



HAL
open science

Situation des structures de diversité génétique dans l'enquête écologique

Alex Baumel

► **To cite this version:**

Alex Baumel. Situation des structures de diversité génétique dans l'enquête écologique. Biodiversité et Ecologie. Aix-Marseille Université, 2013. <tel-00819332>

HAL Id: tel-00819332

<https://theses.hal.science/tel-00819332v1>

Submitted on 3 May 2013

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.



HAL Authorization

Université Aix Marseille

Mémoire pour l'obtention de l'habilitation à diriger des recherches

**Situation des structures de diversité génétique
dans l'enquête écologique**

Alex Baumel

**Institut Méditerranéen de la Biodiversité et d'Écologie marine et continentale
IMBE, UMR CNRS 7263 - IRD 237**

Lundi 11 Mars 2013

Composition du jury :

Arndt Hampe, DR INRA, UMR 1202 BioGeCo, Rapporteur

Stéphanie Manel, Prof AMU, UMR 151 LPED, Rapporteur

Malika Ainouche, Prof RENNES I, UMR 6553 ECOBIO, Rapporteur

Frédéric Médail, Prof AMU, UMR 7263 IMBE, Examineur, Président du jury

Didier Aurelle, MC AMU, UMR 7263 IMBE, Examineur

Avant-Propos

Après une formation en écologie à l'Université de Grenoble I, j'ai découvert la recherche en 1997 à l'Université de Rennes I dans l'UMR 6553 Ecobio. Suite à mes travaux de thèse sur la position phylogénétique et l'évolution du génome allopolyploïde de *Spartina anglica*, j'ai été recruté en 2002 par l'Université Aix Marseille III pour développer les méthodes d'investigation de la diversité génétique des plantes au sein de l'UMR 6116 IMEP. Le développement du laboratoire et la mise en œuvre des méthodes ont véritablement pris leur essor avec le recrutement de Marianick Juin (AI CNRS) et de Nathalie Duong (Technicienne AMU) en 2005. Les premières années de recherche à l'IMEP ont été laborieuses mais aussi riches d'enseignements ; ce fut l'occasion d'une immersion dans l'écologie et sa pluralité. Dix années plus tard, je constate que je n'ai pas plus de préférence pour les approches « marqueurs » pour étudier la diversité génétique que pour les approches « terrains » pour étudier la niche et la distribution des plantes. Cela tombe bien, ces deux démarches sont complémentaires, mais il fallait pour ce mémoire choisir une ligne d'entrée, et par respect de mes aspirations premières, et du profil initial de mon recrutement, j'ai choisi celle de la diversité génétique.

Les phénomènes étudiés par les sciences du vivant sont complexes. Que peut apporter un chercheur, de son point de vue particulier, d'un champ d'investigation réduit, et de par ses moyens limités, à la compréhension de tels phénomènes ? Le sujet de ce mémoire s'inscrit dans ce registre, tout en précisant : « Quelle est la situation des analyses de la diversité génétique dans la recherche en écologie ? »

Il est parfois difficile de formuler nos idées, de défendre la problématique de nos recherches, et leur originalité ; c'est un problème qui concerne aussi bien les chercheurs que les étudiants de troisième cycle. Cette difficulté se cristallise au moment de la rédaction et de la publication et se trouve exacerbée par la nécessité de rédiger en langue anglaise. A cela s'ajoute une dépréciation de la littérature grise, celle qui, dans notre langue maternelle, nous permet de travailler nos raisonnements. Il n'y a pas de solution simple à ces difficultés, cependant il peut être utile de chercher à structurer et éclairer nos raisonnements en cernant le rôle et la situation de nos spécialités dans le domaine plus large, du thème de notre recherche. Il peut être aussi utile de vulgariser nos travaux pour en trouver le sens, la portée générale. L'inspiration de ce mémoire provient tout d'abord de la littérature grise de collègues, qui mériterait d'être mieux diffusée, tels que la synthèse courte et efficace sur la généralisation en écologie de la thèse de Pascal Campagne (2007) ou la thèse de Philippe Choler (2002) sur la biogéographie fonctionnelle et évolutive des pelouses alpines, ensuite les ouvrages de vulgarisation de Stephen Jay Gould (1989), de Jonathan Silvertown (2005), de Pascal Picq (2007), de Michel Morange (2003), de Michel Onfray (2006), et enfin dans la critique philosophique de Massimo Pigliucci et Jonathan Kaplan (2006).

J'ose espérer que ce mémoire, en vue de l'obtention de « l'habilitation à diriger des recherches », trouvera sa vocation auprès des étudiants de troisième cycle.

Marseille, le 5 Mai 2012.

Sommaire

(I) Démonstration, expérience ou enquête ?	4
Le théâtre d'ombres	4
Confusions et extrapolations difficiles	7
Le généticien des populations, physicien ou détective ?	10
Illustration du rôle modeste de la génétique dans l'enquête écologique	11
Un autre exemple	14
Le modèle de divergence avec flux de gène	15
Le temps évolutif et le temps écologique ne font qu'un !	17
Conclusion à la première partie	18
Résumé de la première partie	22
(II) Histoires singulières et répétées des plantes du bassin méditerranéen	23
Diversité, disparités et distribution, vues régionales	24
Diversité, disparités et distribution, vues locales	25
Origine d'une endémique provençale	27
Niche et persistance sont la manifestation du phénomène évolutif	34
Enquête paléo-démographique	36
Des structures génétiques qui attendent une explication écologique	40
En quête de généralisation	41
Phylogéographie d'une espèce commune	44
Conclusion à la seconde partie	49
Résumé de la deuxième partie	53
(III) Conclusion générale	54
(IV) Perspectives de recherche	55
Bibliographie	59

(I) Démonstration, expérience ou enquête ?

Les structures de diversité génétique sont les connaissances produites par les méthodes d'étude du polymorphisme héréditaire. Cette définition, simpliste, a le mérite de souligner qu'une structure n'est pas le phénomène à l'étude mais le résultat de la recherche. Par structure il faut donc comprendre : mis en évidence de la disposition des variants génétiques les uns par rapport aux autres dans un espace donné. Les lois de l'hérédité tissent des liens entre les variants génétiques ; le mot structure est donc bien adaptée à ce que l'on décrit, disposition et interdépendance des éléments (Le Petit Larousse 1995).

Bon gré, mal gré, il faut bien désigner nos recherches pour se situer dans la communauté scientifique, heureusement les étiquettes ne manquent pas. L'étude de la diversité génétique de populations naturelles, de la phylogénie de variants génétiques, pour comprendre la distribution et l'écologie des organismes, s'inscrit ainsi dans les thèmes de la « Génétique du Paysage » (Manel 2003), de la « Biogéographie évolutive » (Blondel 1997), de « l'Écologie moléculaire » (Burke et al. 1992), de la « Phylogéographie » (Avice 1987), de la « Génétique écologique » (Ford, 1964), de la « Biosystématique » (Camp and Gilly 1943) ou de la « Gèneécologie » (Turesson 1922). Les épistémologues s'offusqueront certainement de cette liste mettant dans un même panier divers courants de pensée, des approches différentes ou mêmes des objectifs différents. Certes ces références ne sont pas interchangeables, je veux juste souligner ici qu'elles représentent les bases des domaines de recherche en question ici, et que bon nombre de questions posées dans ces publications sont toujours d'actualité.

Le théâtre d'ombres

En écologie, en biologie évolutive, les chercheurs sont confrontés à la difficulté d'explorer des systèmes complexes tout en respectant le principe de parcimonie dans l'élaboration des hypothèses. Un premier aspect des difficultés étant que les observations du système étudié sont des représentations incomplètes, fausses, des phénomènes sous-jacents. Les causes se confondent, le déroulement des événements se perd et nous interprétons les faits avec les concepts du moment. Bref, dans nos recherches, l'observation, le fait sur lequel on appuie nos réflexions, n'est pas dispensé d'une critique philosophique, pas moins en tout cas que dans les sciences dites « molles ». Malgré la technicité de nos outils moléculaires, analytiques, nos résultats sont en eux-mêmes des objets intellectualisés et formatés par nos conceptions.

Pigliucci et Kaplan (2006) soulignent les carences de la critique, voir la paresse philosophique, des biologistes et généticiens étudiant l'évolution. Ils s'appuient sur des erreurs de raisonnement assez simples et évidentes pour des thèmes classiques de l'enseignement : notion de « forces évolutives », de modèle nul, d'unité de sélection. Le cas le plus flagrant est la définition du gène, alors que le génie génétique ne cesse de progresser (OGM, thérapie génique, génome

synthétique) nous n'avons toujours pas de concept de gène réunissant le cadre de lecture (séquence d'ADN transcrite) et le déterminant héréditaire du phénotype.

Pigliucci et Kaplan introduisent leur ouvrage philosophique par la métaphore du théâtre d'ombres proposée initialement par Shipley (2000). A première vue, le message présenté par cette métaphore ressemble à celui porté par l'allégorie de la Caverne de Platon : l'impossibilité d'accéder à la réalité à partir de nos observations. Il y a pourtant une différence cruciale ; pour Platon la réalité est inaccessible et doit être cherchée dans un autre monde (idéalisme). Bien au contraire la métaphore du théâtre d'ombre, que nous allons présenter, ne rejette pas le matérialisme mais présente la recherche dans un schéma logique tenant compte de l'impossibilité de déduire les causes à partir de l'observation directe.

L'idée de la métaphore est que les biologistes étudiant l'évolution sont les spectateurs d'une pièce de théâtre d'ombres. L'histoire qui leur est raconté est le résultat de plusieurs processus: le scénario, le jeu des marionnettistes, la forme des marionnettes et leur construction, la source de lumière, sa trajectoire et enfin les ombres portées. L'ensemble de ces mécanismes sont sous-jacents à la pièce de théâtre, ils en sont les causes. De plus chaque spectateur aura son propre sentiment de la pièce de théâtre à partir de son vécu et de son émotion du moment.

En tant que scientifiques nos idées sont conditionnées par nos outils, eux même déterminés par les politiques soutenant la recherche. La recherche n'est pas que l'affaire de concepts et le choix même des sujets de recherche dépend de nos outils. Bachelard démonte l'idée d'une objectivité absolue du scientifique : *« L'observation scientifique est toujours une observation polémique ; elle confirme ou infirme une thèse antérieure, un schéma préalable, un plan d'observation ; elle montre en démontrant ; elle hiérarchise les apparences ; elle transcende l'immédiat ; elle reconstruit le réel après avoir reconstruit ses schémas. Naturellement, dès qu'on passe de l'observation à l'expérimentation le caractère polémique de la connaissance devient plus net encore. Alors il faut que le phénomène soit trié, filtré, épuré, coulé dans le moule des instruments, produit sur le plan des instruments. Or les instruments ne sont que des théories matérialisées. Il en sort des phénomènes qui portent de toutes parts la marque théorique »* (Bachelard 1934, p16). Dans son *« Histoire de la Biologie moléculaire »* Michel Morange remarque aussi le rôle important de l'instrumentation, et des subventions en faveur des techniques physico-chimiques, dans le développement en biologie d'une philosophie réductionniste fortement influencée par les physiciens, qui mena à la naissance de la Biologie moléculaire, terme d'ailleurs inventé par Warren Weaver de la fondation Rockefeller (Morange 2003, p111).

En science, comme au théâtre, le phénomène est donc rapporté par une communauté d'observateurs chacun apportant sa description des faits. Pour simplifier ou par optimisme, il faut à ce stade supposer que l'analyse des données devrait produire un résultat objectif, c'est « l'ombre statistique ». A partir de celle-ci les scientifiques ont pour objectif de comprendre les mécanismes sous-jacents aux phénomènes étudiés. Il est impossible de reconstituer la forme de la marionnette

à partir de son ombre si on ne maîtrise pas tous les facteurs du problème. Quel que soit le phénomène étudié, il est donc impossible de révéler directement les mécanismes à partir des observations (Figure 1). L'analyse des observations conduit à proposer un « modèle causal », fait d'hypothèses, qui servira à dessiner les objectifs de nouvelles recherches. Grâce aux expériences dans des systèmes simplifiés, à la modélisation ou à de nouvelles observations (expériences de « terrain ») de nouvelles « ombres » seront alors produites. Ces structures prévues par le modèle causal seront comparées aux observations initiales (« l'ombre statistique » initiale) pour valider ou réfuter le modèle ou certaines parties de celui-ci. Des connaissances additionnelles, produites indépendamment, venant éventuellement d'autres disciplines, seront alors fort utiles pour optimiser le modèle et améliorer les déductions réalisées à partir de celui-ci.

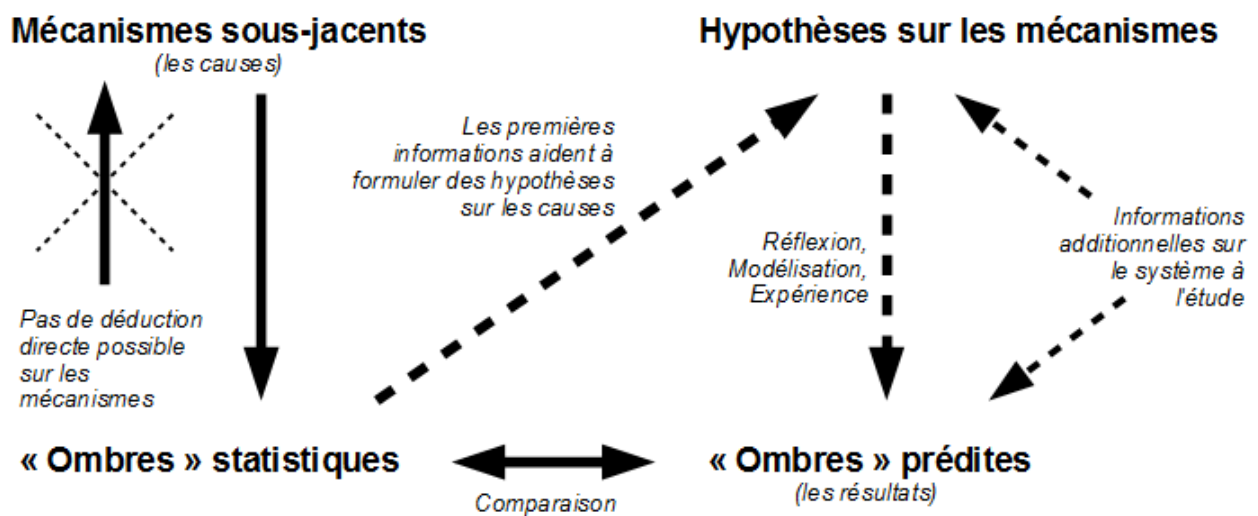


Figure 1 : Schéma d'une démonstration, adapté à partir de Pigliucci et Kaplan (2006).

Il faut bien comprendre que le schéma de la figure 1 est une sorte d'algorithme qui progresse par répétitions et améliorations successives du modèle. Il s'agit donc d'une démarche circulaire qui par sa répétition conduit éventuellement à un ajustement entre la logique du modèle et les observations. La tautologie est en quelque sorte au centre de la démarche. Cependant, l'histoire des sciences nous montre que cet ajustement entre modèle, ou théorie, et observations, désiré par le chercheur, puis défendu bec et ongle, n'est généralement que provisoire. De nouvelles données, nouvelles analyses, ou de nouveaux concepts perturbent ou détruisent le modèle. Stephen Jay Gould (1989) montre très bien cela quand il décrit l'histoire des interprétations de la faune fossile d'Ediacara. L'histoire des ruptures épistémologiques est toujours passionnante ; le rejet du géocentrisme par Copernic ou encore les recherches sur le facteur transformant puis la découverte de l'ADN en tant que support des gènes (Morange 2003) : « Enfin,

et c'est peut-être le plus important, l'expérience d'Avery fut la première qui ébranla, dans l'esprit de nombreux biochimistes et généticiens, la conviction que les gènes étaient des protéines ».

La métaphore du théâtre d'ombres décrit donc une démarche itérative, où l'empirisme a un rôle important, plus complexe que le duo théorie/expérience. Les recherches en écologie s'appuient nécessairement sur des connaissances de plusieurs types issues d'approches et de méthodologie différentes. Par exemple un thème classique de l'écologie est d'expliquer la distribution des espèces, pour cela des connaissances relevant de la biologie (physiologie) et de l'écologie (écophysiologie, dispersion, assemblage des communautés) devront être intégrées pour construire le modèle causal. Nous allons montrer que les analyses de structure de la diversité génétique relient les phénomènes agissant au niveau des populations aux facteurs du changement des écosystèmes.

Confusions et extrapolations difficiles

Il faut pour être honnête, corriger une appréciation trop élogieuse de la génétique des populations, fréquente dans les domaines des recherches en écologie et sur la biodiversité. A première vue, la génétique des populations, dotée de théories mathématiques, représenterait la partie « dure » de l'écologie, de la biologie des populations ou encore des sciences de l'évolution, offrant la possibilité d'approches réductionnistes puissantes. La génétique des populations, issue de la synthèse entre génétique et théorie de l'évolution, s'est construite sur des modèles mathématiques (Hartle et Clark 2007). Les travaux empiriques ou expérimentaux ont testé ces théories et ont validé de nombreux aspects de la théorie synthétique de l'évolution ; les travaux pionniers de Theodosius Dobzansky (1937) ou de Luca Cavalli-Sforza dans les années 60 (voir plus particulièrement l'histoire de ses recherches dans les vallées italiennes dans Cavalli-Sforza et Cavalli-Sforza 2008) sont passionnants de ce point de vue. La modélisation mathématique de la structure génétique (Fisher 1930) progresse toujours comme le montre le développement de la théorie de la coalescence (Kingman 1982) qui est le socle des progrès en phylogéographie (Knowles 2009).

Cependant, un malentendu s'est construit visant à assimiler des phénomènes évolutifs à des phénomènes physiques, ainsi parle-t-on de « forces évolutives » pour décrire la dérive génétique, la sélection naturelle ou la migration. Certes ces phénomènes changent la composition génétique des populations, mais l'emploi de la métaphore de la force suppose une prévision possible, un certain déterminisme. La dérive génétique est-elle à l'instar d'une force physique ? Tirons 10 fois à pile ou face avec une pièce de monnaie, résultat : 7 piles et 3 faces, répétons la procédure, résultat : 5 piles et 5 faces, et ainsi de suite. Chaque phase de 10 tirages donne un résultat différent, est-ce là le résultat attendu d'une force ? La métaphore de la force est déroutante car elle suppose d'une part un déterminisme qui « pousse » (tel un vecteur) et d'autre part que la dérive génétique est un processus. Si on se réfère à la définition du mot dans le Petit

Larousse alors il est difficile de nommer ainsi un phénomène stochastique tel que la dérive (processus = enchaînement ordonné de faits ou de phénomènes, répondant à un certain schéma et aboutissant à un résultat déterminé).

Cette critique est formulée par Pigliucci et Kaplan (2006) pour la dérive génétique mais aussi pour la sélection. Leur critique prend alors tout son sens car elle souligne une confusion fréquente. Il y a tout d'abord l'explication de l'évolution par sélection naturelle avec ces trois conditions (variation du trait, corrélation entre la variation à ce trait et le succès reproducteur, hérabilité du trait). Cette explication décrit un mécanisme, c'est un modèle. Puis viennent les résultats de la génétique quantitative (valeur sélective, hérabilité), qui par leur formalisation mathématique ont été pensés, utilisés en terme de modélisation prédictive de l'évolution des populations. En cela réside la confusion portée par le concept de force :

- Le modèle de sélection est utile pour comprendre les relations qu'il y a entre phénomènes génétiques à l'œuvre dans les populations, le polymorphisme phénotypique et l'environnement.
- Mais la survie et le succès reproducteur d'un organisme sont déterminés par les processus physiques avec lesquels cet organisme interagit et du déroulement de ces processus physiques.
- En aucun cas les mesures d'hérabilité ou de fitness ne décrivent ces processus physiques (Pigliucci et Kaplan 2006 p31). Autrement dit les mesures de fitness et d'hérabilité sont des résultats statistiques et ne sont pas en elles-mêmes des relations de cause à effets.

Enfin s'ajoute la complexité des interactions : la dérive génétique et l'évolution sous sélection ne sont pas séparables puisque le tirage limité des allèles au moment de la reproduction est toujours actif et s'accroît quand la pression de sélection s'applique. Si dérive et sélection ne peuvent être séparées alors pourquoi les présenter comme deux forces ? Il y a donc une confusion entre (1) l'explication mécaniste des phénomènes, séparément les uns des autres, dans un cadre pédagogique ou de modélisation, et (2) l'interprétation de structures de diversité génétique qui émergent de l'interaction de ces phénomènes.

Autre incontournable de tout enseignement de génétique des populations, le modèle d'Hardy Weinberg est-il approprié comme modèle neutre de structure génétique ? Est-il pertinent de présenter un modèle de population sans histoire et sans évolution ? Pourtant nous savons que le modèle d'Hardy Weinberg ne sert qu'à tester la panmixie, mode d'association aléatoire des allèles. D'autant que quand on le teste dans les populations naturelles il ne s'agit pas du mode de reproduction à l'œuvre dans les populations qui est testé mais du cumul historique des événements de brassage génétique s'étant déroulé dans les populations ancestrales.

