönswetter (2003). Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm palaeoenvironmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps. *Taxon* **52**, 477-497.
- Tribsch, A., P. Schönswetter, et al. (2002). *Saponaria pumila* (Caryophyllaceae) and the ice age in the European Alps. *American Journal of Botany* **89**, 2024-2033.
- Vavrek, M. C. (1998). Within-population genetic diversity of *Taraxacum officinale* (Asteraceae): differential genotype response and effect on interspecific competition. *American Journal of Botany* **85**, 947-954.
- Vellend, M. (2003). Island biogeography of genes and species. *American Naturalist* **162**, 358-365.
- Vellend, M. (2006). The consequences of genetic diversity in competitive communities. *Ecology* **87**, 304-311.
- Vellend, M. & M. A. Geber (2005). Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters* **8**, 767-781.
- Warton, D. & J. Ormerod (2007). smatr: (Standardised) Major Axis Estimation and Testing Routines. R package version 2.1. <http://web.maths.unsw.edu.au/~dwarton>.
- Warton, D. I., I. J. Wright, et al. (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* **81**, 259-291.
- Whitham, T. G., W. P. Young, et al. (2003). Community and ecosystem genetics: A consequence of the extended phenotype. *Ecology* **84**, 559-573.
- Widmer, A. & C. Lexer (2001). Glacial refugia: sanctuaries for allelic richness, but not for gene diversity. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 267-269.
- Zobel, M. (1997). The relative role of species pools in determining plant species richness. An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* **12**, 266-269.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

The following supplementary material is available for this article:

Appendix S1. A list of the monographs used for the synthesis on the floristic diversity of *C. curvula* dominated grasslands.

Appendix S2. Two examples of maps representing the potential range of the siliceous alpine belt in the Carpathians.

Supplementary Material. S1

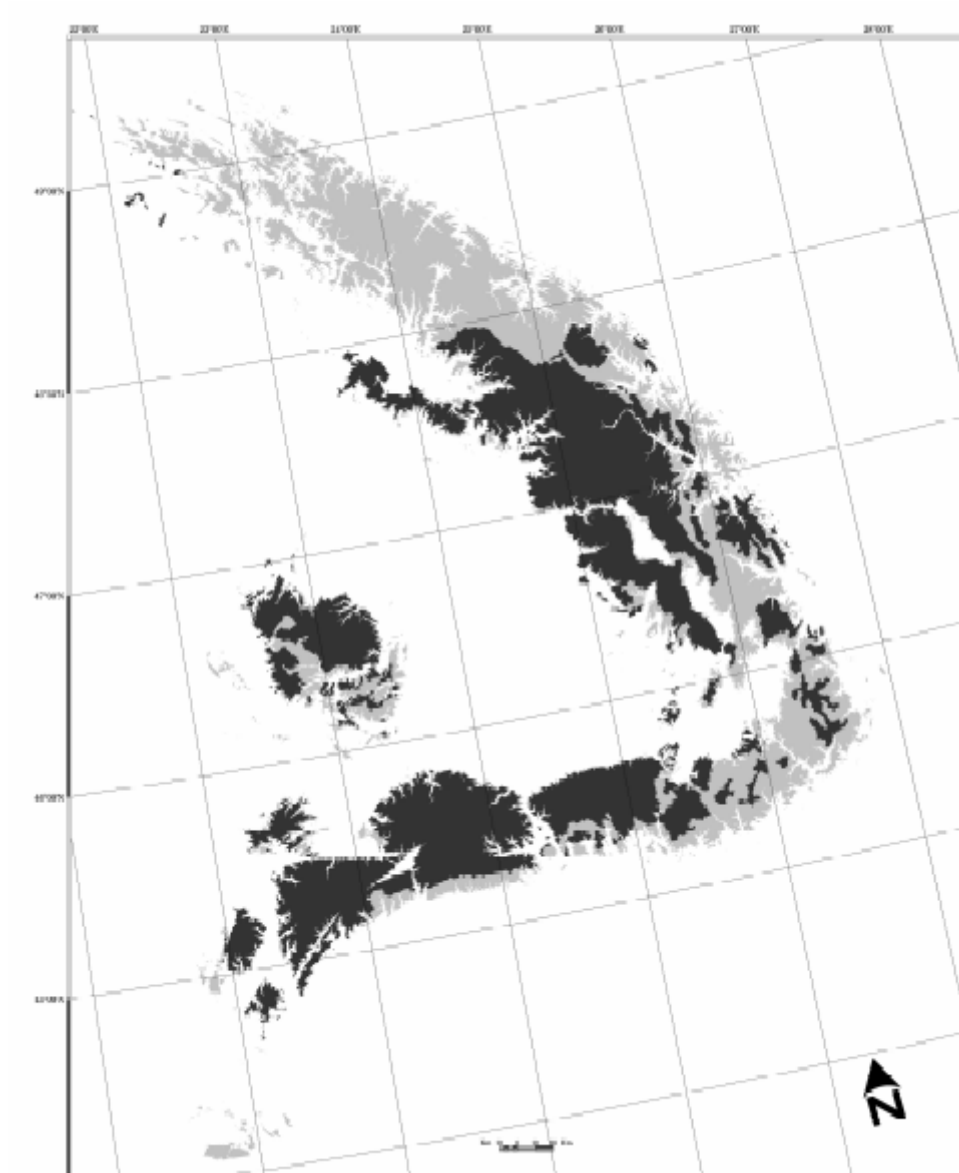
- Alexiu V. (1998) *Vegetația Masivului Iezer-Păpușa, Studiu Fitocenologic*. Editura Cultura, Pitești.
- Ascaso J. (1992) Estudio Fitocenológico y Valoración de los Pastos de Puerto del Valle de Benasque (Pirineo Oscense). In: Universidad de Zaragoza, Zaragoza
- Ballesteros E. & Canalís V. (1991) La vegetació culminal dels Massissos de Besiberri i de Mulleres (Pirineus centrals catalans). *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural, Secció Botànica*, 59, 95-106
- Baudière A. (2000) La Haute Vallée de Carença (Pyrénées-Orientales). *Le Monde des Plantes*, 469, 12-20
- Baudière A. & Bonnet A.L.-M. (1965) Etude phytogéographique de la Haute-Vallée de Carença (Pyrénées-Orientales). Deuxième inventaire floristique. *Vie et Milieu*, 16, 599 - 630
- Baudière A., Gauquelin T. & Serve L. (1985) La régression des pelouses culminales et les facteurs de la géomorphologie sur les hautes surfaces planes oriento-pyrénéennes. *Colloques Phytosociologiques*, 13, 149-171
- Baudière A. & Serve L. (1975) Les groupements à *Carex curvula* subsp. *curvula* All. des Pyrénées Orientales et leur interprétation phytogéographique. *Colloques Phytosociologiques*, 1-8
- Baudière A. & Serve L. (1975) Les landes rases à *Loiseleuria procumbens* en Pyrénées Orientales et leur intérêt phytogéographique. *Colloques Phytosociologiques*, 337-347
- Borza A. (1934) Studii fitosociologice în Munții Retezatului. *Buletinul Grădinii Botanice și al Muzeului Botanic Cluj*, 14, 1-84
- Boșcaiu M., Boșcaiu N. & Ehrendorfer F. (1998) The *Cerastium alpinum* group (*Caryophyllaceae*) in the South Eastern Carpatians. *Contribuții Botanice*, 5-39
- Boșcaiu N. (1971) *Flora și Vegetația Munților Țarcu, Godeanu și Cernei*. Editura Academiei Republicii Socialiste România, București.
- Braun-Blanquet G. & Braun-Blanquet J. (1931) Recherches phytogéographiques sur le massif du Gross Glockner (Hohe Tauern). *Communication S.I.G.M.A.*, 13, 1-65
- Braun-Blanquet J. (1948) La végétation alpine et nivale des Pyrénées Orientales. *Communication S.I.G.M.A.*, 98, 1-306
- Braun-Blanquet J. (1969) *Die Pflanzengesellschaften der Rätischen Alpen im Rahmen ihrer Gesamtverbreitung*. Bischofberger, Chur.
- Braun-Blanquet J. & Jenny H. (1926) Vegetations-Entwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des *Caricion curvulae*). *Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft*, 63, 183-349
- Buia A. (1943) Contribuțiuni la studiul fitosociologic al pășunilor din Munții Carpați. *Buletinul Facultății Agricole Cluj-Timișoara*, 10, 143-168
- Buia A., Păun M. & Pavel C. (1962) Studiul geobotanic al pajiștilor. In: *Pajiștile din Masivul Parâng și Îmbunătățirea lor*, pp. 143-274. Editura Agro-Silvică, București
- Buia A., Păun M. & Safta I. (1959) Contribuții geobotanice asupra pășunilor și fânețelor din Oltenia. *Lucrările Științifice ale Institutului Agronomic Craiova*, 93-183
- Caccianiga M., Armiraglio S. & Andreis C. (2000) Le formazioni con *Carex curvula* e i microarbusti a *Loiseleuria procumbens* del versante meridionale delle Alpi Orobic. *Fitosociologia*, 37, 21-38
- Carreras J., Carrillo E., Masalles R., Ninot J.M. & Vigo J. (1993) El poblament vegetal de les valls de Barravés i de Castanesa. I - Flora i vegetació. *Acta Botanica Barcinonensia*, 42, 1-392
- Carrillo E. & Ninot J.M. (1992) *Flora y vegetatio de les valls d'Espot i de Boi*. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.

- Coldea G. (1990) *Munții Rodnei, Studiu Geobotanic*. Editura Academiei Române, București.
- Coldea G. & Pînzaru G. (1986) La végétation de la Reserve Bila-Lala des Monts Rodnei. *Contribuții Botanice*, 153-169
- Csűrös I. (1957) Adatok a Fogarasi havasok központi része alpin vegetaciojanak ismeretéhez. *A Kolozsvári V. Babeş es Bolyai Egyetemek Közlélemlényei, Természettudományi sorozat*, 303-329
- Csűrös Ș., Kovacs A. & Moldovan I. (1964) Cercetări de vegetație în rezervația științifică a Parcului National Retezat. *Contribuții Botanice*, 167-188
- Eggler J. (1954) Vegetationsaufnahmen alpiner Rasengesellschaften in Oberkärnten und Osttirol. *Carinthia II*, 64, 99-105
- Flütsch P. (1930) Über die Pflanzengesellschaften der alpinen Stufe des Berninagebietes. *Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubündens*, 68, 37-88
- Ghișa E. (1940) Contribuții la studiul fitosociologic al Munților Făgărașului. *Buletinul Grădinii Botanice Cluj*, 20, 127-141
- Hartl H. (1963) Die Vegetation des Eisenhutes im Kärntner Nockgebiet. *Carinthia II*, 293-336
- Hartmann H. (1972) Die azidophilen Pflanzengesellschaften in der alpinen Stufe des westlichen Rätikons und der Schesaplanagruppe. *Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubündens*, 94, 1-81
- Horvat I., Pawlowski B. & Walas J. (1937) Phytosociologische Studien über die Hochgebirgsvegetation der Rila Planina in Bulgarien. *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres, Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles, Série B: Sciences Naturelles*, 159-189
- Klein J.-C. (1979) Application de l'analyse factorielle des correspondances à l'étude phytosociologique de l'étage alpin des Pyrénées centrales. *Phytocoenologia*, 5, 125-188
- Lakusic R. (1970) Die Vegetation der südöstlichen Dinariden. *Vegetatio*, 21, 321-373
- Malinovsky K.A. & Diduck Y.P. (2000) High mountain vegetation. In: *Vegetation of the Ukraine* (ed. Solomakha VA), pp. 1-230. Phytosociocentre, Kiev
- Meshinev T., Apostolova I., Kachaunova E., Velchev V. & Bondev I. (2000) Flora and plant communities. In: *High Mountain Treeless Zone of the Central Balkan National Park. Biological Diversity and Problems of its Conservation* (eds. Popov A & Meshinev T), pp. 1-337. BSBCP, Sofia
- Michalet R. & Philippe T. (1995) Les landes et pelouses acidiphiles de l'étage subalpin des Monts Dore (Massif Central Français): Syntaxonomie et potentialités dynamiques. *Colloques Phytosociologiques*, 25, 433-471
- Mondino G.P. (1966) Cenosi a *Carex curvula* All. in alta Val d'Ala (Valli di Lanzo - Alpi Graie). *Allionia*, 12, 103-117
- Mustin L. (1983) Contribution à l'Etude de la Végétation des Milieux Supraforestiers Pyrénéens: le Vallon de Laurenti (Ariège). In: Université Paul Sabatier, Toulouse
- Negre R. (1969) Le *Gentiano-Caricetum curvulae* dans la région Louchonaise (Pyrénées centrales). *Vegetatio*, 18, 167-201
- Negre R. (1970) La végétation du bassin de l'One (Pyrénées centrales). *Portugaliae Acta Biologica (B)*, 11, 51-166
- Niculescu M. (2006) Flora și Vegetația Bazinului Superior al Luncavățului (Județul Vâlcea). In: Babeş-Bolyai University, Cluj-Napoca
- Pauli H. (1993) Untersuchungen zur Phytosociologischen und Ökologischen Stellung von *Festuca pseudodura* in den Niederen Tauern. In: Universität Wien, Wien
- Pignatti E. & Pignatti S. (1958) Un'escursione al Passo di Gavia. *Archivio Botanico e Biogeografico Italiano*, 34, 137-153

- Poldini L. & Oriolo G. (1997) La vegetazione dei pascoli a *Nardus stricta* e delle praterie subalpine acidofile in Friuli (NE-Italia). *Fitosociologia*, 34, 127-158
- Puşcaru D., Puşcaru-Soroceanu E., Paucă A., Şerbănescu I., Beldie A., Ştefurac T., Cernescu N., Saghin F., Creţu V., Lupan L. & Tascenco V. (1956) *Pășunile Alpine din Munții Bucegi*. Editura Academiei Republicii Populare Române, București.
- Reisigl H. & Pitschmann H. (1958) Obere Grenzen von Flora und Vegetation in der Nivalstufe der zentralen Ötztaler Alpen (Tirol). *Vegetatio*, 8, 93-129
- Resmeriță I. (1974) Cl. *Juncetea trifidi*, Hadac in Klinka et Hadac 44 din Parcul Național Retezat. *Sargetia, Acta Musei Devensis, Ser. Scientia Naturae*, 10, 112-129
- Resmeriță I. (1981) Vegetația rezervației naturale "Pietrosul Rodnei". *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Biologia*, 3-12
- Resmeriță I. & Rațiu O. (1983) Contribuții la cunoașterea vegetației alpine din Munții Rodnei. *Contribuții Botanice*, 99-110
- Rivas-Martinez S. (1974) Los pastizales del *Festucion supinae* y *Festucion eskiae* (*Juncetea trifidi*) en el Pirineo Central. *Collectanea Botanica*, 9, 5-23
- Rivas-Martinez S., Bascones J.C., Diaz T.E., Fernandez-Gonzales F. & Loidi J. (1991) Vegetacion del Pirineo occidental y Navarra. *Itinera geobotanica*, 5, 5 - 456
- Roussakova V. (2000) Végétation alpine et sous-alpine supérieure de la montagne de Rila (Bulgarie). *Braun-Blanquetia*, 25, 1-132
- Rübel E. (1911) Pflanzengeographische Monographie des Bernina-Gebietes. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 47, 1-296
- Schneeweiss G.M. & Schönswetter P. (1999) Feinverbreitung, Ökologie und Gesellschaftsanschluß reliktscher Gefäßpflanzen der Niederen Tauern östlich des Sölkpasses (Steiermark, Österreich). *Staphia*, 61, 1-242
- Schneider-Binder E. & Voik W. (1979) Asociațiile din Clasa *Salicetea herbaceae* Br.-Bl. 1947 în Carpații Meridionali cu privire specială asupra celor din Munții Făgărașului. *Studii și Comunicări, Științele Naturii, Muzeul Brukenthal*, 23, 221-237
- Serve L. (1989) Recherches Ecologiques sur Quelques Groupements Végétaux de l'Etage alpin des Pyrénées Orientales. In. Université de Perpignan, Perpignan
- Simon T. (1958) Über die alpinen Pflanzengesellschaften des Pirin-Gebirges. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 4, 159-190
- Stancu D.I. (2002) Flora și Vegetația Munților Râiosu și Buda, Masivul Făgăraș. In. Academia Română, București
- Wikus E. (1961) Die Vegetation der Lienzer Dolomiten (Osttirol). *Arch. Bot. Biogeogr. Ital.*, 37, 13-35

Supplementary Material. S2

A. Map of the Carpathian mountains. Relief above 800m (light grey) and occurrence of siliceous bedrock above this elevation (black).



B. Map of the potential habitat for the siliceous alpine grasslands simulated with an alpine belt located between 1000 and 1800 m (light grey) and between 2000 and 2800 m (black).