Bref un plus grand réalisme devrait être de mise dans les enseignements de la génétique des populations : dans l'utilisation des mots et l'application des théories (ci-dessus) et la prise en compte de la dimension historique des phénomènes (ci-dessous). Des travaux, des synthèses invoquent la possibilité de modéliser la réponse des populations au changement climatique sur plusieurs générations en s'appuyant sur les équations de la génétique quantitative et des mesures d'héritabilité (Etterson et Shaw 2001, voir aussi Jump et Penuelas 2005) : « *Predicted rates of evolutionary response are much slower than the predicted rate of climate change* », Etterson et Shaw 2001). Mais l'objectif de prédiction, si séduisant actuellement, est-il pertinent ? Les limites à un tel objectif sont d'abord philosophiques : les sciences de l'évolution comme la génétique des populations reposent sur des théories, des faits et des méthodes reproductibles, mais les phénomènes à l'œuvre ont une histoire, ils suivent des trajectoires singulières (idiosyncrasie). Pour illustrer cela Cooper (1998) décrit la biologie comme une rivière coulant entre deux berges l'une étant la physique, l'autre la chimie, et le flot complexe de l'eau, contrainte par les berges, étant la contingence des phénomènes biologiques. En dehors d'un cadre expérimentale (cage à drosophiles, culture cellulaire, culture en jardin) les phénomènes se font dans un espace à la fois géographique et écologique, lui-même doté d'une histoire.

Ensuite les limites à la prédiction sont connues, empiriques. Certes les généralisations sont possibles : les changements de fréquences alléliques dans les populations, répondent bien à des processus universels. Des corrélations entre traits de vie, distribution et structure génétique peuvent être réalisées (Hamrick et Godt 1996, Gitzendanner et Soltis 2000, Honnay et Jacquemyn 2007) mais l'extrapolation des patrons de flux de gènes à partir d'une combinaison connue de traits reste difficile (Duminil 2006, 2007, Aparicio et al, 2012). Les recherches de Peter et Rosemary Grant ont apporté de nombreuses observations sur le fait évolutif en situation de changement climatique. De 1972 à 2001 ils ont suivi les fluctuations de la taille du corps et de la taille et de la forme du bec de *Geospiza fortis* et *Geopiza scandens* sur une île de l'archipel des Galapagos (Grant et Weiner 2002, Grant et Grant 2002). Leurs résultats sont très clairs : sur une période de temps aussi courte que 30 années les changements phénotypiques observés chez les deux pinsons ne pouvaient pas être prévus au début de l'étude. De plus, s'ils avaient interrompus leur étude au bout de 10 ans leur conclusions eussent été différentes !

Le généticien des populations, physicien ou détective ?

Explorant l'héritage de l'évolution des populations le généticien est, comme tout écologue, face à des phénomènes complexes s'emboîtant les uns dans les autres dans le temps et l'espace. En cherchant le mécanisme des phénomènes le risque est de ne retenir que la part déterminée des phénomènes, c'est à dire de donner plus d'importance au résultats où la mécanique, postulée *a priori* explique le phénomène (Bachelard 1934). Selon Pigliucci (« *Are ecology and evolutionary biology "soft" sciences?* » 2002), reconnaître ces difficultés conduit à une démarche scientifique plus réaliste, admettant que les hypothèses et modèles se construisent peu à peu, par l'intégration de connaissances de sources diverses. La démarche scientifique est alors une enquête (« *We should think of ourselves as Sherlock Holmes, not as Isaac Newton.* ») qui saurait ne pas mettre de côté les phénomènes insignifiants *a priori*. Le mode opératoire de l'écologie et de la biologie évolutive s'inscrit dans le concept de consilience quand les preuves apportées de sources indépendantes concourent à une explication commune. Pour résumer, il s'agit de trouver un modèle causal, parcimonieux, compte tenu de l'observation, de l'expérimentation et de la modélisation théorique. Pour cela le travail des chercheurs doit s'appuyer sur une démarche d'induction éliminatrice reposant sur la mise en place de schémas conceptuels (« *logical trees* ») puis d'expérimentation pour réduire le nombre d'hypothèses alternatives et améliorer le modèle.

Pour résumer, l'enquête écologique selon Pigliucci (2002) est en trois étapes ; la première consiste à éliminer les fausses pistes (induction éliminatrice), restreindre le champ d'étude et préciser le modèle, et enfin consilier les preuves venant de sources différentes. Pour des « *déductions fortes* » Pigliucci (2002) souligne l'apport des modèles Bayésiens (Figure 2) pour une approche statistique plus réaliste reposant sur confrontation d'hypothèses multiples et s'affranchissant de l'hypothèse nulle, peu réaliste.

$$P(\text{hypothèse/données}) = \frac{P(\text{hypothèse}) \times P(\text{données/hypothèse})}{P(\text{données})}$$

Prior = connaissance des paramètres et de leur distribution (issu de l'empirisme)

Vraisemblance des données selon le modèle utilisé et les priors (idem analyse de vraisemblance, modélisation)

Probabilité de l'hypothèse en cours d'évaluation

Constante de normalisation qui n'intervient pas dans la décision finale

Figure 2 : Explication de la démarche Bayésienne, d'après Gotelli & Ellison (2004)

Tenant compte qu'une démarche de « déduction forte » sera toujours difficile face à la complexité des phénomènes étudiés, Pigliucci reconnaît que le principal objectif est de délimiter le champs de variation du phénomène. Notons qu'à ce niveau il rejoint Godsoe (2010) montrant qu'on peut définir les limites d'une niche écologique mais pas cette niche elle-même. De mon point de vue, cela veut dire que nous devrions passer plus de temps à débattre de nos raisonnements pour essayer d'en rejeter certaines déductions. Cela implique aussi de pouvoir mener une recherche sur le long terme, s'appuyant sur des données et des compétences différentes de façon à recouper les preuves et à appuyer le raisonnement sur différents aspects des phénomènes à l'étude.

Illustration du rôle modeste de la génétique dans l'enquête écologique

Sur la côte orientale de l'Australie, les collines proches du littoral abritent d'anciennes forêts tropicales humides (« rainforest »). Au nord de la ville de Lismore, et à moins de 10 km de l'océan, sur des collines portant le nom de Nightcap, se trouve une forêt, sur sol volcanique, humide, et plutôt fraîche pour le climat tempéré local. Dominée par de grands arbres (Cunoniaceae, Lauracée, Myrtacée) cette forêt est d'une structure relativement simple. En 2000 l'écologue Robert Kooyman et le botaniste Peter Weston découvrirent dans cette forêt une nouvelle espèce de Protéacée arborescent (Weston et Kooyman 2002). Le « chêne » de Nightcap, *Eidothea hardeniana*, est la deuxième espèce décrite d'un genre d'origine tertiaire et qui aurait vu sa distribution se réduire avec l'aridification progressive de l'Australie durant les 30 derniers millions d'années. Cet arbre « paléo-endémique » est représenté actuellement par une seule population d'environ cent individus dispersés sur 2,5 kilomètres !

Quels sont les conséquences d'une persistance sur le long terme en situation de rareté extrême ? L'étude réalisée par Rossetto et Kooyman (2005) sur *E. hardeniana* réunie dans un seul article des éléments d'écologie comparée et de génétique des populations. En utilisant des analyses multivariées ils montrent qu' *E. hardeniana* se situe sur des sols profonds en association dans un habitat relativement froid et humide pour la zone d'étude et n'ayant pas connu d'incendie depuis les 500 dernières années. Ces conditions sont celles des refuges d'altitude abritant les forêts pluviales reliques. Celles-ci sont fréquentes dans la zone d'étude du Nightcap (154 km²). Comment expliquer alors la faible abondance d'*E. hardeniana* dans cette zone ? En comparant 258 espèces végétales de la zone d'étude, les auteurs montrent qu' *E. hardeniana* partage avec les 9 autres espèces d'arbres rares de la région le fait d'avoir de grosses graines (> 1cm) et un mode de dispersion par des mammifères terrestres. Les fruits d' *E. hardeniana* sont des drupes de 4 cm de diamètre qui tombent au sol à la fin de l'été où ils sont attaqués par des rats (*Rattus fuscipes*) qui n'en mangent pas la chaire amère mais vont creuser dedans pour se nourrir des grosses graines (taux de prédation de 90%). La dispersion loin des pieds mère semble donc peu probable.

Deuxième champ de l'enquête, la diversité génétique du « chêne de Nightcap » échantillonnée sur l'ensemble de la population et révélée par 5 locus microsatellites est relativement haute : aucun locus fixé, une richesse allélique variant de 2 à 8, une hétérozygotie observée de 0.572, et un Fis proche de 0 indiquant une absence de consanguinité. Ces résultats sont surprenants pour une si petite population, les modèles théoriques de dérive génétique supposent qu'une population de moins de 500 individus doit rapidement perdre sa diversité génétique. Ces résultats sont en partie expliqués par le système de reproduction auto-incompatible d' *E. hardeniana* favorisant une reproduction croisée et donc limitant l'apparition d'une consanguinité. La capacité à rejaillir de souche permet aussi de conserver une partie des génotypes sur le long terme. Les auteurs réfutent la possibilité d'un goulot d'étranglement très récent ou d'un échec de régénération démographique en montrant que les adultes et les juvéniles font bien partie d'une même population et que les dernières générations n'ont pas moins de diversité génétique. Le fonctionnement démographique local semble donc assuré. Ne reste alors que l'hypothèse d'une capacité de dispersion trop limitée pour expliquer une distribution aussi restreinte ! Cette hypothèse est supportée par l'analyse de l'autocorrélation spatiale des coefficients de parenté qui montre que la dispersion des gènes ne franchirait que très rarement un éloignement de 400 mètres depuis le pied mère.

L'extrême rareté du « chêne de Nightcap » n'est pas le résultat d'un effondrement démographique récent mais plutôt d'une longue persistance locale causée par une capacité de dispersion très limitée mais compensée par la capacité à rejaillir de souche. En élargissant leur champ d'étude à d'autres arbres de ces reliques de forêts pluviales, les auteurs ont pu montrer que des arbres peuvent persister sur le long terme, en situation d'isolement, sous la forme de toutes petites populations gardant leur pouvoir de régénération démographique (Rossetto et al 2004, Rossetto et al 2008). Ces arbres paléo-endémiques ont une faible capacité de dispersion associée à de gros fruits et de grosses graines et une forte capacité de persistance associée à leur capacité de rejaillir de souche, d'où une « tension entre dispersion et persistance » régulant leur distribution. Les chercheurs concluent sur une note optimiste, difficile à tester mais néanmoins intéressante. Ces arbres, très anciens, et maintenant très rares, vivraient au même endroit depuis le Tertiaire. Leurs populations n'auraient pas atteint une impasse démographique, au contraire elles pourraient encore persister voir étendre leur distribution à partir de leur refuges actuels au gré de nouvelles opportunités climatiques et surtout d'animaux assurant la dispersion de leur fruits et graines.

Le cas botanique exposé par cette étude est séduisant car la découverte d'une nouvelle plante, et plus particulièrement d'un arbre, est de nos jours assez rare. De plus la rencontre au sein d'une même étude, ici présentée en un seul article, d'un éventail diversifié d'approches, étant souvent le fait de spécialités différentes (écologie des communautés, écologie fonctionnelle et génétique des populations) est également assez rare. Pour réunir ces approches les auteurs

développent un discours, utilisant les faits scientifiques (les résultats de l'analyse des données) comme des arguments pour construire les hypothèses sur les phénomènes ayant abouti à la distribution actuelle du Night Cap Oak. Bien sur ces hypothèses s'appuient sur le passé et ne peuvent pas être testées par une véritable expérience, la partie inférieure de la démarche présentée en Figure 1 semble donc être tronquée. Pourtant en comparant les caractéristiques d'*E. hardeniana* aux autres plantes de la zone d'étude, les auteurs vont montrer la vraisemblance d'une partie au moins de leurs hypothèses, la génétique des populations venant ensuite apporter une confirmation sur la capacités limité de dispersion.

La structure de la diversité génétique est donc ici une information additionnelle sur le système à l'étude (Figure 1). En s'éloignant du sujet (approche comparative) et en utilisant des méthodologies indépendantes, ils ont donné du sens à leur étude sans pour autant se placer dans le cadre strict de la confrontation statistique d'hypothèses alternatives. Il ne s'agit pas de construire une nouvelle théorie de l'écologie de la rareté, mais bel et bien d'expliquer de façon heuristique, la rareté ou la distribution d'organismes, thème majeur de l'écologie. Le scénario proposé sert à stimuler des recherches sur le conservatisme phylogénétique de la niche et des traits des arbres des forêts pluvieuses du sud-ouest australien (Robert Kooyman communication personnelle). En 2009, Rossetto *et al.* ont publié une étude similaire conduite sur 11 arbres du genre *Elaeocarpus* vivant dans le principal centre d'endémisme des forêts pluvieuses au Nord Est de l'Australie. S'appuyant à nouveau sur une approche comparant structure de la diversité génétique, combinaison de traits et habitats, ils révèlent des différences assez subtiles entre les taxons dans la relation entre niche, capacité de dispersion et structure génétique. En particulier, ils montrent dans cette région que les arbres produisant de gros fruits sont bien dispersés du fait d'une plus grande fréquence en agents disperseurs, contrairement à la situation décrite dans la région du Night Cap : « *In contrast to previous observations within southeastern Australian rainforests, genetic differentiation in the AWT appears to be associated with small-fruited rather than large-fruited species, highlighting how external factors can influence the dispersal dimension.* »

L'intérêt d'une « enquête écologique » utilisant différentes sources d'informations, dont l'analyse de structure génétique, a donc un certain pouvoir de confrontation des patrons phénoménologiques ce qui est un premier pas vers la généralisation. Dans ces études sur les arbres des forêts pluvieuses d'Australie orientale, l'accès à la structure de diversité génétique a permis d'intégrer aux recherches des éléments sur la dynamique des phénomènes biologiques (histoire, dispersion, reproduction) et de mieux apprécier les corrélations niche/trait/distribution.

Un autre exemple

La confrontation de différentes sources d'information au sein de comparaisons d'espèces sœurs ou phylogénétiquement proches est certainement la meilleure méthode pour comprendre l'évolution et l'écologie des organismes (Stebbins et Major 1965 ; Graham et al. 2004) ; Les travaux menés sur l'écologie du *Carex curvula* des prairies alpines est un bon exemple pour apprécier le rôle déterminant d'une connaissance de la structure de diversité génétique comme élément d'une déduction en écologie. Ces travaux menés par Phillippe Choler au sein du laboratoire d'Ecologie Alpine de Grenoble, ont visé à comprendre la différenciation écologique des sous espèces *C. curvula* subsp. *curvula* (Cc) et *C. curvula* subsp. *rosae* (Cr). Phillippe Choler et Richard Michalet (2002) ont utilisé une analyse multivariée des relations espèces/environnement visant à ordonner la distribution des espèces dans une espace écologique multivarié. Ce type d'analyse multivariée est utile pour définir les habitats et l'amplitude des plantes dans l'espace écologique défini par des variables choisies *a priori*, c'est une méthode « simple » pour approximer la niche réalisée des populations. Dans le cas du *Carex curvula*, cette analyse de niche a montré que l'écologie des deux sous-espèces diffère le long d'un gradient de perturbation et topographique (zones convexes/concaves). La sous espèce Cr se trouve surtout dans des zones convexes, de faible couvert végétal, peu enneigées et fréquemment soumises à des perturbations physiques tandis que la sous espèce Cc préfère les pelouses moins perturbées et dans des situations concaves où le couvert neigeux persiste plus longtemps.

Bien que les deux sous-espèces puissent être observées en sympatrie, l'analyse de niche montre donc qu'ils occupent des habitats différents sans qu'il y ait pour autant de distance ou de barrières physique les séparant. A l'issue de cette première analyse, Choler et Michalet ont proposé que la spécialisation écologique (= adaptation à un environnement plus étroit, Poisot et al. 2011) et la disponibilité en habitat seraient les déterminants de la distribution de ces deux taxons dans les Alpes du Sud plutôt qu'un événement historique de vicariance. Selon cette hypothèse, Cc et Cr seraient donc deux écotypes maintenus par la sélection naturelle. Mihai Puscas précise cette hypothèse dans sa thèse (Puscas 2008, page 80) : Cr dériverait de populations écologiquement marginales de Cc par effet de sélection divergente le long d'un gradient écologique.

L'analyse de la diversité génétique de 18 populations de *Carex curvula* par génotypage AFLP (Choler et al 2004) a montré que la différenciation génétique des deux taxons est avant tout corrélée à la préférence d'habitat et non à la localisation géographique. Ce résultat soutient donc leur hypothèse d'une différenciation écologique. En même temps la faible structure géographique de la diversité génétique soutient l'hypothèse de pollinisation longue distance de cette espèce anémophile et des phénomènes de recolonisations rapides après la dernière glaciation. De plus les génotypes AFLP des populations écologiquement marginales de Cc et Cr où les deux taxons sont en sympatrie révèlent la présence de marqueurs diagnostiques de l'autre taxon (Choler et al 2004). Cela appuie l'hypothèse d'introgression génétique dans les habitats écologiquement

intermédiaire et facilitant la persistance des deux taxons quand ils sont en marginalité écologique. Les résultats supplémentaires apportés par la thèse de Puscas (2008) soutiennent ces hypothèses en apportant de nouveaux éléments de déduction : la différenciation Cc versus Cr est plus récente que la différenciation géographique des populations occidentales et orientales de Cc et la différenciation écologique de Cr à partir de populations marginales de Cc s'est accompagnée d'une réduction de la diversité génétique des populations de Cr. De ces travaux il peut être déduit qu'une spéciation écologique est en cours dans les populations marginales (Kawecki 2008) de *Carex curvula* dans un contexte d'échanges génétiques (voir Endler 1973 pour la théorie et Savoleinen et al. 2006 pour un autre exemple).

Le modèle de divergence avec flux de gène

Les analyses de structure génétique ont été indispensables dans cette étude sur la « laiche courbée » pour passer de l'observation d'un polymorphisme à l'hypothèse de spéciation écologique. L'écologie moléculaire a été utile pour : (1) mettre en évidence une différenciation et une introgression c'est à dire pour tenir compte des processus de reproduction et de flux de gènes (Choler et al. 2004) et (2) acquérir des informations additionnelles sur l'histoire des phénomènes de spécialisation (Puscas 2008).

L'adaptation des organismes à leur environnement est un thème unifiant l'écologie, la biologie évolutive et la biogéographie. La compréhension de ce phénomène repose sur des schémas conceptuels issus des recherches initiées par Darwin (1859). Nous n'allons pas ici retracer l'histoire de la théorie darwinienne et de la théorie synthétique de l'évolution. Nous allons plutôt, le plus simplement possible, essayer de connecter les effets de sélection s'exerçant dans les populations, les patrons de flux de gènes et d'isolement historique. S'appuyant entre autres sur le modèle d'Endler (1973), récapitulant 40 années d'expériences sur des populations de drosophiles en élevage, Rice et Hostler (1993) ont résumé cela dans un schéma (Figure 3). Les résultats d'expériences sous-jacents à ce schéma soutiennent que la réponse à la sélection directionnelle, et la différenciation phénotypique en résultant, sont possibles en situation d'échanges génétiques. Le résultat important de ces expériences est qu'à un niveau donné de pression de sélection un accroissement de l'isolement spatial peut suffire à provoquer une forte discontinuité génétique renforçant l'effet de divergence exercé par le milieu. De nombreux travaux, s'appuyant sur des modèles mathématique ont amélioré le modèle de la Figure 3, mais de mon point de vue cela reste un cadre de raisonnement assez simple pour unifier les effets de sélection et d'isolement.

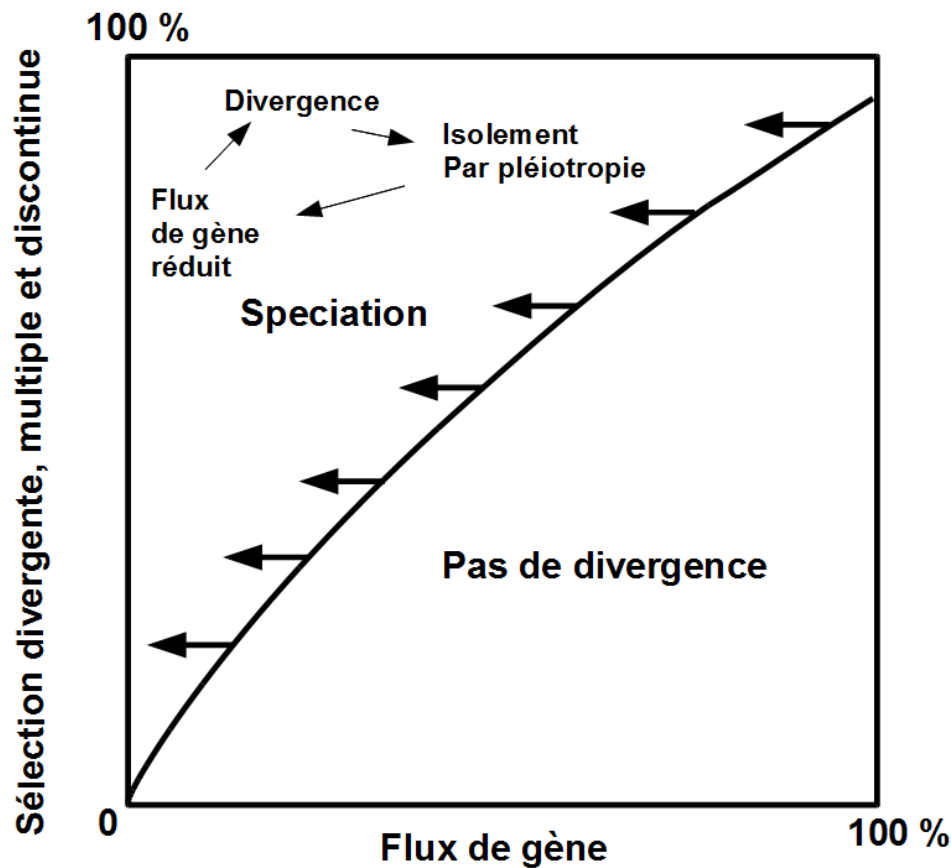


Figure 3 : Schéma du modèle de divergence avec flux de gène (d'après Rice et Hoster 1993).
 « *The available experiments indicate the more important role of geographical separation is to restrict gene flow and produce sharp discontinuities in strong, multifarious divergent selection* ».