CONCLUSIONS GÉNÉRALES ET PERSPECTIVES

La plus grande partie de ce travail a consisté à identifier et à rendre intelligible les patrons de diversité des espèces et de diversité intraspécifique de l'espèce *Carex curvula* dans les pelouses alpines acidophiles du SAE. A cette échelle, les facteurs historiques (les grands changements climatiques quaternaires) et la réponse du système alpin analysé à ces facteurs en fonction de la dynamique de l'habitat favorable, ont été des déterminants capitaux pour les deux niveaux de la diversité. Ces événements passés ne peuvent ni être observés, ni répétés expérimentalement, et leur rôle est décrit sous la forme d'inférences. Spécifiquement, l'histoire bio(phylo)géographique des espèces et des gènes a été inférée à partir de l'analyse qualitative et quantitative de leurs assemblages en communautés ou en populations. L'incorporation des informations complémentaires emportées par des domaines adjacentes (ex. fossiles) renforcerait certainement toutes ces hypothèses. Par exemple, pour les études phylogéographiques des principaux écosystèmes forestiers de l'Europe, l'apport des données paléobotaniques a pu ainsi consolider l'échafaudage réalisé à partir des données moléculaires et *vice-versa* (Petit *et al.* 2002; Magri *et al.* 2006). Mais la disponibilité de ce type d'information est quasi inexistante pour les plantes de l'étage alpin (discuté dans la partie 2). Dans ce cas, les nouvelles techniques de modélisation de la paléodistribution fondées sur le SIG (Système d'Information Géographique) fournissent des outils complémentaires, pour tester les hypothèses de la biogéographie historique (Richards *et al.* 2007). La modélisation de niche essaie à déterminer les relations entre les variables environnementales et l'occurrence de l'espèce, pour simuler la niche réalisée de l'espèce dans un espace environnemental. Dans un second temps, la projection du modèle dans un espace géographique détermine l'habitat potentiel de l'espèce (Peterson 2001; Thuiller *et al.* 2005b). Les modèles de distribution ont été surtout utilisés pour évaluer la distribution future des espèces sur la base de divers scénarios de changement climatique et d'utilisation des terres (Araújo *et al.* 2004; Thuiller *et al.* 2005a), mais beaucoup moins pour des projections dans le passé. La paléomodélisation s'appuie sur la même logique, les données climatiques actuelles et du passé, couplées avec celles environnementales disponibles, permettent de retracer la distribution historique potentielle d'un certain taxon. Cette approche s'est avérée très utile dans les études phylogéographiques, parce que les inférences des données génétiques peuvent ainsi être confrontées aux modèles de distribution (Hugall *et al.* 2002; Knowles *et al.* 2007; Richards *et al.* 2007). Les prédictions de paléodistribution constituent également des hypothèses qui

peuvent être confrontées aux modèles génétiques de coalescence (Carstens & Richards 2007). Les deux plus importantes limitations associées à la modélisation de la paléodistribution sont d'une part l'incertitude sur les données paléoclimatiques et d'autre part la validité de l'hypothèse selon laquelle la niche de l'espèce est constante en temps. Le plus souvent, les modèles climatiques utilisés sont construits sur la base des variations de la température, mieux connues et plus faciles à modéliser, mais les changements du climat lors du Quaternaire ont touché dans la même mesure des autres importants pour la vie des plantes, comme le régime hydrique (Carrión 2002) et la concentration atmosphérique en CO₂ (Smith *et al.* 1999). D'un autre côté, le conservatisme de la niche reste encore un problème ouvert, et des travaux récents ont montré des résultats contradictoires (Martinez-Meyer & Peterson 2006; Broennimann *et al.* 2007).

L'application d'une démarche similaire (modélisation de la distribution et son extension historique, modélisation de la paléodistribution) pour *Carex curvula* est sûrement bienvenue pour valider, ou bien pour remettre en discussion certains résultats présentés dans cette étude. Déjà, la simple simulation de la distribution potentielle de l'étage alpin acidophile (basé seulement sur un modèle d'altitude et sur la présence de roches cristallines) a été essentielle pour expliquer la dynamique des populations de *C. curvula* en fonction des périodes chaudes ou froides du Quaternaire (cf partie 3). La paléomodélisation pourrait offrir des réponses plus claires sur la localisation des refuges glaciaires, les corridors de dispersions qui ont pu fonctionner pendant les glaciations et les routes les plus probables de colonisation des hauts sommets des montagnes après le retrait des glaciers. Un point intrigant est le manque de *C. curvula* dans les Carpates de l'Ouest. A première vue, les conditions existantes (étage alpin bien développé dans lequel le substrat géologique acidophile est largement représenté - Mirek & Piekos-Mirkowa 1992, la proximité avec les Carpates du Sud-Est) sont très favorables à la présence de l'espèce dans cette région. Par contre, le modèle de l'étage alpin wurmien (Fig. 11) indique une barrière géographique entre les Carpates de l'Ouest et de Sud-Est même pendant le maximum glaciaire. Est-ce seulement un problème de dispersion ?, ou d'autres facteurs déterminants de l'environnement ont-ils joué un rôle ? sont des questions sur lesquelles la modélisation de la distribution pourrait apporter des éléments de réponse.

Les données paléoécologiques attestent plutôt du fait que les assemblages n'ont jamais été stables dans le passé et que les espèces ont répondu de manière individuelle aux changements de milieu (Prentice 1986; Obidowicz 1996). Même s'il est peu probable que les communautés ont évolué comme une seule entité, il n'y a pas d'études de phylogéographie comparative qui aient portées sur les espèces appartenant à une même communauté végétale.

Par exemple, les patrons phylogéographiques décrits pour *Veronica bellidioides* dans les Alpes et Pyrénées (Albach *et al.* 2006) et pour *Campanula alpina* dans les Carpates (Ronikier *et al.* 2008) sont très semblables à ceux présentés pour *C. curvula* (les deux autres espèces sont étroitement liées aux pelouses à *C. curvula*). La modélisation de la paléodistribution pour des différentes espèces trouvées de nos jours dans les mêmes assemblages floristiques, pourrait fournir un moyen plus pertinent pour explorer les différences de leur histoire dans un contexte écologique.

Au terme de cette étude, nous souhaitons souligner de nouvelles perspectives d'étude sur les pelouses alpines à *Carex curvula* dans le SAE. A notre avis, l'enjeu est de s'appuyer sur la trame biogéographique et phylogéographique telle qu'esquissée dans ce travail pour aborder de manière originale quelques questions de nature plus fondamentale. Nous proposons trois axes de recherche :

1. une étude de modélisation spatiale qui viserait à explorer de manière comparative l'histoire post-glaciaire des gènes et des espèces dans un habitat fragmenté. Cette analyse couplerait les acquis récents sur la modélisation des distributions spatiales, la dynamique des métapopulations et la paléoclimatologie de l'Europe. Des efforts particuliers devraient être conduits pour appréhender les modalités de dispersion des espèces de ces écosystèmes.
2. une étude centrée sur la spéciation écologique au sein du complexe *Carex curvula*. Cette étude aurait pour objectif de mieux appréhender les bases génétiques de la différenciation écotypique observée chez cette espèce. Elle passerait par l'identification de marqueurs sélectionnés et par l'analyse de leur lien éventuel avec les différences phénotypiques (traits foliaires) et écophysologiques observées dans les populations naturelles. Il y aurait ici une approche couplée entre génétique quantitative et écologie fonctionnelle.
3. une étude de la diversité des populations microbiennes associées à la rhizosphère de *Carex curvula*. L'idée d'une co-évolution entre les lignées de *Carex curvula* et le cortège microbien associé aux racines serait abordée ici. Les techniques récentes de typage moléculaire des bactéries et des champignons du sol seraient mises en œuvre. Cette étude, conduite de manière comparative, à l'échelle de l'ensemble du SAE constituerait une contribution originale à une discipline qui reste à construire : la biogéographie microbienne.

Il y a plus de 80 ans, Braun-Blanquet & Jenny affirmaient: „*Il n'y a pas de communauté végétale alpine sur laquelle on a autant écrit depuis KERNER (1863) que l'association de la laîche courbée. Pourtant, le sujet n'est nullement épuisé*” (Braun-Blanquet et Jenny 1926, cités par Theurillat 1996). Il me tient à cœur de conclure ce manuscrit par cette citation, à la fois parce que les nombreuses perspectives de ce travail montrent qu'elle est plus que jamais d'actualité, mais aussi parce qu'à travers elle, il y a un hommage rendu à tous ces savants-botanistes de terrain sans les travaux desquels ce travail n'aurait pu se concevoir.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aarssen LW, Turkington R (1983) What is community evolution? *Evolutionary Theory* **6**, 211–217.
- Abbott RJ, Brochmann C (2003) History and evolution of the arctic flora in the footsteps of Eric Hulten. *Molecular Ecology* **12**, 299–313.
- Ager DV (1975) The geological evolution of Europe. *Proceedings of the Geologists' Association* **86**, 127–154.
- Albach DC, Schönswetter P, Tribsch A (2006) Comparative phylogeography of the *Veronica alpina* complex in Europe and North America. *Molecular Ecology* **15**, 3269–3286.
- Antonovics J (1976) The population genetics of mixtures. In: *Plant Relations in Pastures* (ed. Wilson JR). CSIRO, Melbourne.
- Antonovics J (2003) Toward community genomics? *Ecology* **84**, 598–601.
- Araújo MB, Cabeza M, Thuiller W, Hannah L, P.H. W (2004) Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology* **10**, 1618–1626.
- Arnaud-Haond S, Teixeira S, Massa SI, *et al.* (2006) Genetic structure at range edge: low diversity and high inbreeding in Southeast Asian mangrove (*Avicennia marina*) populations. *Molecular Ecology* **15**, 3515–3525.
- Avise JC, Arnold J, Ball RM, *et al.* (1987) Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**, 489–522.
- Bazilova E (1975) Correlation of the vegetational development and climatic changes in the Rila and Pirin mountains during the late glacial and post glacial time compared to other areas. In: *Problem of Balkan Flora and Vegetation* (eds. Jordanov D, Bondev I, Kozuharov S, *et al.*). Publishing House of the Bulgarian Academy of Sciences, Sofia.
- Bazilova ED, Tonkov SB (2000) Pollen from Lake Sedmo Rilsko reveals southeast European postglacial vegetation in the highest mountain area of the Balkans. *New Phytologist* **148**, 315–325.
- Bennike O, Bjorck S, Bocher J, *et al.* (1999) Early Holocene plant and animal remains from North-east Greenland. *Journal of Biogeography* **26**, 667–677.
- Bennike O, Böcher J (1990) Forest-tundra neighboring the North Pole and insect remains from the Plio-Pleistocene Kap Kobenhavn formation N. Greenland. *Arctic* **43**, 331–338.
- Bettin O, Cornejo C, Edwards PJ, Holderegger R (2007) Phylogeography of the high alpine plant *Senecio halleri* (Asteraceae) in the European Alps: in situ glacial survival with postglacial stepwise dispersal into peripheral areas. *Molecular Ecology* **16**, 2517–2524.
- Blondel J (1987) From biogeography to life history theory: a multithematic approach illustrated by the biogeography of vertebrates. *Journal of Biogeography* **14**, 405–422.
- Booth RE, Grime JP (2003) Effects of genetic impoverishment on plant community diversity. *Journal of Ecology* **91**, 721–730.
- Borza A (1931) Vegetation und Flora Rumänien. In: *Guide de la sixième excursion phytogéographique internationale. Roumanie, 1931* (ed. Borza A), pp. 1–55. Minerva S. A., Cluj.
- Boşcaiu N (1971) *Flora și Vegetația Munților Țarcu, Godeanu și Cernei* Editura Academiei Republicii Socialiste România, București.
- Braun-Blanquet G, Braun-Blanquet J (1931) Recherches phytogéographiques sur le massif du Gross Glockner (Hohe Tauern). *Communication S.I.G.M.A.* **13**, 1–65.

- Braun-Blanquet J (1923) Über die Genesis der Alpenflora. *Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft in Basel* **35**, 243–261.
- Braun-Blanquet J (1948) La végétation alpine et nivale des Pyrénées Orientales. *Communication S.I.G.M.A.* **98**, 1-306.
- Braun-Blanquet J, Jenny H (1926) Vegetations-Entwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxgebiet des *Carcion curvulae*). *Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft* **63**, 183-349.
- Brockmann-Jerosch H (1907) *Die Pflanzengesellschaften der Schweizeralpen* Engelmann, Leipzig.
- Broennimann O, Treier UA, Müller-Schärer H, *et al.* (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters* **10**, 701–709.
- Brown JH (1988) Species diversity. In: *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions* (eds. Myers AA, Giller PS), p. 57–89. Chapman & Hall, London.
- Brown JH, Lomolino MV (1998) *Biogeography*, Second edn. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Burga CA, Perret R (1998) *Vegetation und Klima der Schweiz seit dem jüngeren Eiszeitalter* Ott, Thun.
- Callaway RM, Brooker RW, Choler P, *et al.* (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* **417**, 812-820.
- Carrión JS (2002) Patterns and processes of Late Quaternary environmental changes in a montane region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews* **21**, 2047–2066.
- Carstens BC, Richards CL (2007) Integrating coalescent and ecological niche modeling in comparative phylogeography. *Evolution* **61**, 1439–1454.
- Chater AO (1980) *Carex L.* In: *Flora Europaea* (eds. Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, *et al.*), pp. 290-323. Cambridge University Press, Cambridge.
- Choler P (2002) *La Distribution des Pelouses Alpines à Carex curvula (s. l.) en Europe: Essai de Biogéographie Fonctionnelle et Évolutive* thèse, Université Joseph Fourier, Grenoble.
- Choler P (2005) Consistent shifts in alpine plant traits along a mesotopographical gradient. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **37**, 444–453.
- Choler P, Erschbamer B, Tribsch A, Gielly L, Taberlet P (2004) Genetic introgression as a potential to widen species' niche: insights from alpine *Carex curvula*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**, 171-176.
- Choler P, Michalet R (2002) Niche differentiation and distribution of *Carex curvula* along a bioclimatic gradient in the southwestern Alps. *Journal of Vegetation Science* **13**, 851-858.
- Choler P, Michalet R, Callaway RM (2001) Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* **82**, 3295-3308.
- Cody ML, Mooney HA (1978) Convergence versus nonconvergence in Mediterranean-climate ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **9**, 265–321.
- Coldea G (1991) Prodrome des associations végétales des Carpates du Sud-Est (Carpates Roumaines). *Documents Phytosociologiques* **13**, 317-539.
- Coldea G (1997) Les associations végétales de Roumanie. Les associations herbacées naturelles, p. 261. Presses Universitaires de Cluj, Cluj-Napoca.
- Comes HP, Kadereit JW (1998) The effect of quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science* **3**, 432-438.
- Comes HP, Kadereit JW (2003) Spatial and temporal patterns in the evolution of the flora of the European Alpine System. *Taxon* **52**, 451–462.
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**, 1302-1310.

- Connell JH (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist* **122**, 661-696.
- Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV, *et al.* (2004) A critical review of species-energy theory. *Ecology Letters* **7**, 1121-1134.
- de Candolle A (1820) Essai élémentaire de géographie botanique. *Dictionnaire des Sciences Naturelles* **18**, 359-422.
- Dobzhansky T (1950) Evolution in the tropics. *American Science* **38**, 209-221.
- Drake DR, Mulder CPH, Towns DR, Daugherty CH (2002) The biology of insularity: an introduction. *Journal of Biogeography* **29**, 563-569.
- Durka W (1999) Genetic diversity in peripheral and subcentral populations of *Corrigiola litoralis* L. (*Illecebraceae*). *Heredity* **83**, 476-484.
- Dynesius M, Jansson R (2000) Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* **97**, 9115-9120.
- EEA (2005) *Biogeographical Regions, Europe 2005* European Environment Agency, Copenhagen.
- Ehrich D, Gaudeul M, Assefa A, *et al.* (2007) Genetic consequences of Pleistocene range shifts: contrast between the Arctic, the Alps and the East African mountains. *Molecular Ecology* **16**, 2542-2559.
- Engler A (1879-82) *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt* Engelmann, Leipzig.
- Erschbamer B, Winkler E (2005) Long-term population development and spatial pattern of *Carex curvula* subspecies. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **37**, 189-196.
- Erschbamer B, Winkler J (1995) Shoot and leaf demography of *Carex curvula* ssp. *curvula* and *Carex curvula* ssp. *rosae* in the central Alps. *Journal of Vegetation Science* **6**, 126-131.
- Field R, O'Brien EM, Whittaker RJ (2005) Global models for predicting woody plant richness from climate: development and evaluation. *Ecology* **86**, 2263-2277.
- Finnie TJR, Preston CD, Hill MO, Uotila P, Crawley MJ (2007) Floristic elements in European vascular plants: an analysis based on *Atlas Florae Europaeae*. *Journal of Biogeography* **34**, 1848-1872.
- Fischer M, Matthies D (1998) RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (*Gentianaceae*). *American Journal of Botany* **85**, 811-819.
- Fox JF (1981) Intermediate levels of soil disturbance maximize alpine plant diversity. *Nature* **293**, 59-124.
- Gaston KJ, Spicer JI (2004) *Biodiversity: an Introduction*, 2 edn. Blackwell Publishing, Oxford.
- Gaussen H, Lerendde C (1949) Les endémiques pyrénéo-cantabriques dans la région centrale des Pyrénées. *Bulletin de la Société Botanique de France* **96**, 57-83.
- Gilomen H (1938) *Carex curvula* All. sp. nov. *rosae* (Kalk-Krummsegge). *Bericht über das Geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich*, 77-104.
- Gottfried M, Pauli H, Grabherr G (1998) Prediction of vegetation patterns at the limits of plant life: A new view of the alpine-nival ecotone. *Arctic and Alpine Research* **30**, 207-221.
- Gottfried M, Pauli H, Reiter K, Grabherr G (1999) A fine-scaled predictive model for changes in species distribution patterns of high mountain plants induced by climate warming. *Diversity and Distributions* **5**, 241-251.
- Grabherr G (1989) On community structure in high alpine grasslands. *Vegetatio* **83**, 241-250.