L'article d'Endler (1973) a été cité 238 fois et celui de Rice and Hoster (1993) a été cité 495 fois, ce qui est relativement peu pour des articles de cette portée théorique (Web of science, Avril 2011). Par exemple l'article d'Hewitt de 1996 sur les conséquences des glaciations sur la diversité génétique a été cité 1381 fois ! Cependant le modèle de « Divergence with gene flow speciation » de Rice et Hoster (1993) apparaît encore dans des publications récentes (cité 44 fois en 2010) telles que l'étude de l'influence du paysage et des pollinisateurs sur la structure génétique de trois espèces de *Penstemon* (Kramer et al. 2011), ou de la divergence facilitée par la différenciation écologique au sein du Pinson à bec moyen, *Geospiza fortis*, de l'archipel des Galapagos (Fernando de Leon et al. 2010), ou encore de la différenciation génétique dans le cadre de la « Park Grass Experiment » débutée en 1856 (Freeland et al. 2010).

Le temps évolutif et le temps écologique ne font qu'un !

Voilà un titre bien trop provocateur pour le court développement qui va suivre. En écologie on oppose souvent la « réponse évolutive », lente et laborieuse, à la « réponse écologique », plus rapide (Parmesan et al 2006). Je ne développerai que deux exemples pour montrer que c'est une vision trop simpliste compte tenu de la grande amplitude temporelle des phénomènes d'évolution.

L'étude de Freeland et al. (2010), réalisée au sein de la « Park grass experiment » montre qu'en 150 ans un phénomène de différenciation s'est produit chez la « Flouve odorante », *Anthoxanthum odoratum*, encore une herbacée, anémophile et auto-incompatible. Toute une série de travaux avaient déjà montré cette évolution sur la base des phénotypes (Snaydon et Davies 1982). Sans isolement spatial, avec un flux de gène potentiel très fort, les traitements expérimentaux (additions de nutriments) ont exercé un tel filtre écologique sur plusieurs dèmes de cette graminée qu'une divergence, détectée à l'échelle du génome (l'AFLP encore !), s'est produite en moins de 75 générations ! « *Our data are unique in that they allow us to infer a genome-wide response of population differentiation across a selection mosaic that comprises a series of plots with known environmental heterogeneity* » (Freeland et al. 2010). Au delà de ce résultat, les auteurs n'ont pas détecté de « marqueurs hors-norme » (outliers) qui sous sélection auraient pu être à l'origine de la structure détectée du fait d'une très forte contribution à la variance génétique. L'absence d'outliers montre que la sélection divergente, résultant de l'hétérogénéité écologique imposée expérimentalement, peut exercer un effet global à l'échelle du génome. Le phénomène sous-jacent pourrait être celui de l'effet des nutriments favorisant une phénologie différente entre les dèmes provoquant un isolement reproducteur (Silvertown et al 2005). C'est une hypothèse simple mais qui souligne encore la difficulté de pouvoir séparer dérive et sélection parmi les causes d'une structure génétique. Classiquement la sélection directionnelle est supposé intervenir seulement sur des locus ciblés du génome. L'évolution contemporaine en situation expérimentale de la Flouve odorante montre que ce n'est pas aussi simple.

L'évolution des génomes par polyploïdie est aussi une démonstration d'un temps évolutif très rapide. Ces événements de duplication, éventuellement associés à l'hybridation (allopolyploïdie), ont des conséquences presque immédiates sur la physiologie, la forme des organismes et provoquent souvent un isolement reproducteur conduisant à une spéciation « instantanée ». La polyploïdie a eu une très grande occurrence dans l'histoire de la vie. De très nombreux organismes sont polyploïdes ou sont d'anciens polyploïdes. La recherche des événements de duplication dans les génomes connues des plantes, des animaux et des champignons a montré qu'une duplication est souvent associée à la diversification des lignées (Van de Peer et al 2009). La polyploïdie est très fréquente chez les plantes, elle a marqué l'histoire des Angiospermes et représente une source majeure de biodiversité (Stebbins 1950, Wendel 2000, Aïnouche et al 2003, Soltis et al 2009, Aïnouche et al 2010). La divergence phylogénétique des parents, les origines multiples et les flux de gènes en provenance des populations parentales

sont des paramètres importants de l'évolution à venir de la jeune espèce polyploïde. Par la suite, l'évolution du génome polyploïde pourra être à son tour source de variation et donc d'opportunités adaptatives, mais aussi apporter des solutions à d'éventuels conflits provoqués par la présence de deux génomes et de leur duplication. Cette dynamique des génomes polyploïdes est considérée comme l'une des raisons de leur succès (Soltis et Soltis 2000, Ainouche et al 2009). J'ai réalisé ma thèse sur *Spartina anglica*, jeune allopolyploïde apparu vers 1890 dans les marais salés du sud de l'Angleterre qui a colonisé rapidement le littoral du nord de la France grâce à la dispersion de ses graines par les courants marins (Baumel et al. 2001). Nous avons montré une additivité des génomes parentaux chez *S. anglica*, bénéficiant d'une très forte hétérozygotie, fixée par la polyploïdie, et aussi que ses populations nombreuses et vastement répandues, n'étaient composées que d'un seul génotype ! En comparant l'allopolyploïde à ses parents, Salmon et al (2005) puis Chelaifa et al (2010) ont montré des patrons de méthylation et d'expression des gènes particuliers et propres à l'allopolyploïde. Les modifications de régulations épigénétique pourraient être la cause de la grande plasticité phénotypique de cette plante et de sa grande tolérance physiologique, par exemple à la salinité. Du point de vue écologique, quelques années après son origine, *Spartina anglica* a causé d'importants changements dans le paysage des marais salés en favorisant le phénomène de sédimentation et l'avancée de la végétation sur la mer.

Conclusion à la première partie

Dans les exemples précédents les « enquêtes » menées sur l'écologie d'organismes ont pris place sur une scène double, formée d'un espace écologique (niche, gradient, interaction ou traitements expérimentaux), et d'un espace géographique (ou spatial) agissant comme une contrainte sur la dispersion et les flux de gènes. La marionnette est le système biologique, ici des populations, dont les structures de diversité et de disparité émergent de l'interaction entre le filtre sélectif, l'hétérogénéité écologique et les caractéristiques intrinsèques des organismes. Les exemples d'évolution récents (*Drosophila*, *Anthoxanthum*, *Geospiza*, *Spartina*) soulignent que le temps évolutif est aussi celui de l'écologie (années, siècles). Dans le cas des paléoendémiques, reliques d'aires autrefois plus vastes (*Eidothea hardeniana*) ces phénomènes se prolongent durant des millions d'années.

Quel que soit la problématique, les inférences sur la distribution et les relations environnement/populations (différenciation écologique, amplitude écologique, niche écologique) passeront par l'analyse de la structure de diversité génétique. Comme Knowles (2009) il est possible de renverser le raisonnement et de dire que les analyses de structure génétique ne seront pertinentes que si elles sont liées à des études de biologie et d'écologie : « *Integration of the genetic data used in phylogeographic analyses with ancillary information, whether it is ecological, morphological, or functional in nature, is key to maximizing evolutionary and ecological insights. Analyses of genetic data without this broader context will necessarily be limited* ».

La figure 4 place les analyses de structure génétique dans un schéma essayant d'unifier l'espace écologique, géographique et les processus biologiques. C'est une pure abstraction mais ce n'est pas pour autant un modèle abouti ou un projet de recherche. Son utilité est de raisonner sur la situation de la structure génétique dans l'émergence du phénomène évolutif et écologique. De mieux apprécier son rôle dans nos déductions et en chemin faisant cela nous aide à mieux placer nos recherches dans un cadre plus général.

L'espace écologique symbolise l'ensemble des interactions biotiques et abiotiques au sein desquelles les populations évoluent et les communautés d'organismes se forment. L'espace géographique apporte l'hétérogénéité spatiale pour une écologie et une biologie évolutive réaliste. Les processus biologiques sont les phénomènes d'un niveau d'organisation inférieur qui déterminent les propriétés du système biologique à l'étude. L'histoire n'est pas présente dans ce schéma qu'il faut comprendre comme étant l'acte se jouant à un moment donné de la pièce de théâtre. La composante historique se retrouve dans la nature et les propriétés de tous les acteurs (formation des paysages, histoire des migrations, contraintes phylogénétiques par exemple).

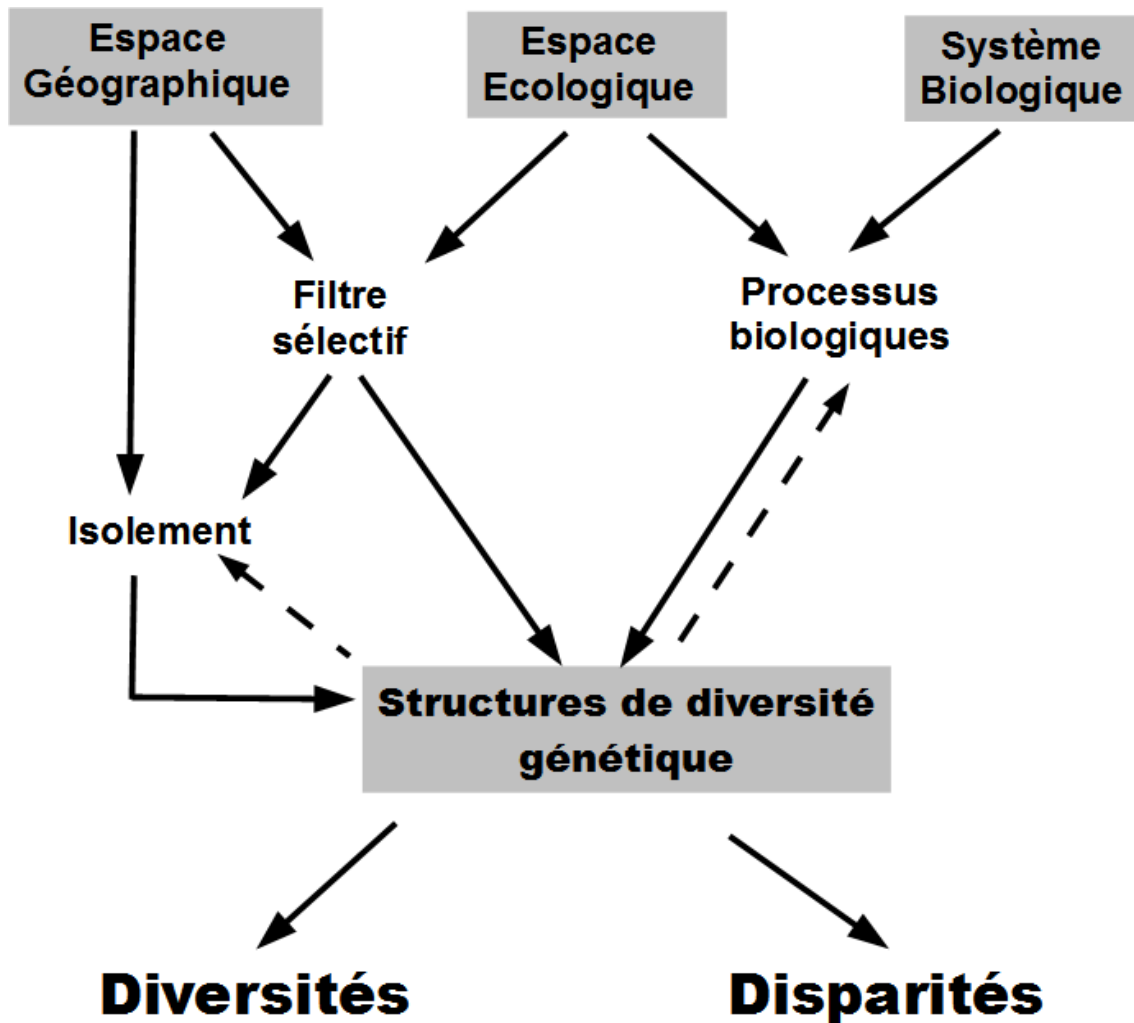


Figure 4 : Situation des structures génétiques dans l'émergence du phénomène écologique

Reprenant la figure 1 sur le théâtre d'ombres il est évident que les analyses de structure génétique ne seront utiles à la formulation du modèle causal que si d'autres éléments du raisonnement sont acquis. Leur objectif sera de générer les hypothèses causales ou alors d'être utilisées comme informations additionnelles. Ce second rôle n'est pas annexe ou complémentaire, il est indispensable pour intégrer la dynamique des phénomènes biologiques dans le modèle comme nous l'ont montré les recherches sur les arbres de la forêt pluvieuse australienne, sur la laîche courbée, sur la flouve odorante, ou sur le pinson à bec moyen des Galapagos. Ces phénomènes biologiques sont des processus au sens strict, les enchaînements causes/effets aboutissant à un résultat. La recherche de leur signature dans le passé des populations et des organismes complète l'écologie ou les approches comparatives de la biologie. En ce sens les

analyses de structures génétiques servent de preuves supplémentaires quand la validation finale par l'expérience n'est pas possible.

Au sein de ce schéma l'isolement géographique a une place particulière. L'évolution a une histoire et une écologie, et l'isolement unie ces deux aspects : en ce lieu précis ont été réunis les composantes de l'évolution. L'hétérogénéité spatiale est à la fois (1) cause de l'isolement modulant les flux de gènes et (2) paramètre du filtre sélectif s'exerçant sur les génotypes.

L'hétérogénéité spatiale peut être comprise comme un facteur évolutif déterminant, voir dans certaines situations comme un catalyseur accélérant les phénomènes de différenciation, d'adaptation en accroissant les conséquences des causes premières (filtre sélectif, processus biologiques).

Comprendre l'origine des espèces et des formes passe donc par la recherche de ce catalyseur : Quand, où et comment s'est déroulé l'émergence de cette espèce, de ce caractère ? Il est donc possible de parler d'une écologie de l'évolution.

Des questions découlent intuitivement de ce schéma :

- Quelles sont les interactions entre espace écologique et espace géographique à l'origine du filtre sélectif ?
- Quelle est la « granulosité » de l'hétérogénéité environnementale agissant sur la dispersion, la croissance et la reproduction ?
- Quelles sont les relations entre filtre sélectif et traits biologiques dans la construction des structures génétiques ? Est-il possible d'utiliser ses relations pour extrapoler sur les structures génétiques à partir de traits fonctionnels et de phylogénies ?
- Quels sont les effets d'isolement, de restriction des flux de gènes sur les phénomènes Eco-Evo-Devo ? De ce point de vue peut-on aller vers une écologie de l'évolution au sein des populations naturelles ?

Résumé de la première partie

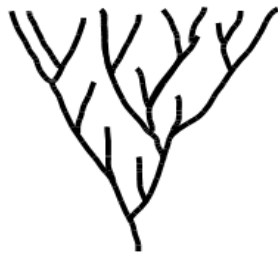
- La recherche en écologie et en biologie évolutive suit le schéma d'une enquête où l'empirisme à une place importante.
- Il ne faut pas confondre les lois mendéliennes de l'hérédité avec les phénomènes décrits dans les ouvrages théoriques de la génétique des populations. Le concept de force est une simplification trompeuse car l'évolution des populations n'est pas prévisible.
- En intégrant des analyses de structure génétique les recherches en écologie insufflent des déductions sur les phénomènes biologiques à l'œuvre dans les populations dans leurs explications des corrélations niche/trait/distribution.
- La structure génétique est un arrêt sur image du théâtre de l'évolution où l'isolement géographique et l'hétérogénéité spatiale ont un rôle de catalyseur des phénomènes évolutifs. Comprendre l'origine des espèces et des formes passe donc par la recherche de ce catalyseur : Quand, où et comment s'est déroulé l'émergence de cette espèce, de ce caractère ? Il est donc possible de parler d'une écologie de l'évolution.

(II) Histoires singulières et répétées des plantes du bassin méditerranéen

La diversité biologique est le résultat d'une histoire de 3,5 milliards d'années. L'hypothèse retenue est que cette diversité découle de l'évolution d'un seul et même système biologique. C'est l'hypothèse la plus parcimonieuse pour expliquer que les processus biologiques de base sont les mêmes dans toutes les formes de vie. La diversification du vivant concerne tous les niveaux d'organisation. Par sa représentation graphique sous la forme d'un arbre (Darwin 1859, Haeckel 1866) nous avons fait de la divergence le phénomène clé, étudié sous différents aspects : la différenciation des populations, la phylogénie des gènes, la spéciation. Ce focus sur la spéciation ou la différenciation a une forte influence sur notre conception de l'évolution: l'histoire de la vie prendrait la forme d'une arborescence avec une ramification ininterrompue du tronc aux extrémités des branches qui portent les organismes vivant actuellement.

Première critique, tout d'abord les échanges d'information entre lignées précédemment différenciées se sont produits et se produisent encore: ce sont les phénomènes d'endosymbioses, d'hybridation, d'introgession, de flux de gènes entre populations d'eucaryotes et d'échanges de gènes entre bactéries. La fréquence de l'évolution par échange de gène est si importante que le concept de relation de parenté schématisé par un réseau est certainement plus réaliste pour décrire l'évolution biologique (Arnold 2006). Il y a donc encore cette une confusion entre l'outil analytique ou conceptuel pour étudier l'évolution, ici l'arbre phylogénétique, et le phénomène évolutif lui-même. La deuxième critique concerne la forme de l'arbre qu'Ernst Haeckel a proposé, il prend la forme générale d'un cône. Mise au point brillante de Stephen Jay Gould dans la « Vie est Belle » sur cette fausse idée de complexité croissante (Gould 1989 Figure 5) : la paléontologie démontre que la biodiversité change par diversification et décimation (extinction de lignées), certaines époques voient une diminution de la biodiversité, qui n'augmente donc pas de façon constante.

Cône de diversité croissante



Décimation et Diversification

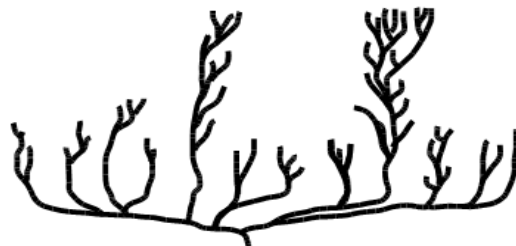


Figure 5 : Deux visions de l'histoire du vivant d'après Gould (1989).

Pour appréhender correctement l'histoire de la vie, il faut distinguer la diversité des espèces de la diversité des formes de vie ou disparités (Gould 1989). Il y a eu dans le passé la coexistence de formes de vie plus disparates que maintenant, puis certaines des lignées se sont éteintes, dinosaures et fougères à graines pour les plus connues, laissant place à la diversification des quelques lignées ayant survécu à la décimation. Diversité, disparités et distribution, autour de ces trois mots se retrouvent la plupart des phénomènes étudiés par les recherches en écologie et en biologie évolutive.

Diversité, disparités et distribution, vues régionales

Pour l'écologie, qui souhaite prendre du recul pour livrer une géographie de la diversité et des biomes, il s'agit d'étudier comment les espèces se répartissent pour émettre des hypothèses sur le déterminisme de leur distribution à partir des corrélations observées entre les aires de répartition, l'abondance, les habitats et les caractéristiques biologiques des organismes. Cette démarche a un fort pouvoir de généralisation et a motivé un grand nombre de questions. Les recherches sur la rareté et l'endémisme de la flore sont une des principales entrées pour l'étude du patrimoine naturel des territoires. Avec la rareté et l'endémisme, l'écologie s'associe aux naturalistes, aux associations et institutions visant à protéger la nature.

En Méditerranée il est apparu que les plantes endémiques étaient plus fréquentes dans les habitats à faible couvert végétal, dans les zones de montagnes, dans les îles, et dans les zones d'agriculture extensive (Médail et Verlaque 1997, Lavergne 2003). L'histoire récente de la flore du Languedoc-Roussillon sur 115 années par Lavergne et al. (2005) a montré que la fréquence des disparitions locales d'espèces rares est corrélée à la perturbation des habitats par l'Homme et que la fréquence des plantes endémiques tendait à augmenter dans les zones peu perturbées. Quels sont les phénomènes à l'origine de telles tendances ? Les plantes endémiques sont-elles plus fréquentes dans les habitats rocheux du fait d'une écologie particulière favorisant la rareté et l'isolement ou sont-elles plus fréquente là car elles ont disparu ailleurs ? Ces habitats rocheux sont-ils des refuges ou des zones de diversification ?