- Grime JP (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* **111**, 1169-1194.
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* **86**, 902-910.
- Gruber M (1978) *La Végétation des Pyrénées Ariégeoises et Catalanes Occidentales* thèse, Université Aix- Marseille III.
- Hampe A, Petit RJ (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* **8**, 461-467.
- Hamrick JL, Godt MJW (1996) Effects of life history traits on genetic diversity in plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **351**, 1291-1298.
- Harper JL (1977) *Population Biology of Plants* Academic Press, London.
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, *et al.* (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* **84**, 3105-3117.
- Hewitt GM (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* **58**, 247-276.
- Hewitt GM (1999) Post glacial recolonisation 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.
- Holderegger R, Stehlik I, Abbott RJ (2002) Molecular analysis of the Pleistocene history of *Saxifraga oppositifolia* in the Alps. *Molecular Ecology* **11**, 1409-1418.
- Holdridge LR (1947) Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* **105**, 367-368.
- Horvat I, Pawlowski B, Walas J (1937) Phytosoziologische Studien über die Hochgebirgsvegetation der Rila Planina in Bulgarien. *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres, Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles, Série B: Sciences Naturelles*, 159-189.
- Hugall A, Moritz C, Moussalli A, Stanisci J (2002) Reconciling paleodistribution models and comparative phylogeography in the Wet Tropics rainforest land snail *Gnarosiphia bellendenkerensis* (Brazier 1875). *Proceedings of the National Academy of Science, USA* **99**, 6112-6117.
- Hugueny B, Demorais LT, Merigoux S, Demerona B, Ponton D (1997) The relationship between local and regional species richness: comparing biotas with different evolutionary histories. *Oikos* **80**, 583-587.
- Huston MA (1994) *Biodiversity, the coexistence of species on changing landscapes* Cambridge University Press, Cambridge.
- Jetz W, Rahbek C, Colwell RK (2004) The coincidence of rarity and richness and the potential historical signature of centers of endemism. *Ecology Letters* **7**, 1180-1191.
- Johannesson K (2001) Parallel speciation: a key to sympatric speciation. *Trends in Ecology & Evolution* **16**, 148-153.
- Johannesson K, André C (2006) Life on the margin: genetic isolation and diversity loss in a peripheral marine ecosystem, the Baltic Sea. *Molecular Ecology* **15**, 2013-2029.
- Kahlke HD (1994) *Das Eiszeitalter* Urania-Verlag, Leipzig.
- Kier G, Mutke J, Dinerstein E, *et al.* (2005) Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography* **32**, 1107-1116.
- Knowles LL, Carstens BC, Keat ML (2007) Coupled genetic and ecological-niche models to examine how past population distributions contribute to divergence. *Current Biology* **17**, 940-946.
- Körner C (1982) CO₂ exchange in the alpine sedge *Carex curvula* as influenced by canopy structure, light and temperature. *Oecologia* **53**, 165-175.

- Körner C, Paulsen J, Pelaez-Riedl S (2003) A bioclimatic characterisation of Europe's alpine area. In: *Alpine Biodiversity in Europe* (eds. Nagy L, Grabherr G, Körner C, Thompson DBA), pp. 13-30. Springer, Berlin Heidelberg.
- Kreft H, Jetz W (2007) Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* **104**, 5925-5930.
- Kremer A, Kleinschmit J, Cottrell J, *et al.* (2002) Is there a correlation between chloroplastic and nuclear divergence, or what are the roles of history and selection on genetic diversity in European oaks? *Forest Ecology and Management* **156**, 75-87.
- Kropf M, Comes HP, Kadereit JW (2006) Long-distance dispersal vs vicariance: the origin and genetic diversity of alpine plants in the Spanish Sierra Nevada. *New Phytologist* **172**, 169-184.
- Kropf M, Kadereit JW, Comes HP (2003) Differential cycles of range contraction and expansion in European high mountain plants during the Late Quaternary: insights from *Pritzelago alpina* (L.) O. Kuntze (*Brassicaceae*). *Molecular Ecology* **12**, 931-949.
- Lamoreux JF, Morrison JC, Ricketts TH, *et al.* (2005) Global tests of biodiversity concordance and the importance of endemism. *Nature* **440**, 212-214.
- Lang G (1994) *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas* Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart & New York.
- Lönn M, Prentice HC (2002) Gene diversity and demographic turnover in central and peripheral populations of the perennial herb *Gypsophila fastigiata*. *Oikos* **99**, 489-498.
- Lortie CJ, Brooker RW, Callaway RM, *et al.* (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos* **107**, 433-438.
- Lynch M, Milligan BG (1994) Analysis of population genetic structure with RAPD markers. *Molecular Ecology* **3**, 91-99.
- MacArthur RH (1965) Patterns of species diversity. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **40**, 510-533.
- MacArthur RH, Levins R (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* **101**, 377-385.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography* Princeton University, Princeton.
- Mackey BG, Berry SL, Brown T (2008) Reconciling approaches to biogeographical regionalization: a systematic and generic framework examined with a case study of the Australian continent. *Journal of Biogeography* **35**, 213-229.
- Mackey BG, Nix HA, Hutchinson MF, McMahon JP, Fleming PM (1988) Assessing representativeness of places for conservation reservation and heritage listing. *Environmental Management* **12**, 501-514.
- Magni CR, Ducouso A, Caron H, Petit RJ, Kremer A (2005) Chloroplast DNA variation of *Quercus rubra* L. in North America and comparison with other Fagaceae. *Molecular Ecology* **14**, 513-524.
- Magri D, Vendramin GG, Comps B, *et al.* (2006) A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* **171**, 199-221.
- Manel S, Schwartz MK, Luikart G, Taberlet P (2003) Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution* **18**, 189-197.
- Manni F, Guérard E, Heyer E (2004) *Barrier Version 2.2 User's Manual* Population genetics team, Musée de l'Homme, Paris.
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* **29**, 209-220.

- Martinez-Meyer E, Peterson AT (2006) Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-recent transition. *Journal of Biogeography* **33**, 1779–1789.
- McDonald R, McKnight M, Weiss D, *et al.* (2005) Species compositional similarity and ecoregions: Do ecoregion boundaries represent zones of high species turnover? *Biological Conservation* **126**, 24–40.
- McLaughlin SP (1992) Are floristic areas hierarchically arranged? *Journal of Biogeography* **19**, 21–32.
- Michalet R, Gandoy C, Joud D, Pagès J-P, Choler P (2002) Plant community composition and biomass on calcareous and siliceous substrates in the northern French Alps: comparative effects of soil chemistry and water status. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **34**, 102–113.
- Mirek Z, Piekos-Mirkowa H (1992) Plant cover of the Western Carpathians (S. Poland). *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich* **107**, 116–150.
- Monmonier M (1973) Maximum-difference barriers: an alternative numerical regionalization method. *Geographical analysis* **3**, 245–261.
- Mráz P, Gaudeul M, Rioux D, *et al.* (2007) Genetic structure of *Hypochaeris uniflora* (Asteraceae) suggests vicariance in the Carpathians and rapid post-glacial colonization of the Alps from an eastern Alpine refugium. *Journal of Biogeography* **34**, 2100–2114.
- Naciri Y, Gaudeul M (2007) Phylogeography of the endangered *Eryngium alpinum* L. (Apiaceae) in the European Alps. *Molecular Ecology* **16**, 2721–2733.
- Negre R (1969) Le *Gentiano-Caricetum curvulae* dans la région Louchonaise (Pyrénées centrales). *Vegetatio* **18**, 167–201.
- Nei M (1975) *Molecular Population Genetics and Evolution* North-Holland Publishing Company, Amsterdam-New York.
- Nei M (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* **89**, 583–590.
- Niculescu G (1965) *Munții Godeanu. Studiu geomorfologic* Editura Academiei, București.
- Oberdorfer E (1959) Borstgras- und Krummseggenrasen in den Alpen. *Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutsch.* **18**, 117–143.
- Obidowicz A (1996) A Late Glacial-Holocene history of the formation of vegetation belts in the Tatra Mts. *Acta Paleobotanica* **36**, 159–206.
- Odat N, Jetschke G, Hellwig FH (2004) Genetic diversity of *Ranunculus acris* L. (Ranunculaceae) populations in relation to species diversity and habitat type in grassland communities. *Molecular Ecology* **13**, 1251–1257.
- Olson DM, Loucks CJ, Dinerstein E, *et al.* (2001) Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioScience* **51**, 933–938.
- Orme CDL, Davies RG, Burgess M, *et al.* (2005) Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* **436**, 1016–1019.
- Ozenda P (1985) *La Végétation de la Chaîne Alpine dans l'Espace Montagnard Européen* Masson, Paris.
- Ozenda P (1993) Etage alpin et Toundra de montagne: parenté ou convergence? *Fragm. Flor. Geobot.* **Suppl.2**, 457–471.
- Patten MA, Smith-Patten BD (2008) Biogeographical boundaries and Monmonier's algorithm: a case study in the northern Neotropics. *Journal of Biogeography* **35**, 407–416.
- Pawlowski B (1970) Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates. *Vegetatio* **21**, 181–243.