Sans cas d'étude précis faisant l'objet de recherches approfondies il n'est pas possible de répondre. En revanche les études de la flore à des échelles régionales vont établir des corrélations qui sont autant de pistes pour des recherches futures. Dans les Alpes, Boulangeat et al (2012) ont mesuré la spécialisation écologique des espèces sur la base de leur co-occurrence. Ils ont confirmé pour 1200 plantes que les compétitrices sont sur-représentées chez les généralistes et que les spécialistes sont plus fréquentes dans les milieux contraignants, à l'extrême des gradient environnementaux où elles trouvent refuge. Dans les Alpes maritimes, les aires de plus fort endémisme sont à la fois corrélées à des facteurs écologiques, tels que la géologie ou le climat local mais également à des phénomènes actuellement révolus tels que les l'extension des glaciers il y a plusieurs milliers d'années au moment du Wurm (Casazza et al. (2008). A l'échelle de la

péninsule ibérique Rey Benayas et Scheineder (2002) observent que la richesse spécifique locale est la plus forte sur calcaire. Est-ce un effet du substrat limitant les phénomènes de compétition et favorisant ainsi la coexistence d'un plus grand nombre de plantes ? Est-ce un effet du relief, souvent plus prononcé sur calcaire et limitant donc l'exploitation et la transformation des milieux par l'homme ? Cette tension entre le déterminisme des phénomènes actuels et la rémanence de phénomènes passés, parfois très anciens se retrouvent dans la plupart des études sur l'endémisme végétal.

L'effet des oscillations climatiques du Pléistocène et l'histoire humaine sont les phénomènes du passé les plus souvent évoqués pour expliquer la biodiversité actuelle des milieux méditerranéens. Dominguez et Schwartz (2005) dans leur comparaison entre flore Californienne et Ibérique montrent que la structure floristique de ces deux régions répond aux mêmes tendances générales mais que leur endémisme est différent : par exemple la Californie a plus d'espèces endémiques et rares au sein de grandes familles et vivant dans des habitats « sensibles » aux activités humaines tels que les zones humides, les dunes ou les frutiçaias. Pour expliquer que les frutiçaias (formation arbustives) californiennes de basses latitudes sont plus riches en espèces rares que leurs homologues ibériques, Dominguez et Schwartz proposent une diversification récente et plus intense dans les collines et monts d'altitude modeste de Californie avec en parallèle un impact anthropique plus fort dans ces mêmes milieux dans la Péninsule ibérique.

Diversité, disparités et distribution, vues locales

Les naturalistes et les écologues se sont également beaucoup intéressés aux origines de l'endémisme. Il s'agit d'étudier conjointement l'histoire et le polymorphisme pour proposer des questions et des modèles d'explication sur les phénomènes à l'origine de la biodiversité et surtout sur le « Graal » des scientifiques de l'évolution: la spéciation. Stebbins et Major résument parfaitement la problématique en 1965 : « *Consequently, California is a most favorable region for studying both the factors which enable relict species to persist and the conditions favorable for the origin of new species* ».

Les « facteurs » de la persistance (ou de son contraire l'extinction) sont ils différents des « conditions » de la spéciation ? Dans cette veine, Chown en 1997 s'intéresse aux causes et conséquences de la rareté, utilisant le modèle conceptuel de Rice et Hoster (1993, Figure 3) auquel il joint celui du paléontologue Stanley (1986) pour réunir spéciation et extinction au sein d'un même schéma. Ces deux phénomènes que nous avons tendance à opposer en biologie de la conservation sont pourtant tous deux corrélés au phénomène de raréfaction : quand le milieu devient hostile, l'abondance diminue, l'isolement devient croissant, les flux de gènes diminuent et conjointement la probabilité de spéciation et d'extinction sont croissantes (Figure 6). Ce modèle se traduit par un effet de fission : la diminution de l'abondance associée aux pressions croissantes d'un environnement plus hostile favorisent la disparition des populations et simultanément la

différenciation des populations survivantes. Ce schéma conceptuel souligne que les espèces rares, les endémiques à distribution étroites, ou encore les populations isolées en périphérie d'aires d'espèces « communes », se trouvant éventuellement en marginalité écologique, sont au centre de la problématique sur la diversification. Explorant les liens entre distribution et taux de spéciation, les modélisations de populations connectées de Gavrillets et al (2000), soutiennent également que les espèces à distribution limitée avec de petites populations et peu aptes à la dispersion devraient avoir un taux de spéciation plus fort.

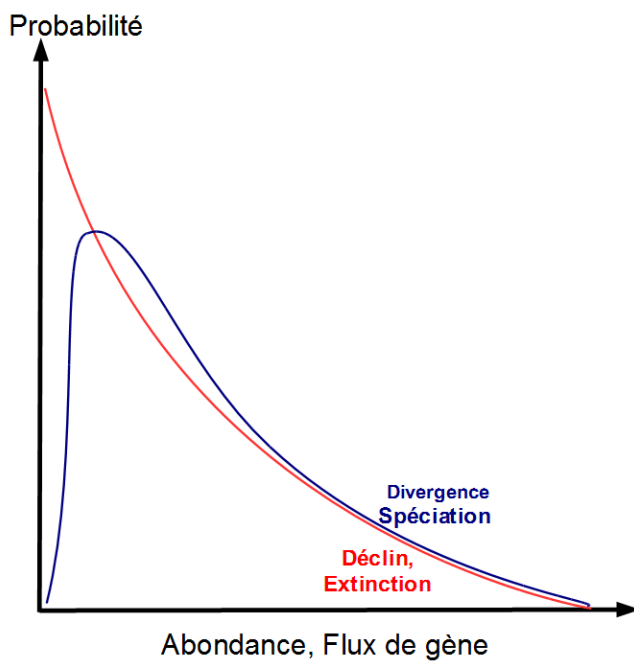


Figure 6 : Proposition d'un relation entre rareté, extinction et spéciation pour expliquer la diversification, d'après Chown 1997

Origine d'une endémique provençale

L'herbe à Gouffé « fausse Sabline » a été découverte près de Marseille au XIX^{ème} siècle par les botanistes Castagne et Robillard. Cette petite plante à fleurs blanches vivante, selon leurs termes, dans des « endroits rocailleux » (Figure 2), ressemble aux « sablines » des genres *Arenaria*, *Moehringia* et *Minuartia*, mais sa fleur présente un pistil constitué de deux styles, au lieu des trois présents habituellement chez les sablines. Castagne était en rapport avec De Candolle qui enregistra alors *Gouffeia arenarioides* DC dans la Flore Française (1815). Ce nom, en hommage à Bernard Gouffé de Lacour, directeur du premier jardin botanique de Marseille et ami de Castagne, enrichit la flore française d'un genre monospécifique. Cependant nos analyses phylogénétiques ont positionné l'« herbe à Gouffé » au sein des Sablines du genre *Arenaria* (Youssef et al 2011). L'herbe à gouffé doit donc porter le nom scientifique d'*Arenaria provincialis*, synonyme introduit par *Flora Europea*. Ce résultat est supporté par le gène chloroplastique *matK*, très bon marqueur « codebarre » au sein des Caryophyllaceae (Fior et al 2006) et les ITS de l'ADNr.

Cette information sur la position phylogénétique d' *A. provincialis*, associée à la résolution phylogénétique relativement bonne du genre *Arenaria* (Figure 7) a été une clé importante de la démarche de Sami Youssef dans le cadre de sa thèse (Youssef 2011). Initialement nous avions prévu pour sa thèse des études de la dynamique des populations, de la niche écologique et une modélisation de la distribution potentielle. Durant sa première année de thèse nous nous sommes rendu compte que l'information phylogénétique nous offrait l'opportunité de comparaisons prometteuses pour comprendre à la fois la niche et l'origine de la Sabline. Peu à peu, Sami a conduit à partir de la Sabline de Marseille une approche intégrative telle que décrite par Stebbins et Major (1965) : « *The most satisfactory approach in the long run is to study in detail the ecological relationships, geographic distribution, floristic relationships, and cytogenetics of every endemic species and its nearest relatives* ».

Les phylogénies offrent des pistes, une dimension, aux comparaisons. En comparant *A. provincialis* à ses plus proches parents phylogénétiques nous avons pu proposer un scénario sur son origine. Puis en comparant la Sabline à ses cousins provençaux en sympatrie avec lui à une échelle régionale, nous avons pu explorer différents facteurs associés à l'endémisme au sein des milieux ouverts rocheux de Basse Provence (Youssef et al 2011, Youssef 2011). *A posteriori* ce système écologique est pertinent car la zone d'étude est assez grande pour contenir une bonne variabilité écologique (plusieurs gradients) tout en étant circonscrit à une entité à la fois géographique, géologique et floristique.

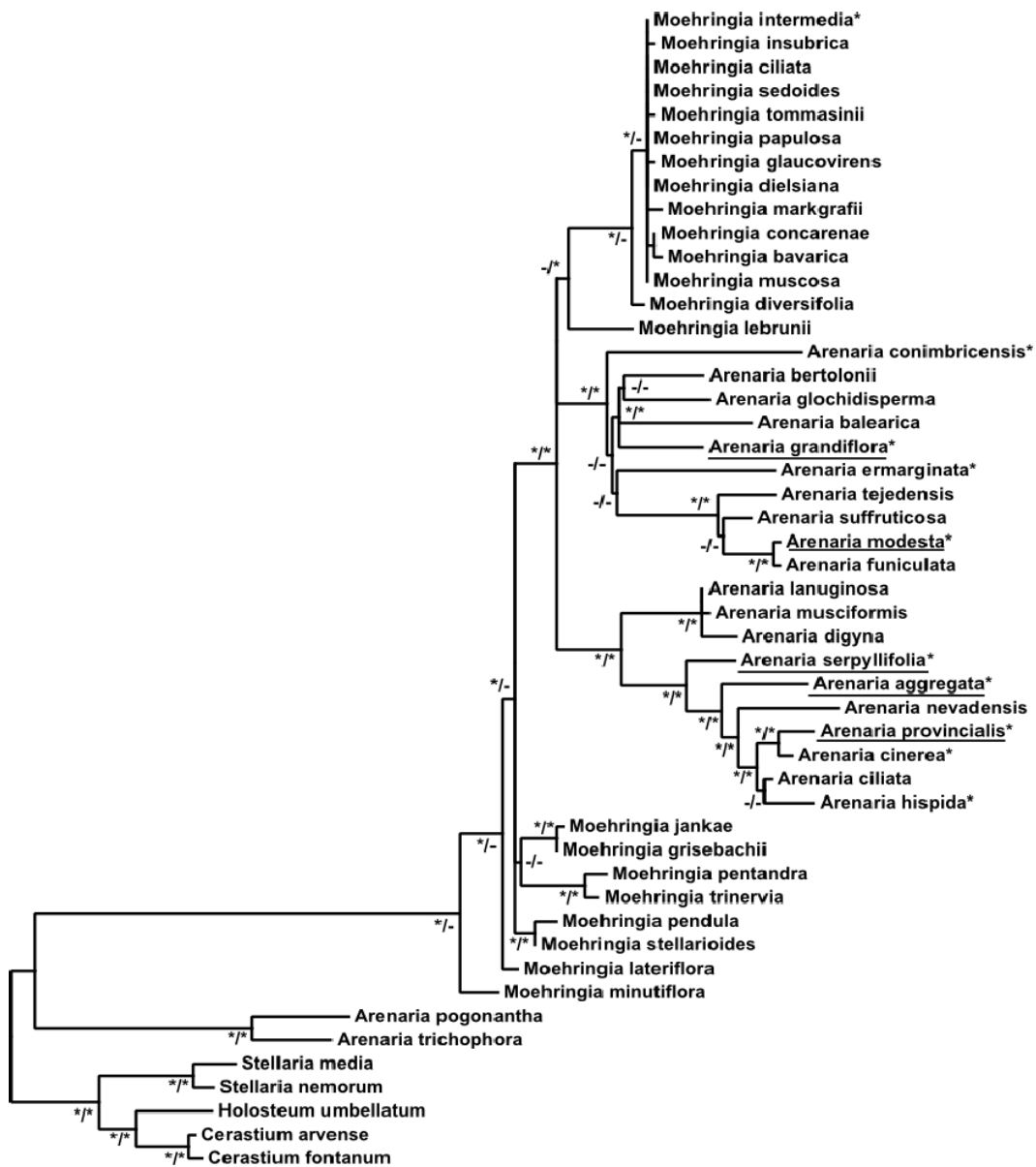


Figure 7 : Phylogénie basée sur le gène chloroplastique MatK, « arbre du plus proche voisin » optimisé par analyse du maximum de vraisemblance dans PHYML. Les étoiles près des nœuds expriment le support de ceux ci selon deux test différents (*>75%). Voir Youssef et al (2011) pour le détail de l'analyse.

Des deux types de comparaisons il est apparu que la Sabline de Provence avait fixé un grand nombre de particularités durant son évolution: au niveau floral, de la diaspore, de la dynamique d'enracinement et de sa niche écologique. Grâce aux travaux de Sami Youssef nous avons découvert un nouveau type de diaspore inconnu pour le genre: alors que les capsules des autres *Arenaria* et genres proches, s'ouvrent et libèrent de nombreuses petites graines, la capsule d'*A. provincialis* reste fermée emprisonnant une graine obèse et unique. Cette capsule indéhiscente se détache du calice au moment de la dispersion constituant une diaspore lourde tombant à côté de la plante mère (Figure 8).

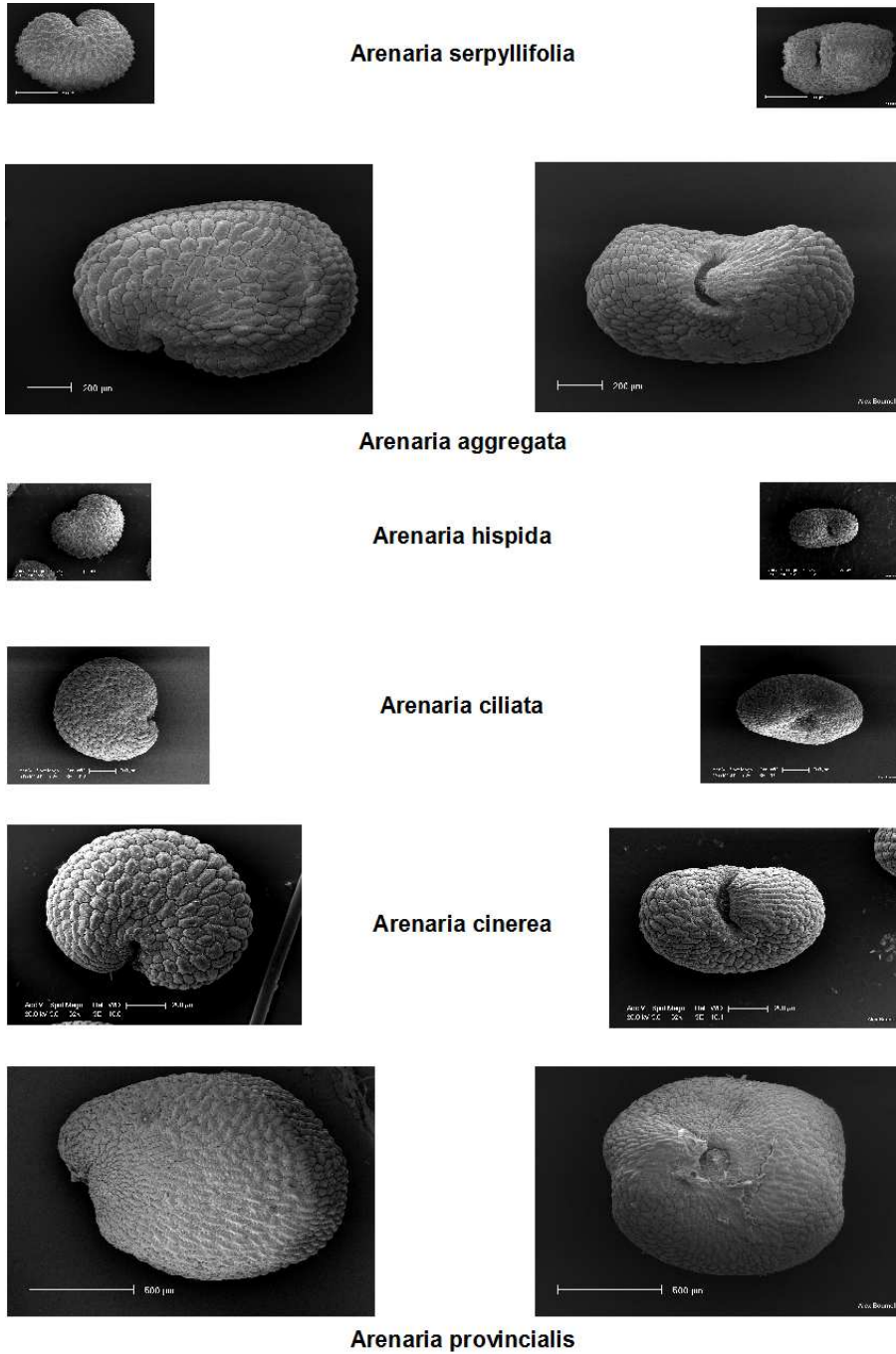


Figure 8 : Photographies au microscope électronique des graines de six *Arenaria*.

L'étude comparative de la niche écologique de la Sabline de Provence à celle de ses cousins provençaux a montré que l'endémique était une spécialiste des éboulis des pentes rocheuses et des lapiaz produits par l'érosion des affleurements calcaires. *Arenaria provincialis* a néanmoins une large amplitude écologique supérieure à celle d'espèces à large distribution tels qu'*A. modesta*, *A. aggregata* ou *A. grandiflora*. Son amplitude écologique découle de sa présence sur un gradient altitudinal de près de 1000 mètres et son aptitude à vivre dans deux habitats relativement différents les lapiaz et les éboulis. Comme l'illustre l'analyse OMI dans l'article de Sami, la marginalité écologique d'*A. provincialis* est importante ainsi que sa tolérance. De la comparaison des niches entre les Sablines de la zone d'étude nous avons conclu que l'endémisme d'*A. provincialis* n'était pas la conséquence d'une niche restreinte. Nous avons déjà à l'esprit que la dispersion des graines devait être limitée par la diaspore mis en évidence. A cet argument biologique nous voulions aussi associer un scénario historique : *A. provincialis* est elle une jeune espèce (néoendémique) dont l'endémisme est la marque de son jeune âge ou une espèce ancienne, relique d'une distribution autre fois plus grande ?

Nous avons découvert que les espèces soeurs d'*A. provincialis* habitent des pelouses d'altitudes. Nous en avons déduit que son évolution sous un climat méditerranéen à partir d'un ancêtre à affinité alpine s'est accompagné d'un changement de niche. Nos deux arguments sont tout d'abord que *A. provincialis* est la seule à vivre dans un habitat aussi minéral dans son groupe d'espèces proches, ensuite que *A. provincialis* est l'une des seules Sabline à descendre aussi bas dans le méso-méditerranéen, voir le thermo- méditerranéen (Cirque du Devenson, Calanques). Compte tenu de l'écologie de ses plus proches parents un fort conservatisme de la niche aurait du maintenir *A. provincialis* dans les zones plus humides, en d'altitude, en ubac ou encore au pied des falaises, c'est à dire dans des lieux mimant les pelouses caillouteuses (et terreuses) d'*A. cinerea* ou les pelouses subalpines d'*A. ciliata* (Figure 9).

Des résultats préliminaires de datation moléculaires basés sur la méthode d'horlogerie assouplie (Britton et al 2002) ou de modélisation bayésienne (Drummond et al 2007), utilisant soit des calibrations fossiles des nœuds, soit des taux de substitution, supportent une spéciation au début du Pléistocène vers 2 Ma; *A. provincialis* rejoindrait donc le groupe des endémiques résultant des phénomènes de spéciation survenus suite aux bouleversements climatiques et écologiques du Quaternaire.



Figure 9 : Trois Sablines et leur habitat : (a) et (b) *Arenaria cinerea* en amont des gorges du Verdon, (c) *Arenaria ciliata* dans une pelouse du Queyras vers 2000 mètres, et (d) et (e) *Arenaria provincialis* dans les Calanques vers 300 mètres.

Nous avons proposé un scénario hypothétique réunissant isolement historique, changements environnementaux, changement de niche et évolution biologique (Figure 10). Ce modèle s'appuie sur le postulat que l'habitat actuel d'*A. provincialis* a été produit par l'érosion Quaternaire des roches calcaires. Plus précisément c'est durant les phases intenses de refroidissement climatique que la gélifraction des roches a produit les éboulis. Selon ce scénario la spéciation de la Sabline et son changement de niche se serait produit lors de l'isolement de la population ancestrale dans ce nouvel habitat, azonal, et refuge lors d'un interglaciaire. La clé du raisonnement est qu'à l'origine d'*A. provincialis*, d'*A. cinerea* et d'*A. hispida* il y a la fragmentation d'une aire ancestrale datant du Pliocène suivi d'une évolution en situation de refuge dans des habitats azonaux tels que les éboulis ou les sables dolomitiques. Cet isolement s'est accompagné d'une spécialisation et d'une évolution de la niche. En se basant sur le postulat d'une extension maximale de l'ancêtre de ces endémiques durant les premières glaciations du Pléistocène alors la niche ancestrale pourrait être celle des pelouses du subalpin où vit actuellement *A. ciliata*. Se réfugiant sur les plateaux dolomitiques riches en sable des Causses *A. hispida* aurait évolué vers une forme présentant une forte pilosité et de petites graines, tandis qu'*A. provincialis* et *A. cinerea* auraient privilégié de plus grosses graines fournissant les réserves suffisantes au développement racinaire des germinations sur un substrat très caillouteux.