- Pax F (1898) *Grundzüge der Pflanzenverbreitung in der Karpathen* Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Peterson AT (2001) Predicting species geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor* **103**, 599-605.
- Petit RJ, Aguinagalde I, de Beaulieu JL, *et al.* (2003) Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* **300**, 1563-1565.
- Petit RJ, Brewer S, Bordacs S, *et al.* (2002) Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management* **156**, 49-74.
- Pianka ER (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* **100**, 33-46.
- Pierce S, Luzzaro A, Caccianiga M, Ceriani RM, Cerabolini B (2007) Disturbance is the principal alpha-scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community. *Journal of Ecology* **95**, 698-706.
- Plaziat J-C (1981) Late Cretaceous to late eocene palaeogeographic evolution of southwest Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **36**, 263-320.
- Possingham HP, Wilson KA (2005) Turning up the heat on hotspots. *Nature* **436**, 919-920.
- Power ME, Tilman D, Estes JA, *et al.* (1996) Challenges in the quest for keystones. *BioScience* **46**, 609-620.
- Prentice IC (1986) Vegetation response to past climatic variation. *Vegetatio* **67**, 131-141.
- Procheş Ş (2005) The world's biogeographical regions: cluster analyses based on bat distributions. *Journal of Biogeography* **32**, 607-614.
- Procheş Ş (2008) Three ways to split a continent. *Journal of Biogeography* **35**, 195-196.
- Puşcaru D, Puşcaru-Soroceanu E, Paucă A, *et al.* (1956) *Pășunile Alpine din Munții Bucegi* Editura Academiei Republicii Populare Române, București.
- Puşcaru-Soroceanu E (1963) *Pășunile și Fânatele din Republica Populară Română, Studiu Geobotanic și Agroproductiv*. Editura Academiei Republicii Populare Române, București.
- Pyke CR, Condit R, Aguilar S, Lao S (2001) Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science* **12**, 553-566.
- Richards CL, Carstens BC, Knowles LL (2007) Distribution modelling and statistical phylogeography: an integrative framework for generating and testing alternative biogeographical hypotheses. *Journal of Biogeography* **34**, 1833-1845.
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* **235**, 167-171.
- Ricklefs RE (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* **7**, 1-15.
- Ronikier M, Cieslak E, Korbecka G (2008) High genetic differentiation in the alpine plant *Campanula alpina* Jacq. (Campanulaceae): evidence for glacial survival in several Carpathian regions and long-term isolation between the Carpathians and the Eastern Alps. *Molecular Ecology* doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03664.x.
- Rosenzweig ML (1995) *Species Diversity in Space and Time* Cambridge University Press, Cambridge.
- Roussakova V (2000) Végétation alpine et sous-alpine supérieure de la montagne de Rila (Bulgarie). *Braun-Blanquetia* **25**, 1-132.
- Schönswetter P, Păun O, Tribsch A, Niklfeld H (2003) Out of the Alps: colonization of Northern Europe by East Alpine populations of the Glacier Buttercup *Ranunculus glacialis* L. (*Ranunculaceae*). *Molecular Ecology* **12**, 3373-3381.

- Schönswetter P, Popp M, Brochmann C (2006a) Central Asian origin of and strong genetic differentiation among populations of the rare and disjunct *Carex atrofusca* (Cyperaceae) in the Alps. *Journal of Biogeography* **33**, 948–956.
- Schönswetter P, Popp M, Brochmann C (2006b) Rare arctic-alpine plants of the European Alps have different immigration histories: the snow bed species *Minuartia biflora* and *Ranunculus pygmaeus*. *Molecular Ecology* **15**, 709–720.
- Schönswetter P, Stehlik I, Holderegger R, Tribsch A (2005) Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology* **14**, 3547–3555.
- Schönswetter P, Tribsch A, Barfuss M, Niklfeld H (2002) Several Pleistocene refugia detected in the high alpine plant *Phyteuma globulariifolium* Sternb. & Hoppe (Campanulaceae) in the European Alps. *Molecular Ecology* **11**, 2637–2647.
- Schönswetter P, Tribsch A, Niklfeld H (2004a) Amplified Fragment Length Polymorphism (AFLP) reveals no genetic divergence of the Eastern Alpine endemic *Oxytropis campestris* subsp. *tiroliensis* (Fabaceae) from widespread subsp. *campestris*. *Plant Systematics and Evolution* **244**, 245–255.
- Schönswetter P, Tribsch A, Niklfeld H (2004b) Amplified fragment length polymorphism (AFLP) suggests old and recent immigration into the Alps by the arctic-alpine annual *Comastoma tenellum* (Gentianaceae). *Journal of Biogeography* **31**, 1673–1681.
- Segarra-Moragues JG, Palop-Esteban M, González-Candelas F, Catalán P (2007) *Nunatak* survival vs. *tabula rasa* in the Central Pyrenees: a study on the endemic plant species *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). *Journal of Biogeography* **34**, 1893–1906.
- Shmida A, Wilson MV (1985) Biological determinants of diversity. *Journal of Biogeography* **12**, 1–20.
- Smith B, Wilson B (1996) A consumer's guide to evenness index. *Oikos* **76**, 70–82.
- Smith HJ, Fischer H, Mastroianni D, Deck B, Wahlen M (1999) Dual modes of the carbon cycle since the Last Glacial Maximum. *Nature* **400**, 248–250.
- Stehlik I (2000) Nunataks and peripheral refugia for alpine plants during quaternary glaciation in the middle part of the Alps. *Botanica Helvetica* **110**, 25–30.
- Stehlik I (2002) Glacial history of the alpine herb *Rumex nivalis* (Polygonaceae): a comparison of common phylogeographic methods with nested clade analysis. *American Journal of Botany* **89**, 2007–2016.
- Stehlik I, Schneller JJ, Bachmann K (2001) Resistance or emigration: response of the high-alpine plant *Eritrichium nanum* (L.) Gaudin to the ice age within the Central Alps. *Molecular Ecology* **10**, 357–370.
- Steinger T, Körner C, Schmid B (1996) Long-term persistence in a changing climate: DNA analysis suggests very old ages of clones of alpine *Carex curvula*. *Oecologia* **105**, 94–99.
- Stojanov N, Kitanov B (1926) Phytogeographical and floristic characteristics of the Pirin Mountains. *Annuaire de l'Université de Sofia* **18**, 1–27.
- Taberlet P, Cheddadi R (2002) Quaternary refugia and persistence of biodiversity. *Science* **297**, 2009–2010.
- Taberlet P, Fumagalli L, Wust-Saucy A-G, Cosson J-F (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* **7**, 453–464.
- Takhtajan AL (1986) *Floristic Regions of the World* University of California Press, Berkeley.
- Ter Braak CJF, Prentice IC (1988) A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* **18**, 271–317.
- Theurillat J-P (1996) Les pelouses à *Carex curvula* subsp. *curvula* (Caricion *curvulae*) dans les Alpes. *Dissertationes Botanicae* **258**, 267–294.
- Thioulouse J, Chessel D, Dolédec S, Olivier JM (1997) ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* **7**, 75–83.

- Thuiller W, Lavorel S, Araújo MB (2005a) Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Journal of Biogeography* **14**, 347–357.
- Thuiller W, Richardson DM, Pyšek P, *et al.* (2005b) Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology* **11**, 2234–2250.
- Tribsch A, Schönswetter P (2003) Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm palaeoenvironmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps. *Taxon* **52**, 477–497.
- Tribsch A, Schönswetter P, Stuessy TF (2002) *Saponaria pumila* (Caryophyllaceae) and the ice age in the European Alps. *American Journal of Botany* **89**, 2024–2033.
- van Valen L (1965) Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist* **99**, 377–390.
- Vandermeer JH (1972) Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* **3**, 107–132.
- Vavrek MC (1998) Within-population genetic diversity of *Taraxacum officinale* (Asteraceae): differential genotype response and effect on interspecific competition. *American Journal of Botany* **85**, 947–954.
- Vellend M (2003) Island biogeography of genes and species. *American Naturalist* **162**, 358–365.
- Vellend M (2004) Parallel effects of land-use history on species diversity and genetic diversity of forest herbs. *Ecology* **85**, 3043–3055.
- Vellend M (2005) Species diversity and genetic diversity: parallel processes and correlated patterns. *American Naturalist* **166**, 199–215.
- Vellend M (2006) The consequences of genetic diversity in competitive communities. *Ecology* **87**, 304–311.
- Vellend M, Geber MA (2005) Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters* **8**, 767–781.
- Voges A (1995) *International Quaternary map of Europe*. Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe (Unesco), Hannover, Germany.
- von Humboldt A (1805) *Essai sur la Géographie des Plantes. Accompagné d'un Tableau Physique des Régions Équinoxiales* Levrault, Paris.
- Vuia F (2005) *Studiul Reliefului Glaciar și Periglaciar din România* thesis raport, Babeș-Bolyai University, Cluj-Napoca.
- Wallace AR (1876) *The Geographical Distribution of Animals* Macmillan, London.
- Wallace AR (1878) *Tropical Nature and Other Essays* Macmillan, New York and London.
- Walter H, Straka H (1970) *Arealkunde. -Einführung in die Phytologie* Ulmer, Stuttgart.
- Walting JI, Donnelly MA (2006) Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness. *Conservation Biology* **20**, 1016–1025.
- Whitham TG, Bailey JK, Schweitzer JA, *et al.* (2006) A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature* **7**, 510–523.
- Whitham TG, Young WP, Martinsen GD, *et al.* (2003) Community and ecosystem genetics: A consequence of the extended phenotype. *Ecology* **84**, 559–573.
- Whittaker RH (1975) *Communities and Ecosystems*, 2nd edition edn. MacMillan, New York.
- Whittaker RJ, Araújo MB, Paul J, *et al.* (2005) Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions* **11**, 3–23.
- Whittaker RJ, Willis KJ, Field R (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* **28**, 453–470.
- Wiens JJ, Donoghue MJ (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution* **19**, 639–644.

- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics* **34**, 273-309.
- Willis JC (1922) *Age and Area. A Study in Geographical Distribution and Origin in Species* Cambridge University Press, Cambridge.
- Wilson EO, Peter FM (1988) *Biodiversity*. National Academies Press, Washington, D.C.
- Woloszczak E (1895) Z granicy flory zachodnio- i wschodnio- karpackiej. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej* **31**, 119-159.
- Wright DH (1983) Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* **41**, 496-506.
- Wright S (1940) Breeding structure of populations in relation to speciation. *American Naturalist* **74**, 232–248.
- Xie Y, MacKinnon J, Li D (2004) Study on biogeographical divisions of China. *Biodiversity and Conservation* **13**, 1391–1417.
- Zemanek B (1992) The phytogeographical character of the north-western part of the Eastern Carpathians (S.E. Poland). *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich* **107**, 265-280.
- Zhang LB, Comes HP, Kadereit JW (2001) Phylogeny and quaternary history of the European montane/alpine endemic *Soldanella* (*Primulaceae*) based on ITS and AFLP variation. *American Journal of Botany* **88**, 2331-2345.

Figure Legends

- Fig. 1** Global patterns of vascular plant species richness. (a) number of species per ecoregion (after Kier *et al.* 2005) (b) global environmental model for predicting species richness (after Kreft & Jetz 2007).7
- Fig. 2** (a) *Carex curvula*'s habitus (Taillefer Massif, Dauphiné Alps, France).11
 (b) Meadows dominated by *C. curvula* on the Belledonne Massif (Alps, France); in the insert, the dense vegetation matrix formed by the species in the Parâng Mountains (Romanian Carpathians).
- Fig. 3** The three different approaches used in the study of biogeographical regionalization. Variables from any one theme, or any combination of variables from the three, can be used, depending on the purpose of the study (after Mackey *et al.* 2008).28
- Fig. 4** The barriers (in red) identified using the Monmonier's algorithm on a dataset of 420 relevés of vegetation in Europe (alpine meadows of *Carex curvula*). The first five barriers are ranked following their importance (a→e); they have the tendency to isolate firstly the floristically eccentric plots. The analyses were performed using *Barrier version 2.2* (Manni *et al.* 2004); the floristic distances between the relevés were based on Jaccard's index (ADE4 software, Thioulouse *et al.* 1997).30
- Fig. 5** The phytogeographical barriers described within the European Alpine System (EAS). (a) the subdivision of EAS proposed by Ozenda (1985): the peri-adriatic subsystem (A), the intra-alpine subsystem (I), the north-prealpine subsystem (J) and the Hercynian subsystem (H). (b) the location of floristic barriers in the Alps, after Ozenda (1985). (c) the phytogeographical regions of the Pyrenees (following the descriptions of Gruber 1978). (d) the floristic barrier that separate the two parts of Carpathians had different locations, depending on the considerations of divers biogeographers (1→5); the most important one is located along the Lupkow Pass – no. 3 in the figure (after Zemanek 1992).32
- Fig. 6** The biogeographical groups and breaks for the alpine belt of the EAS.34
 (A) The four phytogeographical groups (clusters) revealed by the analysis of the alpine vegetation of the EAS (cf article 2): the Pyrenean (red), the Alpine (grey), the Carpathian (black) and the Balkan (blue) groups. Despite the inclusion of the Dinaric alpine belt within the Carpathian group, its position is still problematic (very limited data available for the high mountains of Macedonia and Bosnia-Herzegovina). The arrows show the location of the biggest discordances between the geographical vs. floristic distances between the neighbor regions: in green – little floristic distances vs. big geographic distances, in orange – big floristic distances vs. little geographic distances.
 (B) Left side, (a)-(d): the importance of phytogeographical breaks (1 to 3) for the alpine belt of the EAS revealed by the sequential partition of the alpine vegetation in k groups (2 to 4). Right side, (a)-(d): the proportion of every phytogeographical group within each geographical region.
- Fig. 7** Potential bioclimatic habitat diversity in the Alps and Carpathians. The model was based on the annual degreedays, annual precipitation and potential direct radiation. Contrary to the Alps, the South-Eastern Carpathians are characterised by a big homogeneity for these macroclimatic variables; the most important variation are at local level, determined by the relief topography (insert). This map was provided by Niklaus Zimmermann (WSL, Birmensdorf, Suisse), within the European project IntraBioDiv (GOCE-CT-2003-505376).38
- Fig. 8** Display of 1359 alpine relevés from Carpathians on the axis-1 and axis-2 ordination plan of the Canonical Correspondance Analysis (CCA). Relevés with *Carex curvula* (○) are indicated with a symbol size proportional to the abundance of the species in the relevé. Dots are for relevés without *Carex curvula*. Canonical weights of local-scale environmental variables are indicated in the lower insert. Eigenvalues of the CCA analysis are indicated in the upper insert.39

Fig. 9 Display of the alpine relevés from Carpathians on the silicicolous bedrock and the most important dominant species on the CCA axis-1 and axis-2 ordination plan. Relevés with *Carex curvula* (○) are indicated with a symbol size proportional to the abundance of the species in the relevé. Ellipses were drawn to contain 70% of, respectively: *Carex curvula* containing relevés (black), undisturbed subalpine community (red), very disturbed alpine communities (blue). Canonical weights of local-scale environmental variables are indicated in the left insert. Eigenvalues of the CCA analysis are indicated in the right insert. Positions of the following dominant species are indicated: *Carex curvula*, *C. pyrenaica*, *Cerastium cerastoides*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca airoides*, *F. nigrescens*, *Juncus trifidus*, *Luzula alpinopilosa* subsp. *obscura*, *Nardus stricta*, *Oreochloa disticha*, *Ranunculus crenatus*, *Salix herbacea*, *Sesleria bielzii*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*. **40**

Fig. 10 The very dense alpine meadows dominated by *Carex curvula* in the Romanian Carpathians, on the very steep slopes of: (a) Buhăiescu Mic et Mare (Rodna Mountains) and (b) Vânătoarea lui Buteanu (Făgăraș Mountains). **41**

Fig. 11 Simple (altitudinal) models of the distribution of the actual alpine belt (A) and of the putative one during the Würm glaciations (B) in the Carpathians. (A) in black, areas with altitude > 2000 m; (B) in black, areas with altitudes between 1000 and 1600 m; in white, presumptive areas above the snowline during the last glacial (1800 m, Vuia 2005). **73**

Fig. 12 Geographical distribution for the two identified haplotypes of *Carex curvula*: blue – W haplotype and green – E haplotype. The analysis included also populations sampled subsequently to the phylogeographical analysis, as well as *Carex curvula* subsp. *rosae* populations (total=454 individuals). *C. c.* subsp. *rosae* (the squares) shows the same W haplotype as the *C. c.* subsp. *curvula* in the Alps. **75**

Fig. 13 (A) The location of the putative secondary refugium of *Carex curvula* in the Dauphiné Alps: the Belledonne (a), Grandes Rousses (b) and Taillefer (c) massifs. (B) Potential peripheral refugia of alpine plants in the Alps during the last glacial maximum (after Schönswetter *et al.* 2005). Blue areas refer to glacial refugia on calcareous bedrock and red areas to those on siliceous bedrock. The black line gives the maximum extent of the ice sheet, and the white line indicates the glacial snow line. ... **76**