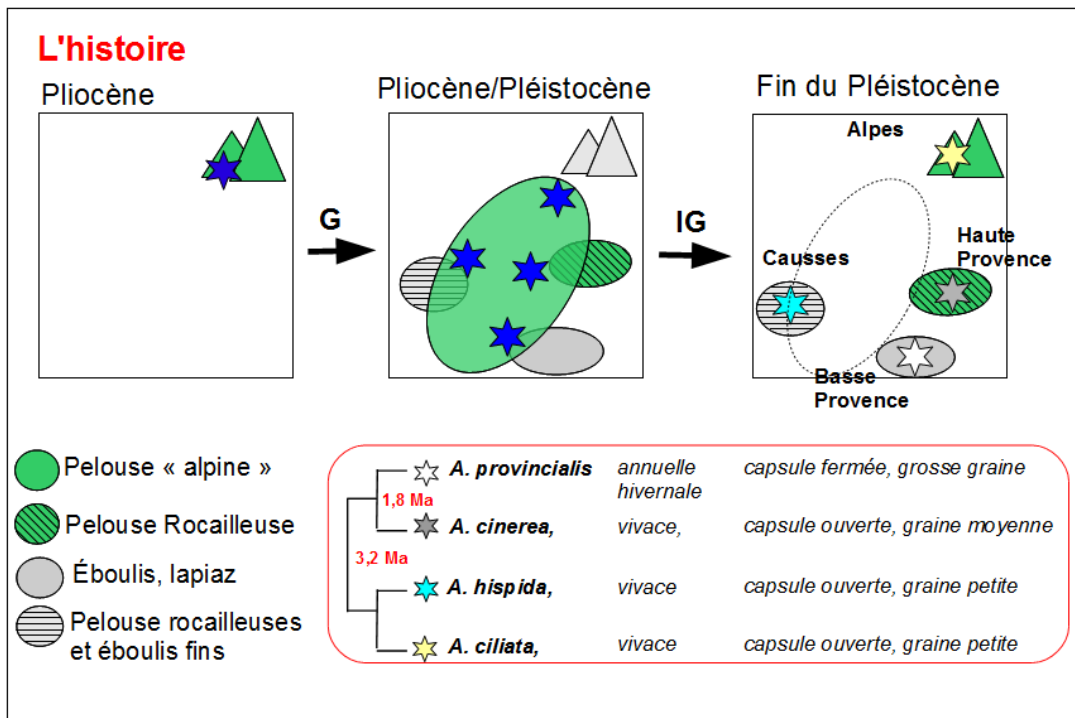
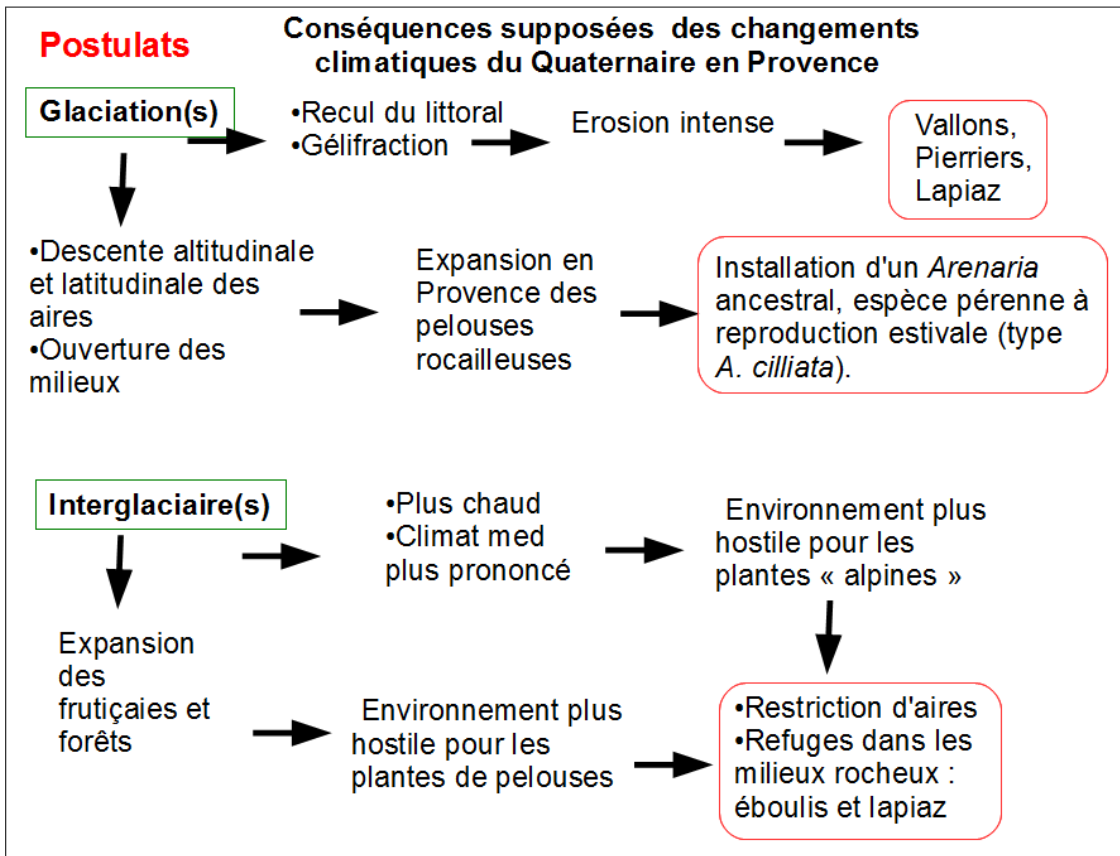


Figure 10 : Postulats et scénario construisant une hypothèse sur la spéciation d'*A. provincialis*

Niche et persistance sont la manifestation du phénomène évolutif

L'exploration d'un grand nombre de sites et l'ordination multivariée des relevés floristiques ont montré que la niche de Sabline de Provence était également limitée par la nature du substrat : elle n'a jamais été observé sur calcaire dolomitique. Sur ce substrat la végétation est plus dense laissant apparaître des affleurements rocheux dans lesquels de petites poches sablonneuses abritent une autre Sabline, *Arenaria modesta* (Figure 11). Nous pensons que c'est au travers des phénomènes de succession végétale et de dynamique de colonisation/extinction qu'il faut chercher l'explication de l'absence de la Sabline de Provence sur substrat dolomitique (Youssef 2011). Nous avons pu explorer à cette occasion la complexité des facteurs directes et indirectes responsables des effets de filtres qui déterminent la composition d'une communauté végétale (Lortie et al 2004). A ce niveau une étude de la structure spatiale de la diversité génétique à l'échelle fine des dèmes d'*A. modesta* et d'*A. provincialis* serait une information additionnelle bien utile pour préciser notre modèle (l'ombre prédite par nos hypothèses). Un plus fort taux de colonisation/extinction pour *A. modesta*, associé à une plus forte capacité de dispersion devrait se traduire par une diversité et une structuration génétique moindre. Par comparaison *A. provincialis*, avec sa grosse diaspore et habitant des milieux plus stables car moins facilement colonisables par la végétation, devrait présenter une plus forte structure génétique avec des phénomènes d'isolement par la distance.

Il faut noter à ce niveau toute la difficulté mais aussi la richesse de l'écologie : une même caractéristique, ici la taille de la diaspore, peut être analysé de bien de façons et servir des problématiques différentes. Ces problématiques sont réunies par les phénomènes à l'œuvre dans les populations, en cela Sami Youssef a bien résumé la situation dans la conclusion de sa thèse (Youssef 2011) : « Ainsi, la persistance des espèces est déterminée par la dynamique des populations dans leur paysage, d'une part, et l'évolution des populations à travers le temps et l'espace d'autre part. Pour persister, la réponse des populations à leur environnement doit se traduire par le développement d'une nouvelle niche écologique. En retour, l'évolution des populations par effet de sélection naturelle, et de la dérive génétique s'il y a eu un isolement, inscrit ces changements écologiques dans le génome ».

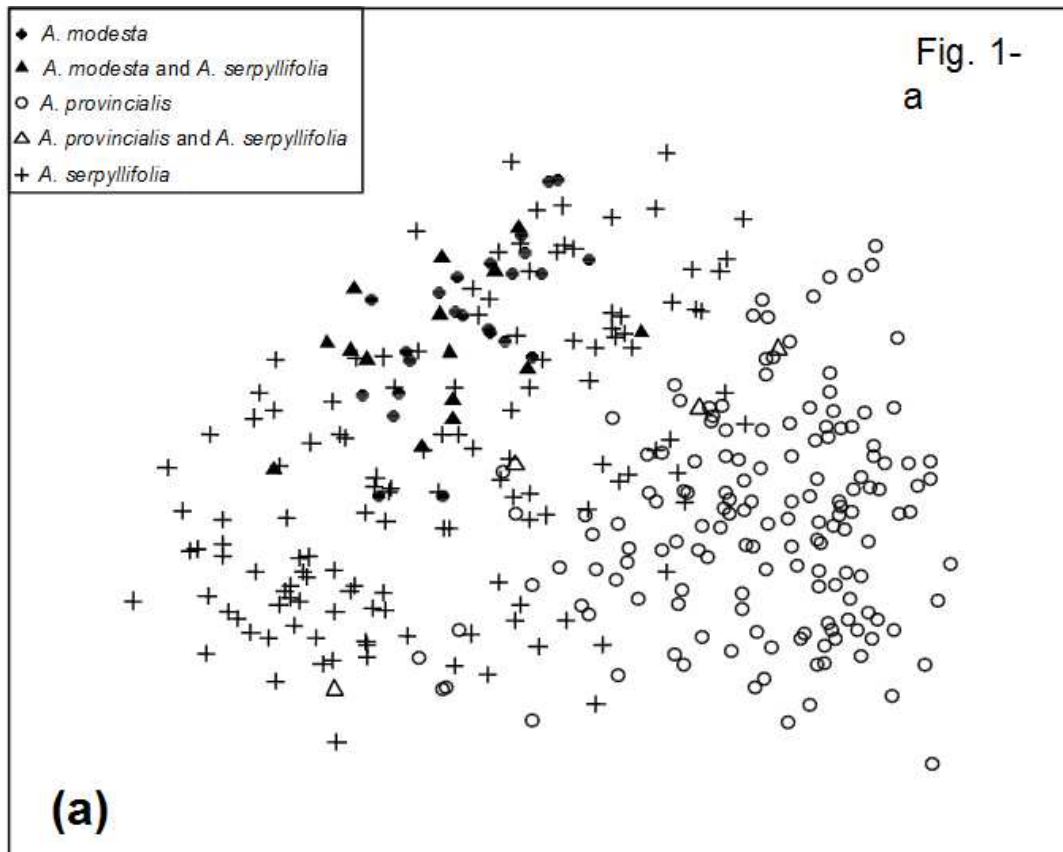


Figure 11 : Relation entre nature du calcaire et assemblages floristiques, (a) Ordination des relevés floristiques identifiés selon la présence de trois *Arenaria*, (b) et (c) photographies de versants sur dolomie (Etoile) et sur calcaire barémien (Calanques).

Enquête paléo-démographique

Nous avons franchis une étape supplémentaire avec le travail de Master de Marine Pouget sur la phylogéographie d'*A. provincialis* (en révision pour *Annals of Botany*). La phylogéographie vise à établir l'histoire des populations, offrant un lien conceptuel entre la micro et la macroévolution (Avice 1987, Avice 2009). En travaillant à partir de marqueurs des génomes cytoplasmiques il est possible de révéler la diversité de lignées monoparentales, le plus souvent maternelles. De la généalogie de ces lignées maternelles, qui ne se recombinent pas, il est possible de déduire l'histoire démographique, en terme de migrations et de fluctuations des effectifs démographiques. Quand on étudie des populations d'Angiospermes les lignées maternelles sont révélées grâce aux marqueurs du génome chloroplastique. Celui-ci est connu pour avoir un taux de mutation faible, même dans les espaces intergéniques. Cela a conduit les généticiens à relativiser le potentiel de la phylogéographie *sensu stricto* chez les plantes (Schaal et al 2000) et à utiliser les marqueurs multilocus tels que la RAPD et l'AFLP pour déduire la phylogéographie à partir de structures génétiques affectées par les migrations, la dérive et les phénomènes recombinaires associés aux flux de gènes.

Dans de nombreux cas d'étude cela a très bien fonctionné : à certaines échelles les populations étaient suffisamment isolées génétiquement pour que les flux de gènes ne masquent pas le « signal phylogéographique » issu de l'histoire des migrations. Cela est assez net dans les travaux sur la phylogéographie des plantes alpines par exemple (Schönswetter et al. 2004, Kropft et al. 2006). Le problème des structures AFLP est qu'elles sont affectées par la recombinaison, qu'il est difficile de polariser dans le temps les structures observées et d'utiliser des modèles d'évolution pour estimer si telle différenciation est récente ou ancienne. La valeur heuristique d'une structure AFLP est donc moins grande que celle d'une phylogénie de séquences. Dans certains cas la combinaison de l'AFLP au niveau intra spécifique avec la phylogénie d'un gène nucléaire au niveau inter spécifique a pu permettre d'ancrer les structures AFLP dans un cadre temporel (phylogéographie de *Pritzelago alpina* par exemple, Kropft et al 2003).

De nombreuses phylogéographies *sensu stricto* ont néanmoins pu être réalisées chez les plantes terrestres sur des espèces communes ou rares, dans des habitats ou sous des climats variés, sur des arbres comme sur des herbacées. Pourquoi ? Parce que ces plantes ont traversé le Pléistocène sous la forme de nombreuses populations suffisamment grandes pour conserver la diversité haplotypique du génome chloroplastique. Moins d'extinctions, des effectifs démographiques plus stables, moins de goulots d'étranglement, sont des situations favorisant une plus grande accumulation d'allèles qui sont distribués géographiquement au gré des phénomènes de migration et d'isolement. Les phylogéographies de ce type les plus connues sont celles des chênes européens (Petit et al. 2002), des Chênes méditerranéens (Magri et al 2007) mais citons également l'étude du *Juniperus tibetica* qui a montré que cet arbre a survécu au dessus de 4000 mètres durant le dernier maximum glaciaire (Opgenoorth et al., 2009).

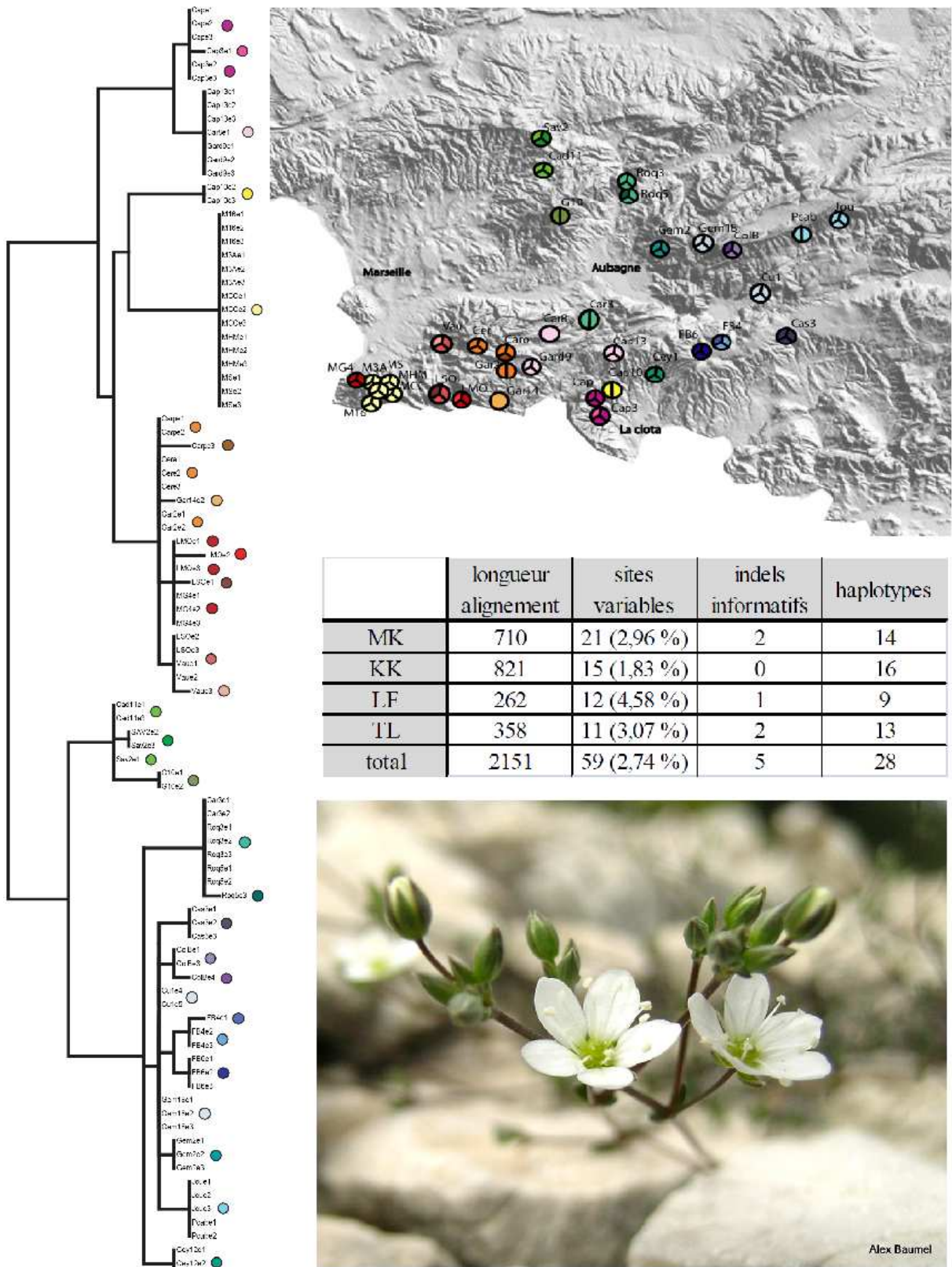


Figure 12 : Phylogéographie d'*A. provincialis*, arbre du maximum de parcimonie des 28 haplotypes trouvés à partir du séquençage de 4 locus du génome chloroplastique (figures et tableau tirés du rapport de Marine Pouget 2011).

Les plantes endémiques détiennent parfois une diversité des haplotypes chloroplastiques suffisantes pour révéler leur histoire démographique. Par exemple l'Ericacée *Phyllodoce nipponica*, endémique des Alpes japonaises, vivant à haute altitude dans les crevasses et fissures des falaises, a une phylogéographie informative (Ikeda et Setoguchi 2006). A une échelle encore plus réduite Molins et al (2009) ont montré que l'endémique des baléares *Senecio rodriguezii* était doté d'une importante diversité avec 7 haplotypes trouvés pour un seul locus de 570 paires de bases séquencées. Récemment la même équipe a montré une grande diversité en haplotypes chloroplastiques chez *Thymus herba-barona*, endémique de Corse, Sardaigne et Baléares (Molins et al 2011). Ils ont déduit d'une analyse emboîtée du réseau d'haplotypes (nested clade analysis) que la distribution de l'espèce prenait son origine dans le massif de Gennargentu en Sardaigne suivi d'une colonisation de la Corse et de Majorque puis d'une fragmentation récente. Les mesures des temps de divergence supportent que le morcellement de l'aire ancestrale a commencé à la fin du Pliocène (3 Ma) suite à plusieurs phases de réchauffement climatique.

Revenons à *A. provincialis*, connaître les grandes lignes de l'histoire de ses populations pourrait éclairer nos hypothèses sur l'évolution de cet endémique. Les premiers résultats de séquençage nous ont révélé un fort polymorphisme des haplotypes chloroplastiques. Les résultats sont très prometteurs : l'analyse des gènes chloroplastiques a montré une grande richesse en haplotypes, inattendue à cette échelle (moins de 145 km²), un fort signal phylogéographique et le rôle inégal des différentes parties de l'aire de distribution dans l'histoire de cette plante endémique (Figure 12). A partir de la datation des nœuds phylogénétiques et de la reconstruction des aires ancestrales nous avons exploré la question de la zonation géographique de la persistance d'*A. provincialis*. Il est apparu que le centre de la distribution abritait la plus grande diversité génétique, gardait la mémoire des plus anciens événements de divergences moléculaire, soit près de 2 millions d'années de persistance !

Cette zone se situe au niveau de la moyenne de l'amplitude climatique de l'espèce, avec une assez forte proportion en lapiaz et aussi en recouvrement végétal. En comparaison les zones périphériques abritent des populations vivant dans des conditions écologiques plus marginales. Les zones périphériques sud-ouest et est répondent bien aux attentes théoriques sur les populations marginales (Eckert et al. 2008) : moins de diversité génétique et des zones colonisées plus récemment. En revanche la zone située au niveau de la St Baume vers 1000 mètres d'altitude, correspondrait à un point chaud d'évolution récente et cela certainement sous l'effet de pressions de sélection originales. Dans cette zone nous observons dans les populations de Sabline une ramification récente des haplotypes chloroplastiques ainsi qu'une situation d'isolement assez prononcé. En associant à cela les analyses de l'habitat et des communautés végétales réalisées par Sami Youssef il nous semble pertinent de reconnaître ces populations de la Sainte Baume comme une entité évolutive en pleine émergence. Selon le raisonnement de Moritz (2002)

il n'est pas saugrenu de proposer l'hypothèse d'une spéciation en cours de réalisation en référence à la « zone grise de divergence » précédant l'émergence des espèces.

Ces résultats sont passionnants car ils nous offrent la possibilité de réfléchir à un cas de spéciation, d'acquisition d'une niche et d'adaptations bien caractérisées, dans le cadre spatial et temporel des paysages de la Provence. Ils demandent à être plus fouillés à l'aide de marqueurs du génome nucléaire. Pour l'instant les données acquises sur la phylogéographie et l'écologie de la Sabline, constituent la base d'un travail où nous pourrions appliquer les principes de déduction forte. En cela la démarche de « phylogéographie statistique » (Knowles et al. 2009, Carnaval et al 2009) nous semble pertinente (Figure 13). Elle reste cependant difficile compte tenu de l'indigence des données paléo écologiques de la zone d'étude.

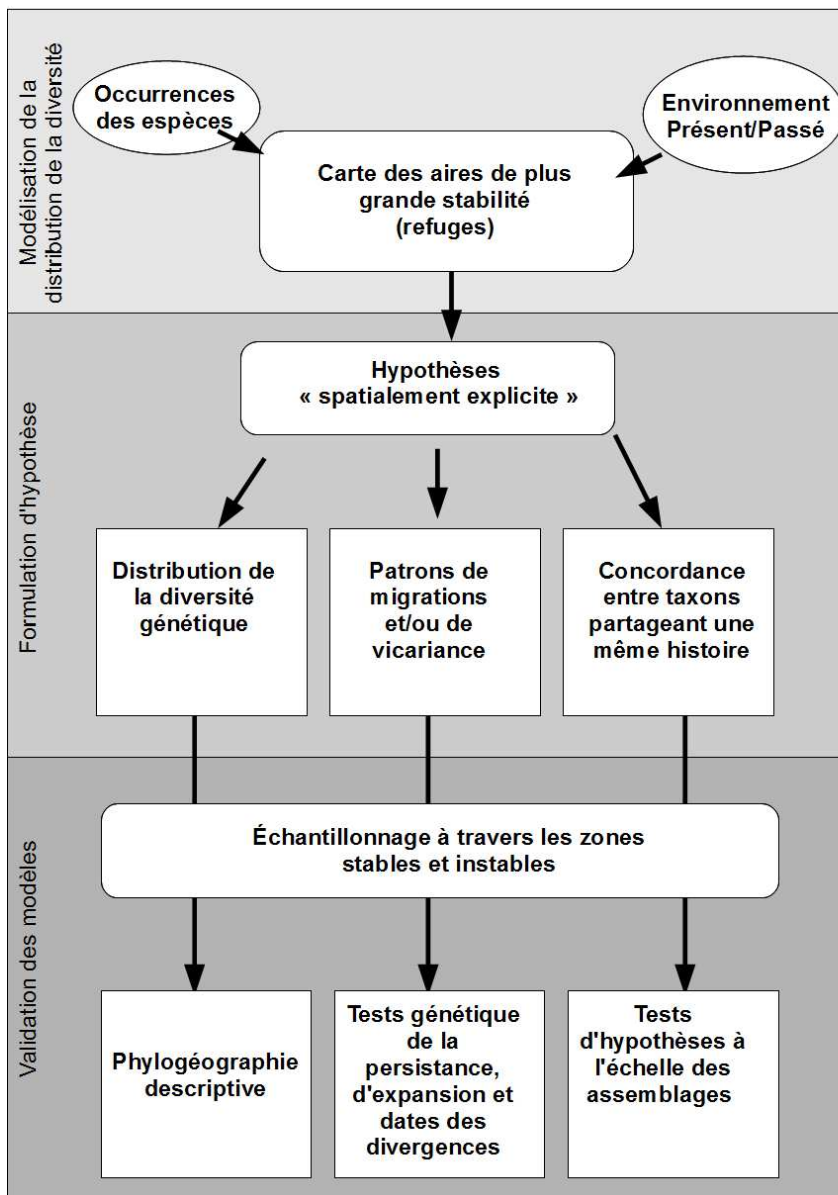


Figure13 : Démarche de la phylogéographie statistique, d'après Carnaval et al. 2009.

Des structures génétiques qui attendent une explication écologique

Les institutions en charge de la conservation de la biodiversité supportent une part importante de la recherche en écologie. Souvent cela s'accompagne d'une multiplication des cas d'études. Les laboratoires qui s'engagent dans la voie des projets de conservation, rencontrent des difficultés : petit budgets, connaissances longues à obtenir (suivis sur le long terme, cultures etc ...) et peu séduisantes pour la « big science » de l'écologie. Cependant cela offre l'opportunité d'apprécier une caractéristique du vivant : la très forte singularité des structures génétiques et cela quelque soit l'échelle d'investigation. Ajoutons que cela maintient le lien entre la science universitaire et celle des naturalistes qu'ils soient amateurs ou professionnels. Voici quelques exemples de mes recherches illustrant cela.

L'étude de la structure génétique par AFLP de la Nivéole de Nice, *Acis nicaeense*, plante endémique restreinte aux environs de Nice, a révélé comme pour *A. provincialis*, de forts effets d'isolement liés à la topographie des lieux, l'hétérogénéité géologique du substrat et assez peu de la distance séparant les populations (Diadema 2006). La phylogéographie de la Nivéole de Nice remonte-t-elle jusqu'au début du Pléistocène ? Quand a-t-elle été séparée de son espèce sœur la Nivéole endémique du Ventoux ? Autant de réponses qu'il faudrait traiter par l'analyse de séquence nucléotidiques et pour lesquelles l'AFLP montre ses limites .

A l'échelle du bocage du Champsaur nous avons trouvé chez *Primula vulgaris* une structure spatiale de sa diversité génétique (AFLP) bien corrélée à la densité des haies, montrant que celles-ci avaient un impact sur les flux de gènes de cette plante en limitant la distance de pollinisation (Campagne et al. 2008, Campagne et al 2009). *Primula vulgaris* fonctionne surtout en allofécondation, bien que cela semble être aussi modulé par la densité du paysage (Campagne et al 2009), nous avons comparé sa structure génétique spatiale à celle de *Moehringia trinervia* qui pratique surtout l'autofécondation. Comme attendu *M. trinervia* a une structure plus marquée par l'isolement par la distance, cependant comme pour *P. vulgaris* les résultats ne supportent pas un effet « corridor » selon lequel la continuité en habitat (ici les haies), ou connectivité, faciliterait les flux de gènes. Le succès de l'AFLP pour révéler la diversité génétique de la Nivéole et de la Primevère contrastait avec mon expérience d'autres marqueurs multilocus. Durant ma thèse sur le genre *Spartina* (Poacée), RAPD et ISSR avaient échoué à révéler une diversité génotypique chez *Spartina anglica* et *Spartina maritima* sur de très grandes aires géographiques (Baumel et al 2001, Yannick et al 2004). Tout au plus nous avons observé des pertes très ponctuelles de marqueurs.

Dans le cadre du M2R de Jérémie Migliore, nous avons utilisé l'AFLP pour étudier la diversité de *Mercurialis corsica*, une euphorbiacée dioïque endémique de Corse et de Sardaigne. L'échantillonnage réalisé par le conservatoire botanique de Corse à l'échelle de toute l'île, le grand nombre de marqueurs obtenus, et le polymorphisme important était pour nous annonciateur d'une forte structure déterminée par la topologie mouvementée de l'île. Les résultats ont été surprenants (Migliore et al. 2011) ; malgré le fort polymorphisme observé, attestant d'événements de

recombinaison en relation avec la reproduction sexuée, nous avons trouvé pour unique structure spatiale une frontière séparant les populations du Cap Corse de celles du reste de l'île. De plus, en poussant les analyses nous avons mis en évidence des groupes génétiques, mais ceux-ci n'avaient aucune dimension spatiale, étant présents dans la plupart des populations. Est-ce là la marque d'un mélange récent à partir de populations ancestrales bien différenciées ? Malgré une différenciation significative des populations la structure observée supporte l'hypothèse d'un système d'isolement en île avec des migrations non limitées au voisinage. Comment expliquer cela à l'échelle de la Corse autrement que par les bouleversements écologique du Pléistocène ? Malheureusement les données de séquençage n'ont pas permis de vérifier cela, est ce alors à l'Holocène en relation avec les modifications des changements d'usage, en particulier l'effet des grandes transhumances qui auraient pu faciliter la dispersion de la Mercuriale ? De mon point de vue le mystère reste entier. Medrano et Herrera (2008) ont également rapporté un cas similaire de groupes génétiques peu structurés spatialement chez un Narcisse endémique de Sierra Nevada, *Narcissus longispathus*.

Une faible structuration de la diversité génétique sur de grandes distances implique nécessairement de fortes capacités de migration. En cela l'exemple de la Mercuriale et du Narcisse rejoignent les nombreuses études du genre *Armeria* révélant des capacités de migration plutôt étonnantes pour un taxon herbacé de milieux ouverts très fragmentés actuellement (Gutierrez Larena et al. 2002, Fuertes Aguilar et Nieto Feliner 2003, Pineiro et al 2007, Baumel et al 2009, Pineiro et al 2009). Certes les *Armeria* ont un fort pouvoir de dispersion exozoochore grâce à leur fruit qui reste dans le calice épineux. Mais leur grande distribution et leur évolution réticulée supposent la présence d'agents de dispersion migrant sur de vastes distances. Les oiseaux marins semblent avoir joué un rôle pour l'espèce littorale *Armeria pungens* expliquant la parenté des populations du Portugal et de Corse (Pineiro et al 2007). Mais pour les taxons continentaux à très large distribution tels qu'*A. maritima* et *A. arenaria* il faut envisager l'hypothèse d'animaux maintenant éteints ou en très forte régression tels que les grands herbivores des steppes du Pléistocène dont certains ont survécu à l'Holocène : le bison d'Europe et l'Auroch étaient encore présents en France au moyen-âge.

En quête de généralisation

Ces exemples montrent qu'il est difficile de prévoir la diversité génétique et sa structure à partir de l'écologie, de la distribution et des traits d'histoire de vie des organismes (Duminil et al 2007). Nos travaux réalisés ou à venir n'échappent pas aux remarques de Fiedler (1986, 1987) : l'évolution des espèces a une forte singularité, chaque espèce dévoile un grand nombre de différences qui les distinguent de leurs congénères qu'elles soient communes ou rares. Il est donc difficile à première vue de généraliser à partir de nos travaux. Pourtant, les cas d'études, traitant

d'une espèce ou d'un groupe d'espèces sont des étapes nécessaires et basiques pour d'une part comprendre la biodiversité d'une région et d'autre part alimenter les recherches à venir.

De manière récurrente les auteurs de phylogéographies essaient dans leurs publications de souligner la portée générale de leur résultat. Par exemple, dans leur étude de la différenciation des genres *Bellis* et *Bellium* Fiz-Palacio et Valcarcel (2011) notent un délai de 4 millions d'année entre le nœud séparant les deux genres (à environ 6 millions d'années) puis leur diversification débutant il y a 2 millions d'années. Ce délai s'expliquerait selon eux par la mise en place du climat méditerranéen durant cette période. Les facteurs agissant sur la diversification des deux genres seraient selon ces auteurs la fréquence en habitat et les effets d'isolement des glaciations du Pléistocène : « *The delayed diversification of the remaining extant species of Bellium may have been precluded by the absence of proper habitats, which only became available later in the Pliocene (from 2.5 to 2.1 million years ago). At this time altitudinal zonation of the vegetation was complete, and then speciation was probably driven by geographical isolation in island refugia during glaciation episodes* ». Ce patron est-il retrouvé chez d'autres plantes ? Quels sont ces « invariants empiriques » (Cooper 1998) qui nous permettront de souligner les facteurs clés déterminant l'histoire et l'écologie des espèces ?

Au niveau méditerranéen une généralisation des patrons phénoménologique naîtra de la somme croissante des travaux et de leurs synthèses (Comes 2004, Thompson 2005, Médail et Diadema 2009, Fady et Connord 2010, Rodriguez Sanchez et al 2010, Nieto Feliner 2011, Aparicio et al 2012). De celles-ci émergera peut être un contexte scientifique plus mûre pour cibler des causes et processus gouvernant l'évolution et la persistance des populations végétales, c'est à dire pour alimenter la connaissance des lois causales. Il me semble que la synthèse de Gonzalo Nieto-Feliner dans Taxon en 2011 va dans ce sens : « *But it is also argued that just speaking of single refugia to refer to each of the peninsulas is an oversimplification and that even speaking of multiple unconnected refugia does not seem to reflect the complexity of the processes that shaped the current (genetic and species) diversity* ». Et encore : « *In my opinion, then, the relevant questions would be to ask not just where populations were preserved during climatically adverse periods because this question is not simple even in northern areas whenever the refugia did not coincide across cycles. The most interesting questions are: How did populations survive, what processes took place during the climatic oscillations? What consequences did those processes have on the genetic structure and on the identity as species?* »

Le problème soulevé par Nieto Feliner est encore celui de la singularité des phénomènes étudié ; les patrons phylogéographiques semblent peu congruents. Cumulés sur la durée et sur plusieurs taxons les zones refuges semblent être très nombreuses (Médail et Diadema 2009). Pourtant je serai plus optimiste, de la phylogéographie et de la recherche des zones refuges il déjà est ressortit de nombreuses connaissances sur la survie des plantes dans des environnements et paysages très différents de ceux que nous connaissons aujourd'hui. D'autre part l'échantillonnage

est actuellement assez faible au regard de la diversité floristique présente et de la multiplicité des histoires. Il faut lire la synthèse de Postigo-Mijarra et al (2009) sur les phénomènes d'extinction successifs aboutissant à la flore ibérique actuelle pour s'en rendre compte.

Le développement des outils de la génomique associée à celui des méthodes d'analyse et de modélisation bayésienne issues de la théorie de la coalescence offrent la possibilité d'analyser conjointement l'évolution moléculaire des gènes et l'histoire démographique des espèces (Drummond et Rambeau 2007). Les progrès réalisés et à venir sur les modèles biogéographiques de reconstruction d'aires ancestrales (Yu et al 2011) sont également un facteur de progrès important dans nos recherches. Les modèles de diffusion de la phylogéographie bayésienne (Lemey et al 2009) utilisés initialement pour reconstruire les épidémies virales (Auguste et al 2010) sont très prometteurs car on discerne là une étape supplémentaire pour enrichir les analyses. La démarche bayésienne est ouverte à toute information complémentaire venant affiner les scénarios : connaissances historiques sur l'occurrence, barrières physiques à la dispersion, zone d'optimum climatique, agent de dispersion ou matrice des trajets les moins coûteux. La possibilité de construire des modèles par intégration successive est remarquable en écologie où la richesse des données est à la fois dans leur qualité, leur volume et dans leur diversité. La phylogéographie est donc une étape préliminaire à des recherches plus fouillées sur la biologie des organismes et l'écologie. En cumulant les exemples de phylogéographie sur des aires et des échelles différentes il est possible de faire le lien entre l'écologie et la paléo-écologie (Petit, Hampe et Cheddadi 2005, Carnaval et al. 2009). Discerner les barrières à la migration, les facteurs structurant les flux de gènes, les zones géographiques et donc écologiques de plus longue persistance nous livre l'écologie des populations ancestrales qui détermine la niche et la biologie des populations actuelles.

Phylogéographie d'une espèce commune

Une piste de généralisation faisant le lien entre, paléoécologie, biogéographie et phylogéographie repose sur l'étude de plantes à large distribution, éventuellement dominantes dans leur écosystème. L'idée est que leur « mémoire génomique » détient la clé des fluctuations d'aires de distribution et de l'histoire de la végétation où elles se trouvent actuellement.

Dans la suite des travaux de Pierre Quézel (1978, 1985), de Régine Verlaque (1997) et de Frédéric Médail (Médail et Verlaque 1997, Médail et Diadema 2009) sur la flore méditerranéenne, nous avons initié en 2007 une recherche sur la phylogéographie du Myrte. La thèse de JérémY Migliore a été financée par une bourse de la région PACA et par le conservatoire botanique de Corse, le Myrte représentant une ressource naturelle importante sur cette île. Le Myrte a plusieurs avantages pour une phylogéographie. Tout d'abord les espèces structurantes des formations de type matorral (maquis, garrigues, phryganes) ont été peu étudiées. Ensuite la distribution du Myrte débord de la région méditerranéenne (Figure 14); cela permet de s'éloigner de la zone d'étude et de multiplier les cas de marginalité géographique offrant des points de comparaison intéressants. Enfin le genre *Myrtus* est une relique de l'époque tertiaire où les flores tropicales occupaient les hautes latitudes. Cerise sur le gâteau, *Myrtus* est le seul Myrtacée de la zone d'étude et il a laissé de nombreux fossiles bien identifiés. Plante à dispersion endozoochore, cultivée et appréciée dans la plupart des sociétés rurales méditerranéennes, il était difficile de prévoir si nous trouverions un signal phylogénétique intéressant dans ses populations.

La phylogéographie est fondamentalement une approche exploratoire nécessitant une forte prise de risque. Progressivement, à mesure que l'échantillonnage a grossi, nos analyses ont révélé une structure génétique permettant d'inférer une phylogéographie. Les réseaux d'haplotypes chloroplastiques, les phylogénies de gènes nucléaires et les marqueurs multiclocus AFLP amènent des informations relativement concordantes (Figures 15). Les résultats des phylogénies accompagnées de datation et de reconstruction d'aires ancestrales sont décrits dans le détail dans l'article que nous avons publié dans *Journal of Biogeography* (Migliore et al 2012) et dans la thèse de JérémY (Migliore 2011).

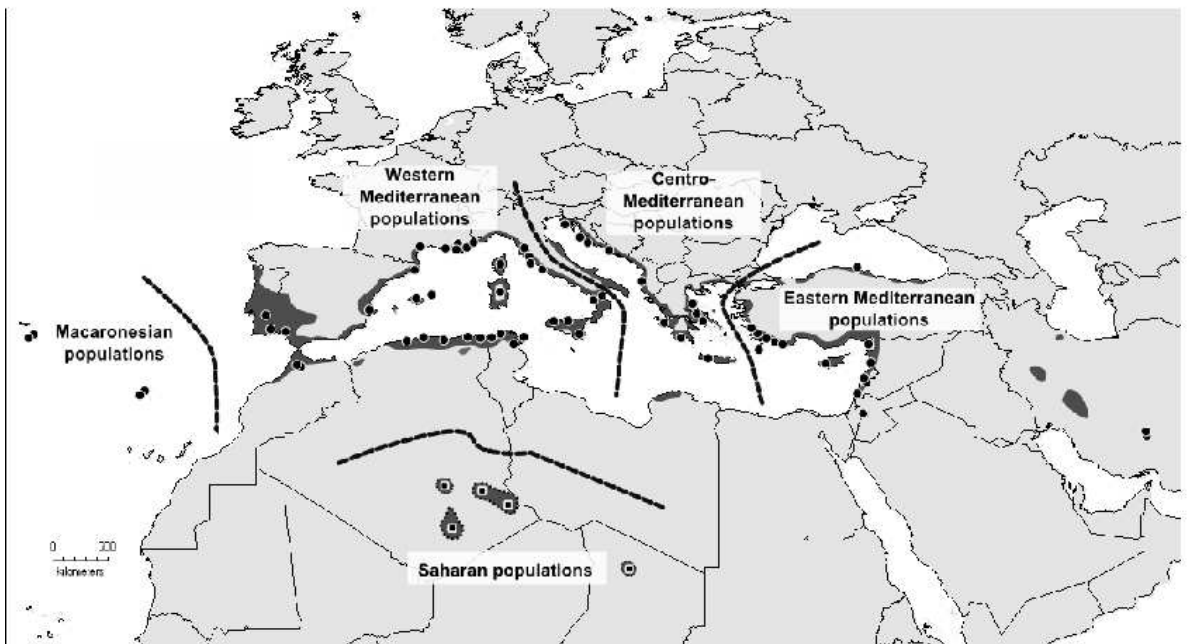
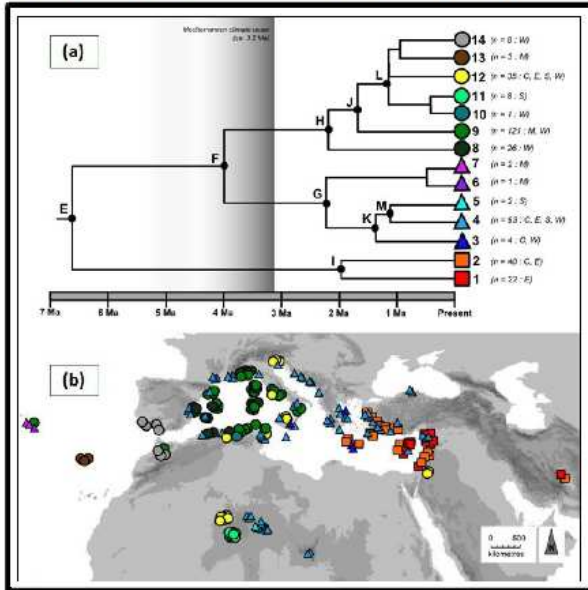
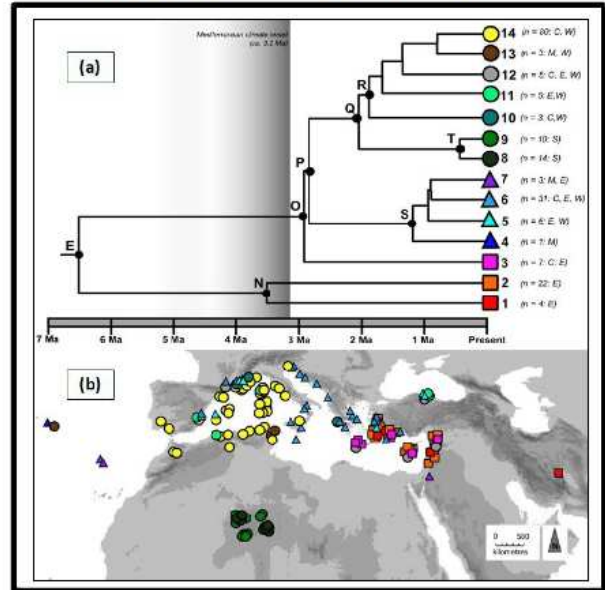


Figure 14 : Photographie de Myrte commun en fleur et au Cap Corse sur serpentine, carte d'échantillonnage pour la phylogéographie du genre *Myrtus* issue de Migliore et al. 2012.