Fig. 14 (a) Neighbour-joining analysis for the *Carex curvula*'s populations from the south-western part of the Alps and Pyrenees. Eleven populations of *Carex curvula* subsp. *rosae* from the Alps and Pyrenees were included as well. The tree was based on the Nei's distance (Lynch & Milligan 1994) between the populations. The numbers indicate the bootstrap values (% of 1000 replicates). (b) The geographical location of analyzed populations. **77**

Fig. 15 (a) Display of the individuals of *Carex curvula* subsp. *curvula* and *C. c.* subsp. *rosae* on the axis-1 and axis-2 ordination plan of the Principal Coordinate Analysis (PCoA), based on Jaccard distances between the AFLP phenotypes. The location of the populations is shown in Fig. 14. (b) Separate PCoA of the *C. c.* subsp. *curvula*'s individuals. (c) Separate PCoA of the *C. c.* subsp. *rosae*'s individuals. **78**

Fig. 16 Genetic diversity indices calculated for the populations of *Carex curvula* subsp. *curvula* from the Alps (CcAlp), Dauphiné Alps (CcDaup), Pyrenees (CcPyr) and populations of *C. c.* subsp. *rosae* (C_rosae). The groups are those detected in the Neighbour-joining analysis (Fig. 14 a) and PCoA (Fig. 15 a). The groups with the same letters showed values that were not significantly different (ANOVA, post-hoc Tukey test, all $p < 0.03$). **79**

Fig. 17 The private AFLP markers for *C. c. curvula* (Cc) and *C. c. rosae* (Cr). The total number of markers for each taxa was down-weighted by the number of analyzed populations. **81**

- Fig. 18** The mean frequency of diagnostic markers for *C. c. rosae* in the different *C. c. curvula*'s groups (the groups and the colours as in Fig. 14). The diagnostic markers for *C. c. rosae* were considered based on their distribution in the populations of the taxa, compared with the presence in the *C. c. curvula*'s populations (G test for independence, $p < 0.05$). The groups with the same letters showed values that were not significantly different (ANOVA, Tukey test, $p < 0.005$).**80**
- Fig. 19** Genetic diversity indices calculated for the populations of *Carex curvula* subsp. *rosae* from the Alps (CrA) and Pyrenees (CrP).**83**
- Fig. 20** Potential connections between species diversity and genetic diversity (after Vellend & Geber 2005).**110**
- Fig. 21** Parallel between the levels and the indices of diversity.**111**

Table des matières

Preface	3
Introduction générale	6
1. La biogéographie : la distribution géographique des espèces et des gènes	6
2. Les pelouses alpines à <i>Carex curvula</i> , un système insulaire	9
3. Plan du manuscrit	12
Article 1	14
Carpathian chorology of <i>Carex curvula</i> All., within European alpine system	
Abstract	15
Introduction	16
Discussions	17
Acknowledgements	21
References	23
Rezumat	26
I. Patrons de diversité interspécifique dans les pelouses à <i>Carex curvula</i>	27
I.1. Introduction : Approches méthodologiques pour identifier les barrières biogéographiques et la biogéographie de l'étage alpin dans le SAE	27
I.1.1. La régionalisation biogéographique	27
I.1.2. Méthodes de classification biogéographique	29
I.1.3. La biogéographie de l'étage alpin dans le SAE	30
I.2. Diversité floristique des pelouses alpines à <i>Carex curvula</i> dans le SAE	32
I.3. La place des pelouses alpines à <i>Carex curvula</i> dans les Carpates	36
Article 2	44
Biogeographic regions of the European Alpine System: a case study of the widespread alpine grasslands dominated by <i>Carex curvula</i>	
Abstract	45
Introduction	46
Materials and Methods	48
Results	51
Discussion	55
Conclusions	60
References	61
Acknowledgements	64
Supplementary Material	64
II. Patrons de diversité génétique intraspécifique chez <i>Carex curvula</i> (s.l.)	69
II.1. Introduction. L'histoire Quaternaire des espèces alpines : l'approche phylogéographique	69
II.2. La phylogéographie de <i>Carex curvula</i>	74
II.3. La vicariance <i>Carex curvula</i> subsp. <i>curvula</i> – <i>Carex curvula</i> subsp. <i>rosae</i>	80
Article 3	84
Post-glacial history of the dominant alpine sedge <i>Carex curvula</i> in the European Alpine System inferred from nuclear and chloroplast markers	
Abstract	85
Introduction	86
Materials and Methods	88
Results	95
Discussion	98
Conclusions	104
References	104

Acknowledgements	109
III. Corrélations entre la diversité floristique (interspécifique) et la diversité génétique (intrasécifique)	110
III.1. Introduction. Hypothèses sur les covariations spatiales entre diversité génétique et floristique	110
III.2. La dynamique des espèces et des gènes dans le SAE	114
Article 4	117
No positive correlation between species and genetic diversity in European alpine grasslands dominated by <i>Carex curvula</i>	
Abstract	118
Introduction	119
Methods	121
Results	127
Discussion	130
Conclusion	133
Acknowledgements	134
Literature cited	135
Supplementary Material	138
Conclusions générales et perspectives	143
Références bibliographiques	147
Figure Legends	157

Résumé

Les pelouses alpines à *Carex curvula* (laïche courbée) constituent l'une des formations les plus emblématiques de l'étage alpin des montagnes européennes. Cette thèse se présente comme une contribution à l'étude des patrons de la diversité génétique de *Carex curvula* et des patrons de la diversité floristique des pelouses alpines à *Carex curvula* en Europe.

Dans un premier temps, ce travail examine la variabilité floristique des pelouses dominées par *C. curvula* et tente d'identifier les forces qui ont joué le rôle le plus important dans la structuration des espèces de l'étage alpin acidiphile européen. Les résultats des analyses montrent qu'il existe une variabilité importante pour la distribution de la diversité interspécifique et seulement une correspondance partielle entre la position des barrières biogéographiques de l'étage alpin et les grandes distances géographiques qui séparent les massifs montagnards. Il ressort nettement que les forces qui ont joué le rôle le plus important dans la structuration floristique de l'étage alpin acidiphile européen sont de nature historique et dans une moindre mesure de nature écologique.

Ensuite, nous explorons la distribution de la diversité génétique dans les populations de *C. curvula* dans un contexte phylogéographique. L'impact des glaciations quaternaires correspond à deux histoires différentes pour les flores alpines dans les montagnes de l'ouest et de l'est du continent européen. Chez *C. curvula*, les mécanismes de recolonisations postglaciaires auraient impliqué un large vague de migration est-ouest dans les Alpes et une migration verticale beaucoup plus locale dans les Carpates. Les Pyrénées auraient été colonisées plus récemment, à partir d'un refuge secondaire localisé dans les Alpes du Sud-Ouest.

Enfin, dans un troisième temps, nous nous intéressons au problème des relations entre la diversité génétique et floristique, en analysant la diversité locale des espèces dans les pelouses à *C. curvula* et la diversité génétique de l'espèce dominante. Le manque de corrélation positive entre les deux niveaux de la diversité est expliqué par des réponses différentes des gènes et des espèces aux grands changements climatiques qui sont intervenus au cours du Quaternaire.

Nous concluons sur les perspectives de biogéographie comparative ouvertes par ce travail, en particulier sur l'articulation souhaitée entre les efforts de modélisation de la distribution biologique, la phylogéographie et l'écologie évolutive.

Summary

The alpine meadows dominated by the sedge *Carex curvula* are among the most emblematic plant communities of the alpine vegetation of the European mountains. This work aims at exploring the spatial patterns of genetic diversity within *C. curvula* and the spatial patterns of species diversity in the meadows where *C. curvula* is dominant. This comparative study has been conducted throughout the whole distribution area of this type of alpine ecosystem in Europe.

First, this work examines the floristic variability of the *C. curvula* communities and tries to identify the most important drivers for the species distribution within the European alpine belt. The results show an important variation in the spatial distribution of species diversity among mountain ranges. The floristic boundaries match only partly the geographical limits. The current species distribution in the alpine belt of the high mountains in Europe has to be related primarily to large-scale, historical drivers and only secondarily to local-scale, ecological determinants.

Then, we study the phylogeographical patterns of *C. curvula* using nuclear and chloroplastic molecular markers. The spatial distribution of genetic diversity highlights a contrasting impact of Quaternary glaciations in the Eastern and Western part of Europe. Based on genetic data, we infer a large East-West recolonization wave in the Alps and local, upward migration events in the Carpathians after ice retreat. We hypothesize recent long-distance dispersal from a secondary glacial refugium located in the South-Western Alps to explain genetic diversity observed within Pyrenean populations.

Finally, we explore the relationships between genetic and floristic diversity. Our result support a lack of positive correlations between the two levels of diversity, contrary to what is suggested by several theoretical works. We explain this situation by a contrasting history of genes and species in response to the spatial range dynamics driven by temperature fluctuations during the Quaternary.

To conclude, we call for further multidisciplinary studies (including species distribution modelling) to investigate the biogeography of these alpine meadows in a context of global change.