Haplotypes Chloroplastiques



Haplotypes ribosomiques



AFLP

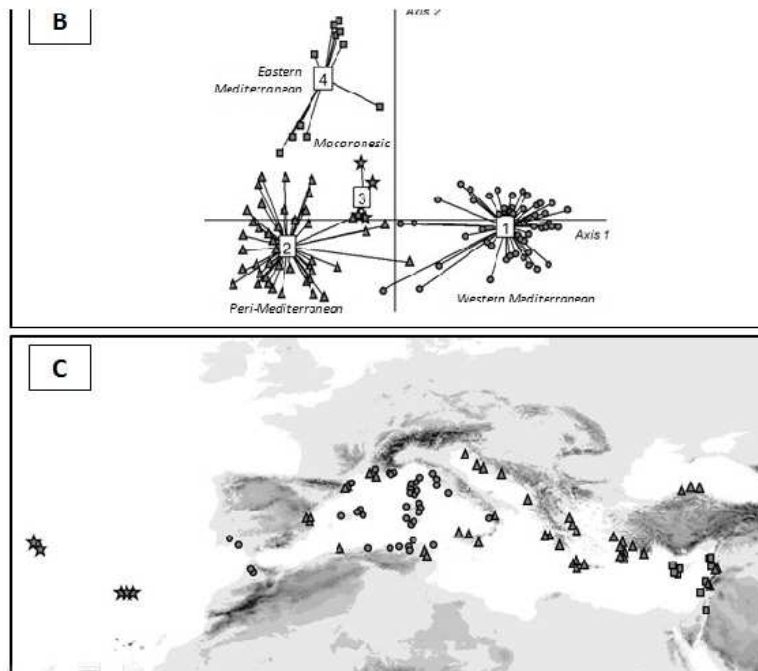


Figure 15 : Structures génétiques observées chez le Myrte, à partir de trois types de marqueurs.

A partir d'une origine remontant au début du Miocène, la diversification du Myrte commence à la transition Miocène / Pliocène, et se poursuit au cours du Pléistocène. Une vicariance ancienne a conduit à l'isolement d'une lignée est-méditerranéenne puis des phénomènes plus récents de diversification sont détectés à l'ouest avec migration en retour vers l'est de la Méditerranée, mais aussi vers la Macaronésie et vers le Sahara.

Au cœur des montagnes-refuges du Sahara central, l'origine du Myrte du Sahara semble être postérieure à la mise en place du Myrte en méditerranée. L'isolement des populations de myrte de Nivelles s'accompagne d'une forte érosion génétique. Le myrte de Nivelles a les caractéristiques des populations en situation de marginalité : effets fondateurs sous échantillonnant la diversité ancestrale (marqueurs chloroplastiques), érosion de la diversité intrapopulation, apparition d'une reproduction sexuée et enfin émergence d'une différenciation phénotypique qui est pour l'instant impossible d'attribuer à la conséquence d'adaptations ou d'accommodation du développement végétatif et floral.

L'un des résultats surprenant de la thèse de Jérémie est que que les populations insulaires méditerranéennes de *M. communis* comme celles présentes en Corse ne sont pas différenciées, n'ont pas d'haplotypes chloroplastiques privés, comparées aux populations continentales. Au contraire les résultats des diverses analyses de structure génétique supportent plutôt l'hypothèse que *M. communis* a fortement décliné, voir disparu des îles, quand leur environnement est devenu hostile durant le Pléistocène et qu'ensuite des recolonisations rapides se sont produites à partir de refuges situés sur le continent. Cette hypothèse est également supportée par l'analyse des pollens fossiles en Corse (Reille 1992) et par les modélisations de niche climatique réalisées pour le Myrte (Leriche inédit) ou pour *Laurus nobilis* et *Erica scorparia* (Rodriguez Sanchez et al 2008, Désamoré et al 2012). Les îles n'ont donc pas joué le même rôle dans l'histoire du Myrte, l'hypothèse de refuges insulaires semble fragile pour le Myrte et cela contraste fortement avec la persistance sur le long terme de lignées aux Açores et à Madère. Le phénomène sous jacent pourrait être la stabilité climatique plus importante pour les îles océaniques (Migliore et al soumis).

Qu'apporte cette étude de cas ? L'un des derniers paragraphes de la thèse de Jérémie s'intitule « *A la recherche de paradigmes phylogéographiques en Méditerranée* ». La différenciation est-ouest méditerranéenne, bipolarisation de la diversité génétique de part et d'autre de la Méditerranée et la diversification plus importante à l'Ouest chez *Myrtus* est similaire au patrons observé chez *Laurus*. Est-ce là un invariant empirique des plantes d'origine pré-Pliocène ayant survécu jusqu'à nos jours ? Les études que nous avons initiées sur le Laurier rose, sur les Globulaires et les phylogéographies à venir apporteront d'autres éléments de réponses.

Comme le souligne Nieto Feliner (2011), la phylogéographie est le fruit du cumul historique des histoires de populations, « A tale of tales ». Il y a eu moins de goulots d'étranglement, d'extinctions dans le bassin méditerranéen qu'en Europe tempérée ou dans les Alpes durant le Pléistocène. La persistance sur le long terme des populations des plantes méditerranéenne n'est donc pas une vue de l'esprit. Pour le Myrte par exemple, cela suppose des fonctionnements démographiques en situation de petites populations se reproduisant rarement et persistant grâce à la régénération végétative. Nos résultats soulignent aussi la possibilité d'une forte capacité de migration qui contraste avec les phénomènes d'isolement décrit plus haut. A l'échelle du pléistocène il est possible d'imaginer une flore aux distributions très « fluides » s'accommodant des changements climatiques grâce à une communauté d'agents disperseurs leur permettant d'exploiter au mieux les habitats potentiels comme cela semble être le cas pour le Myrte dans les montagnes du Sahara.

Finalement, de cette phylogéographie du myrte s'étalant sur plusieurs millions d'années, je retiendrai une forte impression, celle d'une très longue rémanence des phénomènes démographiques étant eux même déterminés par les changements du milieu. Les plantes méditerranéennes retiennent dans leurs génomes une mémoire incomplète mais très ancienne du passé. Déjà remarqué par les phylogéographes des arbres (voir par exemple Petit, Hampe et Cheddadi 2005), cet aspect renforce la nécessité d'une approche intra-spécifique de la conservation de la flore méditerranéenne.

Conclusion à la seconde partie

Pourquoi faut-il chercher des tendances communes à des histoires singulières, telles que les phylogéographies ? Nous savons que c'est une tâche difficile car les histoires sont toujours incomplètes, les inférences souvent partielles et parsemées d'erreurs liées à nos méthodes imparfaites. De plus, en aval de la démarche, une fois les diverses phylogéographies collectées, certains auteurs nous ont alertés sur les risques de pseudo congruences (Soltis et al 2006). Des structures peuvent nous apparaître semblables alors qu'ils ont été produits par des chaînes causales différentes : par exemple des voies de migrations identiques à des époques différentes, ou encore de fortes divergences phylogénétiques causées par des phénomènes aléatoires de ruptures de flux de gènes et cela sans barrières physiques (Irwin 2002).

Les patrons phylogéographiques de *Myrtus* (Migliore et al 2012), de *Laurus* (Rodriguez-Sanchez et al 2009) et d'*Erica arborea* (Désamoré et al 2010) se ressemblent, miroir aux alouettes ou amorce d'une généralisation de l'histoire démographique des plantes méditerranéennes ?

Dans tous les cas, le phylogéographe en soif de concordance des structures observées pourra inférer de manière erronée sur le déterminisme des changements d'aires de distribution. Ceci dit, il me semble que ces difficultés sont fréquentes dans les approches comparatives. En biologie la convergence adaptative des formes a été une source d'erreurs pour la systématique et en même temps l'opportunité de découvertes sur l'évolution des organismes.

Malgré ces limites, je pense que la phylogéographie est indispensable dans le cadre de la problématique annoncée dans la première partie de ce mémoire visant à mettre en évidence les « catalyseurs écologiques de l'évolution ». Le cheminement des travaux de Moritz (Moritz 1994, Moritz et Faith 1998, Moritz 2002, Davies et al 2008, Carnaval et al. 2009) illustrent bien ce passage de la phylogéographie singulière à la généralisation sur les déterminants environnementaux et historiques de la biodiversité. La figure 16 présente les connections des diverses recherches s'articulant autour de la phylogéographie. Les deux approches schématisées dans cette figure ne sont pas exclusives. Au contraire la détermination des ESU est utile pour définir les hotspots « évolutifs » (Davis et al 2008, Becerra et al 2008, Carnaval et al 2009).

Pourquoi devrait-on chercher une alternative à la richesse spécifique et à la rareté comme critère pour choisir les priorités de protection ? La diversité des espèces, est un arrêt sur image, le cliché d'un phénomène en cours, l'évolution biologique. Pour reprendre l'argument percutant de Becerra et Venable (2009), déterminer les aires prioritaires de conservation sur la base de la richesse spécifique et sans tenir compte des phénomènes évolutifs sous-jacents, revient à conserver la biodiversité comme dans un zoo : les espèces sont bien là mais n'ont pas d'avenir. La recherche des hotspots évolutifs vise à donner la priorité à la diversité des trajectoires évolutives conduisant à l'originalité des assemblages d'espèces, c'est-à-dire de donner la priorité à la « Biodiversité-comme-processus » pour reprendre le terme de Virginie Maris (2006).

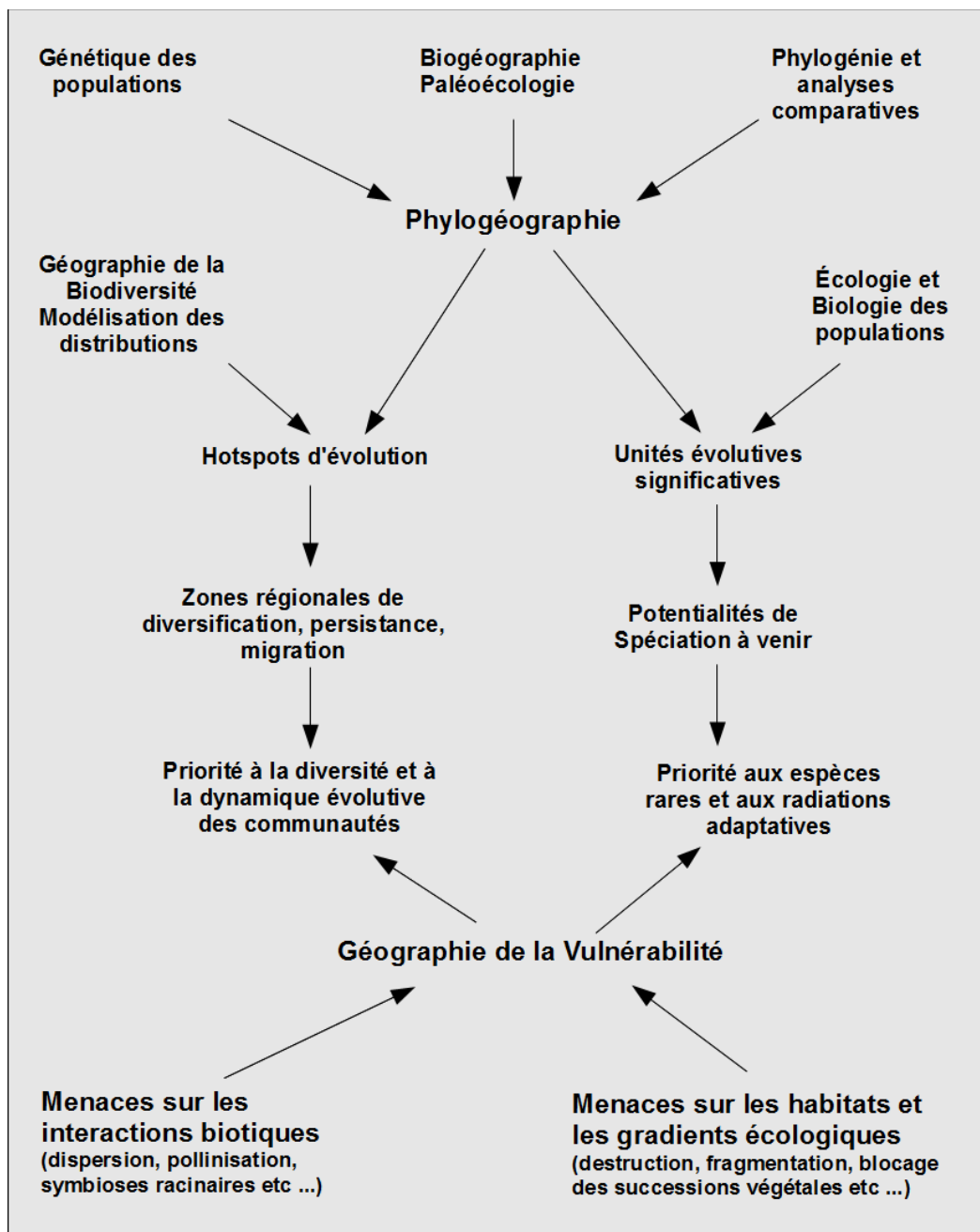


Figure 16 : Situation de la phylogéographie au carrefour des approches de conservation centrées sur les communautés ou sur les espèces

Si nous voulons avoir une approche holistique, par exemple pouvoir traiter de l'écologie des interactions dans un paysage, il est impossible de collecter et d'assembler les connaissances de tous les agents (molécules, cellules, organismes) des niveaux d'organisation inférieurs. Nous avons besoin de généralisations théoriques suffisamment fiables pour être plausibles à un moment donné et fonctionner alors comme postulats.

Quels sont les éléments théoriques, issus de la phylogéographie et de la phylogénétique qui peuvent être suffisamment généraux pour être utilisés comme postulat par les écologues ?

En biologie de la conservation nous pouvons préciser cette question : est il possible de protéger les phénomènes évolutifs à l'œuvre dans les paysages sans avoir à les étudier tous ?

Au mieux il est possible de révéler la structure phylogéographique de certaines espèces d'un territoire alors que le polymorphisme des adaptations, plus difficile à révéler, est tout aussi important pour comprendre la diversification des organismes (Figure 17).

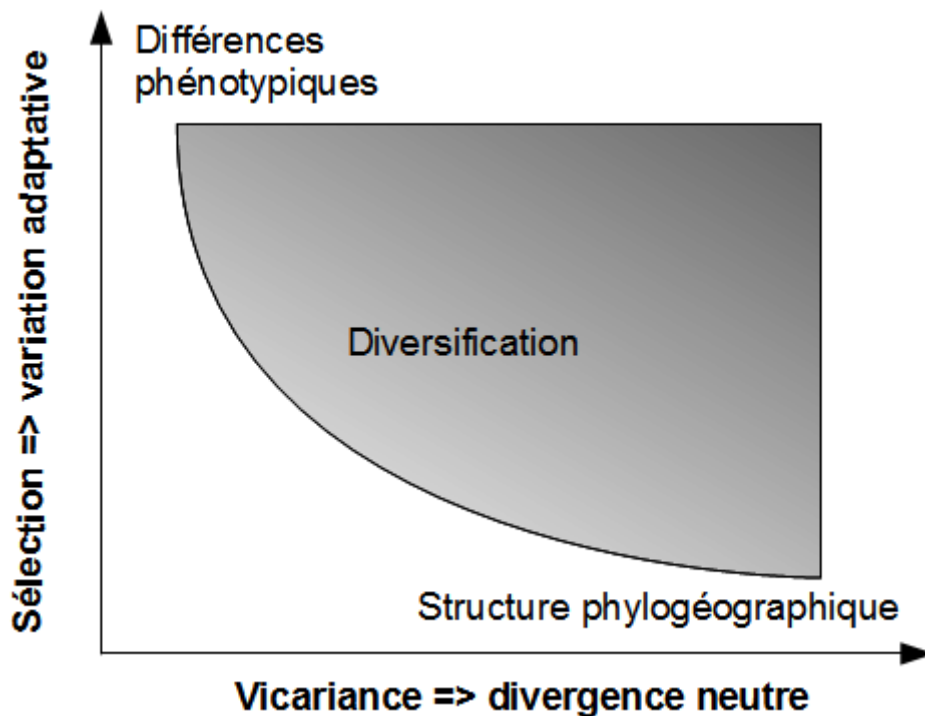


Figure 17 : La diversification en fonction des phénomènes structurant la diversité génétique, d'après Moritz 2002.

L'argument de Moritz (2002) est que les phénomènes d'adaptations locales se produisent si (1) la diversité génétique est présente dans les populations et (2) si celles-ci sont distribuées sur des gradients amenant des pressions de sélection différentes. C'est une prévision de la théorie de l'évolution : (i) diversité génétique et variance environnementale sont sous-jacentes aux phénomènes d'évolution des adaptations, (ii) l'isolement et la fragmentation des aires de distribution sont sous-jacents au phénomène de vicariance. Le modèle causal est construit par ces deux axes. **Ce modèle est heuristique car il oriente notre regard non pas vers la protection d'une espèce ou d'une ESU dans son habitat mais plutôt sur la protection des populations au sein de gradients écologiques et d'écotones, là où évolue le polymorphisme adaptatif. C'est donc une philosophie de la conservation qui accepte le changement environnemental comme facteur du phénomène écologique. Prises dans un gradient écologique les populations sont préparées au changement climatique car elles évoluent déjà dans un milieu changeant. La connectivité déterminante ici sera une connectivité d'habitats différents et non pas la contiguïté d'un type d'habitat.** Ces arguments pourront être plus facilement testés à l'avenir grâce au développement des technologies de séquençage haut débit offrant accès à la diversité génétique de locus exprimés.

Le conservatisme de niche écologique est une piste très féconde pour réunir les chercheurs de l'écologie (Wiens et al. 2010). Le conservatisme de niche, c'est à dire la rétention des traits écologiques au cours de générations, se traduit par une similarité de niche écologique entre organismes parents, que se soit dans une population, entre cousins, entre populations ou entre des espèces différentes. Dans ce dernier cas le conservatisme de niche phylogénétique se mesure par l'autocorrélation des niches écologiques ou de traits associés dans une phylogénie. Silvertown et al. (2006) ont montré que le conservatisme phylogénétique de la niche est dépendant de l'échelle d'analyse. Très fort à l'échelle β (inter-sites) et γ (biome) il traduit les fortes contraintes phylogénétiques s'exerçant sur la physiologie des organismes amenant les espèces proches à occuper des habitats similaires. Faible à l'échelle α il traduit les effets de compétitions c'est à dire une répulsion des espèces aux traits écologique similaires. Autrement dit si un fort conservatisme de niche est vérifié on déduira des effets du filtre environnemental pour des communautés d'organismes proches parents tandis que des communautés d'organismes moins apparentés traduiront les effets de la compétition. Cependant la distinction entre attraction et répulsion des niches dans les phylogénies peut être difficile car elle nécessite de pouvoir trancher statistiquement entre les hypothèses alternatives, posant le problème délicat du modèle neutre en écologie.

Considérons que le conservatisme de niche est confirmé dans un gradient écologique précis, c'est alors un outil important pour l'écologie et la conservation, pour deux raisons. Premièrement cela indique que des phénomènes évolutifs sont vraisemblables en marge des distributions au sein des populations périphériques (Wiens 2005). Les limites d'aires ne sont pas que le fait de l'histoire et des limites des capacités de migration mais aussi d'effets de sélection directionnelle et de flux de gènes. On retrouve là l'argumentaire de Moritz cité plus haut. Deuxièmement le conservatisme phylogénétique de niche écologique donne une valeur supplémentaire aux phylogénies : les divergences phylogénétiques sont des mesures certes indirectes, des disparités phénotypiques. En assemblage les disparités phénotypiques sont causées, parmi d'autres, des interactions entre les organismes et avec leur environnement donc du fonctionnement des écosystèmes. Donc, compte tenu d'un conservatisme phylogénétique de la niche vérifié, la divergence phylogénétique peut être utilisée pour approcher, évaluer, la diversité fonctionnelle potentielle d'une communauté d'organismes. Les relations entre la diversité phylogénétique et les fonctions des écosystèmes sont des questions particulièrement fertiles pour l'étude des réseaux d'interactions biotiques (Srivastava et al 2012) et pour réaliser des synthèses heuristiques sur la biodiversité à l'échelle des territoires (Forest et al 2007).

Résumé de la deuxième partie

- Le pléistocène, période d'instabilité climatique s'il en est, a été le théâtre d'une diversification de la flore méditerranéenne. Les phylogénies calibrées dans le temps sont un outil important pour connecter paléoécologie et écologie actuelle.
- Face à la très forte singularité historique présente dans les écosystèmes les trajectoires évolutives et écologiques sont peu prévisibles. Cependant la diversité génétique n'est pas distribuée aléatoirement : les synthèses géographiques des structures de différenciation et de diversité génétiques sont pertinentes pour la conservation.
- Une diversité génétique structurée au sein de gradients écologiques est un argument fort supportant la vraisemblance d'adaptations locales. La connectivité au sein des gradients écologiques doit être alors une priorité de conservation.
- Le conservatisme phylogénétique des niches écologiques s'il est vérifié, indique que des phénomènes évolutifs sont plausibles en marge des distributions et que les distances phylogénétiques sont des mesures, indirectes mais néanmoins pertinentes, des disparités.

(III) Conclusion générale

Le phénomène évolutif est ininterrompu depuis l'origine de la vie et ne s'arrête pas à l'anthropocène. Se focaliser sur la diversité spécifique, sur la biodiversité comme un état donné des écosystèmes, voir les communautés d'organismes comme des assemblages d'espèces et non comme de multiples populations, c'est nier ce fait évolutif. Pierre Henri Gouyon, lors de sa conférence au congrès de la Société Française d'Ecologie à Montpellier en 2010, compare cet état conceptuel en écologie à la théorie des quatre éléments qui, autrefois, considérait le feu comme un état de la matière. Nous savons maintenant que le feu est la manifestation d'un phénomène d'oxydation et nous savons aussi que la diversité du vivant est la manifestation de l'évolution biologique.

La négation du fait évolutif en écologie a pour conséquence une croyance en la prévisibilité des phénomènes qui déterminent l'occurrence des espèces. De nombreuses études, dont certaines ont été cités ici, montrent que l'évolution des populations a été contemporaine de changements environnementaux, que le *temps écologique* et le *temps évolutif* ne font qu'un, réfutant l'idée que l'évolution se mesure en millions d'années et que l'écologie se mesure en années, en siècles, voir en millénaires. Si alors l'évolution est imprévisible, le phénomène écologique premier, c'est à dire le changement d'abondance et de distribution, l'est aussi.

En parallèle aux recherches sur la biodiversité, il faut trouver les arguments pour orienter les politiques environnementales vers le maintien des phénomènes écologiques et évolutifs plutôt que d'une richesse spécifique, d'une richesse de la rareté ou de services écosystémiques simplifiés. La piste de l'évosystème et du service évosystémique (Faith et al 2010) me semble intéressante. Cet essai récent, repose sur le concept de valeur d'option : l'évolution produit continuellement de nouvelles solutions dans un changement environnemental perpétuel, et en cela repose nos ressources, notre niche écologique et nos connaissances futures. L'évolution biologique des organismes est ici pensée comme étant la meilleure réponse aux changements environnementaux, aux périls à venir.

Montrer la réalité des phénomènes évolutifs tels que les flux de gènes, les effets de la sélection, montrer que les situation passées déterminent encore la diversité d'aujourd'hui c'est aussi renouveler l'intérêt et l'émerveillement naturaliste. Replacer l'Homme dans un système plus grand, indépendant de lui, c'est cesser de considérer la biodiversité comme un patrimoine, pour plonger plus profondément à la question des origines. Dans l'esprit d'une écologie profonde (Naess 1973), la piste est de passer de la vraisemblance d'extinction comme critère principal de vulnérabilité à celui de la vraisemblance de rupture des processus évolutifs dont les éléments clés sont les populations et les gradients écologiques. Dans le contexte des paysages méditerranéens c'est un défi politique utopique. Au moins faut-il montrer que nous pouvons bâtir un argumentaire solide scientifiquement et cela en dépassant le cadre limitant des frontières et du cloisonnement de la politique scientifique.

Motivation et problématiques

Les applications de l'écologie moléculaire en conservation sont plurielles car elles répondent à l'étude de divers niveaux d'organisation (e.g. Freeland et al. 2010, Rolland et al. 2011, Taberlet et al. 2012). La prise en compte du continuum généalogique, de l'individu aux espèces et taxons d'ordre supérieurs représente, en théorie, le meilleur lien entre les disciplines macro-écologiques et les disciplines étudiant la micro évolution (Burke et Smith 1992, Avise 2009). A cette interface et dans le cadre de la conservation de la biodiversité, voici une liste de questions auxquelles nous devons répondre.

- Qu'apportent la connaissances des structures de diversité génétique pour la conservation du vivant à l'échelle régionale et infra régionale ?
- En quoi la phylogéographie d'une endémique à distribution restreinte est-elle utile à la recherche appliquée sur la biodiversité ?
- En particulier existe-t-il une concordance entre ces différentes approches ou sont-elles autant de visions différentes et indépendantes de la biodiversité ?
- Qu'apporte la conservation d'ESUs pour la conservation de la flore, des assemblages d'espèces et des paysages ?
- A l'inverse en quoi les structures de diversité spécifique sont elles le support (« surrogate ») des structures de diversité génétique ?

Ces questions sont la déclinaison d'une même problématique; est il possible d'unifier les phénomènes et processus appréhendés à des niveaux d'organisation différents au sein de synthèses géographiques, environnementales ?

La région PACA offre un terrain d'étude exceptionnel : forts gradients écologiques, grande biodiversité et très fortes pressions anthropiques sur les milieux. Autrement dit, il s'agit de chercher de nouveaux éléments de connaissance pour insuffler de l'écologie « profonde » aux politiques environnementales, c'est à dire, de mon point de vue, de « l'évolutif ». Concrètement nous pourrions évaluer si les « trames vertes et bleues » tiennent compte des gradients écologiques, des écotones. Nous pourrions évaluer si les aires de conservation existantes protègent de l'urbanisation les aires géographiques où convergent les processus évolutifs favorisant l'émergence de diversité spécifique (spéciation) et de disparité phénotypique (adaptation).

Positionnement

L'objectif est donc de développer des arguments, ancrés dans une réalité locale et dans l'empirisme de la biologie de la conservation, pour construire un raisonnement sur la conservation des phénomènes évolutifs dans un espace géographique explicite. Cette démarche se situe donc à mi-chemin entre la Biologie de la Conservation s'appuyant sur des cas d'étude et l'approche « globalisante » de la macro-écologie (Devictor et al. 2010; Thuiller et al. 2011). Il faut bien réunir et concilier les cas d'étude mais la macro-écologie est à mon sens trop distante de l'hétérogénéité des milieux de vie pour être pertinente.

Objectifs à court terme

*Le projet que je développe actuellement s'appuie sur la thèse de Marine Pouget que je co-dirige avec Frédéric Médail et représente la suite des travaux de Biologie de la conservation sur la flore endémique initiés par la thèse de Katia Diadema (2006) et de Sami Youssef (2011). S'inscrivant dans le cas concret de la conservation de la flore du Sud Est ce projet est fortement influencé par la notion de hotspot évolutifs, du rôle de la phylogéographie et de la phylogénétique pour la conservation. Sans aller vers la notion d'écosystème, ce qui serait prématuré, il s'agit pour moi d'évaluer l'intérêt écologique des cas d'étude sur la diversité génétique et l'histoire des espèces. Ce projet devrait dans l'avenir s'enrichir des travaux de phylogéographie d'espèces communes que nous avons développé dans le cadre de la thèse de Jérémly Migliore (2012), ou sur les taxons ayant connu une grande expansion dans le passé et actuellement en situation de fragmentation dans des habitats azonaux en montagne ou sur le littoral (*Astragalus*, *Genista*, *Armeria*).*

Objectif n°1

Nous recherchons qu'elles ont été et que sont maintenant les conditions de la persistance dans deux systèmes « modèles » couplant chacun une espèce végétale et un territoire de la région PACA. Le premier est représenté par les massifs littoraux du sud de la Provence qui abritent l'endémique *Arenaria provincialis* (Sabline de Provence), soit une aire d'environ 145 km². Le deuxième est constitué des massifs littoraux du sud des Alpes-Maritimes abritant de nombreuses plantes endémiques dont *Acis nicaeensis* (Nivéole de Nice). Dans ces deux zones ateliers nous explorerons plus précisément quelle est la concordance entre la phylogéographie (*sensu lato*) du taxon endémique, la richesse spécifique, phylogénétique, l'hétérogénéité et les gradients écologiques. **L'hypothèse que nous testons s'explique en deux temps: (1) la persistance des populations sur de petits territoires est la résultante d'un ensemble de phénomènes démographiques conditionnés par l'environnement local, (2) certaines de ces conditions**

peuvent concerner simultanément le taxon endémique et l'assemblage des espèces de ce territoire. Parmi les conditions pouvant agir à ces deux niveaux (populations et communautés) l'hétérogénéité d'habitats à échelle fine est un bon candidat. La zone de plus longue persistance chez l'endémique devrait alors s'accompagner d'une plus grande diversité β . Autre possibilité, la zone de plus longue persistance peut être dotée d'une plus forte stabilité écologique, peut être parce qu'elle est au centre du gradient écologique (« mild altitude effect ») ou parce que située dans un habitat particulier tamponnant les variations climatiques, tels que des fissures de falaises, gorges et autres accidents de reliefs (refuges climatiques, Dobrowski 2011, Hampe et al. 2013). La persistance des populations devrait être alors commune à plusieurs espèces, et la zone refuge devrait gagner en diversité et d'originalité spécifique et génétique (Médail et Diadema 2009, Taberlet et al. 2012).

Nous compléterons ces travaux par une synthèse géographique des connaissances sur les structures génétiques des plantes et animaux de la région PACA et de la Ligurie en collaboration avec le Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles (projet Alcotra Biodivam 2013-2014). Ces structures seront confrontées aux zones de protections actuelles et à la pression anthropique, plus particulièrement l'urbanisation pour aborder concrètement l'aspect de la conservation.

Objectif n°2

L'identification de structures génétiques et phylogéographiques, en tant qu'histoire démographique au sein d'une distribution (phylogéographie de la Sabline ou du Myrte, Figure 12 et 15), sont la base d'aspects théoriques émergents en biologie de la conservation. Selon l'hypothèse d'une « géométrie de la distribution » (Guo 2012) les fonctionnements démographiques et les effets d'isolement seraient structurés du centre à la périphérie. Pour faire simple et du point de vue de la structure génétique, il est attendu que la diversité génétique diminue en s'éloignant du centre, tandis que la différenciation devrait augmenter vers la périphérie. **Si l'écologie est prédictive (« hard science ») alors elle doit pouvoir prévoir les changements de distribution au cours du réchauffement climatique, mais elle doit aussi tenir compte qu'un taxon n'est pas une entité indivisible, en ce sens le pouvoir de généralisation dépend aussi de la découverte des invariants empiriques au sein des distributions.**

La validation, la réfutation ou même seulement l'amélioration de l'hypothèse « centre-périphérie » (Eckert et al. 2008) est donc importante dans l'effort de doter l'écologie d'appuis théoriques. C'est aussi l'occasion de valoriser mes travaux entachés d'idiosyncrasie : les cas particuliers, singuliers n'ont de pouvoir de généralisation que quand ils sont réunis dans de vastes synthèses, ce qui est relativement aléatoire, ceci dit **si une loi théorique a un pouvoir prédictif alors elle doit fonctionner aussi dans la singularité.**

Je compte donc utiliser nos connaissances sur les structures génétiques acquises à l'échelle de distributions entières (*Arenaria provincialis*, *Myrtus communis*, *Mercurialis corsica*, *Arundo plinii*, ...) pour tester cette hypothèse. A court terme (2013-2014) je commencerai par le cas d'*Arenaria provincialis*, pour lequel nous avons des données d'abondance, d'écologie et de diversité génétique, et que j'accompagnerai d'une modélisation des flux de gènes entre populations.

Objectifs à long terme

Mes perspectives de recherches à long terme, après 2014, tiennent compte de deux tendances importantes. Premièrement, comme le relèvent Nieto Feliner (2011), Hampe et al. (2013), nous progresserons dans ces problématiques en intégrant biologie des populations et écophysiologie dans un cadre comparatif construit à partir de la connaissance des structures de diversité génétique. Mes recherches devraient donc s'ouvrir sur l'étude de l'évolution de la physiologie, des traits, des niches écologiques et des interactions biotiques. Deuxièmement, ces perspectives accompagnent la dynamique de mon laboratoire qui s'ouvre au séquençage haut débit et donc à de plus grande possibilités d'investigation du polymorphisme. Le séquençage du transcriptome et les progrès dans la connaissance des voies métaboliques offrent la possibilité d'envisager (1) une écophysiologie *in situ* et (2) la détection des adaptations dans le polymorphisme de séquence des ARNs ou de gènes candidats.

Compte tenu de ces progrès technologiques, nous devons progresser en amont (théorie, modélisation, problématique et échantillonnage) et en aval (informatique, analyses) de la production des données.

Bibliographie

- Ainouche ML, Fortune PM, Salmon A, Parisod C, Grandbastien MA, Fukunaga K, Ricou M, Misset MT 2009.** Hybridization, polyploidy and invasion: lessons from *Spartina* (Poaceae). *Biological Invasions* **11**: 1159–1173.
- Ainouche ML, Jenczewski E. 2010.** Focus on polyploidy. *New Phytologist* **186** : 1–4.
- Ainouche ML, Baumel A, Salmon A, Yannic G. 2003.** Hybridization, polyploidy and speciation in *Spartina* (Poaceae). *New Phytologist* **161**: 165-172.
- Aparicio A, Hampe Arndt, Fernández-Carrillo L, Albaladejo RG. 2012.** Fragmentation and comparative genetic structure of four mediterranean woody species: complex interactions between life history traits and the landscape context. *Diversity and Distributions* **18**: 226-235.
- Arnold ML. 2006.** Evolution Through Genetic Exchange. Oxford University Press.
- Auguste AJ, Lemey P, Pybus OG, Suchard MA, Salas RA, Adesiyun AA, Barrett AD, Tesh RB, Weaver SC, Carrington CVF. 2010.** Yellow fever virus maintenance in Trinidad and its dispersal throughout the Americas. *Journal of Virology* **84** : 9967-9977.
- Avise JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, Reeb CA, Saunders NC. 1987.** Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematic. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18** : 489-522.
- Avise JC. 2009.** Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* **36**: 3-15.
- Bachelard G. 1934.** Le nouvel esprit scientifique. Presses universitaires de France.
- Bacchetta Gianluigi, Fenu G, Grillo O, Mattana E, Venora G. 2011.** Identification of Sardinian species of *Astragalus* section *Melanocercis* (Fabaceae) by seed image analysis. **3847**: 449-454.
- Bacchetta G., Brullo S. 2006.** Taxonomic revision of the *Astragalus genargenteus* complex (Fabaceae). *Willdenowia* **36**: 157.
- Baumel A, Ainouche M L, Levasseur JE. 2001.** Molecular investigations in populations of *Spartina anglica* C.E. Hubbard (Poaceae) invading coastal Brittany (France). *Molecular ecology* **10**: 1689-701.
- Baumel A, Auda P, Torre F, Medail F. 2009.** Morphological polymorphism and rDNA internal transcribed spacer (ITS) sequence variation in *Armeria* (Plumbaginaceae) from south-eastern France. *Botanical Journal of the Linnean Society* **159**: 255-267.
- Becerra JX, Venable DL. 2008.** Sources and sinks of diversification and conservation priorities for the Mexican tropical dry forest. *PloS one* **3**: e3436.
- Blondel, J. 1997.** Biogéographie Approche écologique et évolutive. Edition Masson.
- Boulangeat I, Lavergne S, Van Es J, Garraud L, Thuiller W . 2012.** Niche breadth, rarity and ecological characteristics within a regional flora spanning large environmental gradients. *Journal of Biogeography* **39** : 204-214
- Britton T, Oxelman B, Vinnersten A, Bremer K. 2002.** Phylogenetic dating with confidence intervals using mean path lengths. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **24**:58-65
- Burke T, Seidler R, Smith H. 1992.** Editorial. *Molecular Ecology*, **1**.
- Camp W, Gilly CL. 1943.** Structure and origin of species. *Brittonia* **4** :324–385.
- Campagne P. 2007.** Processus biologiques et analyses spatio-temporelles au niveau d'un bocage de moyenne montagne. Thèse de l'Université Aix Marseille III.
- Campagne P, Affre L, Baumel A, Roche P, Tatoni T. 2008.** Fine-scale response to landscape structure in *Primula vulgaris* Huds.: does hedgerow network connectedness ensure connectivity through gene flow? *Population Ecology* **51**: 209-219.

- Campagne P, Baumel A, Affre L, Juin M, Duong N, Roche P, Tatoni T. 2009.** Genetic signs of connectivity in *Primula vulgaris* (Primulaceae) in a hedgerow network landscape. *Comptes rendus biologies* **332**: 652-61.
- Carnaval A, Hickerson M, Haddad C. 2009.** Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science* **323**: 785-789.
- Cavalli-Sforza F, Cavalli-Sforza L. 2008.** La Génétique des populations : Histoire d'une découverte. Edition Odile Jacob.
- Casazza G, Zappa E, Mariotti MG, Médail F, Minuto L. 2008.** Ecological and historical factors affecting distribution pattern and richness of endemic plant species: the case of the Maritime and Ligurian Alps hotspot. *Diversity and Distributions* **14**: 47-58.
- Cheddadi R, Fady B, François L, Hajar L, Suc J-P, Huang K, Demarteau M, Vendramin GG, Ortu E. 2009.** Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *Journal of Biogeography* **36**: 1361-1371.
- Chelaifa H, Monnier A, Ainouche ML. 2010.** Transcriptomic changes following recent natural hybridization and allopolyploidy in the salt marsh species *Spartina x townsendii* and *Spartina anglica* (Poaceae). *New Phytologist* **186**: 161-174.
- Choler P. 2002.** Les pelouses alpines à *Carex curvula* en Europe: essai de biogéographie fonctionnelle et évolutive. Thèse de l'Université Grenoble I.
- Choler P, Michalet R. 2002.** Niche differentiation and distribution of *Carex curvula* along a bioclimatic gradient in the south-western Alps. *Journal of Vegetation Science* **13**:851-858.
- Choler P, Erschbamer B, Tribsch a, Gielly L, Taberlet P. 2004.** Genetic introgression as a potential to widen a species' niche: insights from alpine *Carex curvula*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **101**: 171-6.
- Chown SL. 1997.** Speciation and rarity: separating cause from consequence. In: Kunin W. E. and Gaston K. J. (eds), *The biology of rarity*. Chapman & Hall, London, pp. 91-109.
- Comes HP. 2004.** The Mediterranean region—a hotspot for plant biogeographic research. *New Phytologist* **164**: 11-14.
- Cooper G. 1998.** Generalizations in Ecology: A Philosophical Taxonomy. *Biology & Philosophy* **13**: 555-586.
- Darwin C. 1859.** L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature. Edition Alfred Coste.
- Davis EB, Koo MS, Conroy C, Patton JL, Moritz Craig. 2008.** The California Hotspots Project: identifying regions of rapid diversification of mammals. *Molecular ecology* **17**: 120-38.
- De Candolle AP. 1815.** Flore française: ou, Descriptions succinctes de toutes les plantes qui croissent naturellement en France, disposées selon une nouvelle méthode d'analyse, et précédées par un exposé des principes élémentaires de la botanique. Librairie Desrays.
- Devictor V, Mouillot D, Meynard C, Jiguet F, Thuiller W, Mouquet N. 2010.** Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology letters* **13**: 1030-40.
- Désamoré A, Laenen B, Devos N, Popp M, González-Mancebo JM, Carine MA, Vanderpoorten A. 2011.** Out of Africa: north-westwards Pleistocene expansions of the heather *Erica arborea*. *Journal of Biogeography* **38**: 164-176.
- Désamoré A, Laenen B, González-Mancebo JM, Jaén Molina R, Bystrakova N, Martinez-Klimova E, Carine MA, Vanderpoorten A. 2012.** Inverted patterns of genetic diversity in continental and island populations of the heather *Erica scoparia* s.l. *Journal of Biogeography* **39**: 574-584.
- Diadema K. 2006.** Apport de la phylogéographie, de la dynamique et de la structure des populations pour la conservation de végétaux endémiques méditerranéens. Thèse de l'Université d'Aix-Marseille III.
- Dobzhansky Th. 1937.** Genetics and the Origin of Species. Columbia University Press.
- Dobrowski SZ 2011.** A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology* **17**: 1022-1035.

- Domínguez Lozano F, Schwartz MW. 2005.** Comparative taxonomic structure of the floras of two Mediterranean-climate regions: Iberia and California. *Diversity and Distributions* **11**: 399-408.
- Drummond AJ, Rambaut A. 2007.** BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* **7** :214–222.
- Duminil J. 2006.** Etudes Comparatives de la Structure Génétique des Plantes. Thèse de l'Université Nancy
- Duminil J, Fineschi S, Hampe A, et al. 2007.** Can population genetic structure be predicted from life-history traits? *American Naturalist* **169** : 662-672.
- Eckert CG, Samis KE, Loughheed SC. 2008.** Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular ecology* **17**: 1170-88.
- Endler JA. 1973.** Gene flow and population differentiation. *Science* **179**: 243-50.
- Etterson JR, Shaw RG. 2001.** Constraint to adaptive evolution in response to global warming. *Science* **294**:151-154.
- Fady Bruno, Conord C. 2010.** Macroecological patterns of species and genetic diversity in vascular plants of the Mediterranean basin. *Diversity and Distributions* **16**: 53-64.
- Faith DP, Magallón S, Hendry AP, Conti E, Yahara T, Donoghue MJ. 2010.** Ecosystem services: an evolutionary perspective on the links between biodiversity and human well-being. *Current Opinion in Environmental Sustainability* **2**:1–9.
- Feliner GN. 2011.** Southern European glacial refugia : A tale of tales. *Taxon*: 1-8.
- Fernando de León L, Bermingham E, Podos J, Hendry AP. 2010.** Divergence with gene flow as facilitated by ecological differences: within-island variation in Darwin's finches. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* **365**: 1041-52.
- Fiedler PL. 1986.** Concepts of rarity in vascular plant species, with special reference to the genus *Calochortus* Pursh (Liliaceae). *Taxon* **35**: 502-518.
- Fiedler PL. 1987.** Life history and population dynamics of rare and common mariposa lilies (*Calochortus* Pursh: Liliaceae). *Journal of Ecology* **75**: 977-995
- Fior S, Karis PO, Casazza G, Minuto L, Sala F. 2006.** Molecular phylogeny of the caryophyllaceae (Caryophyllales) inferred from chloroplast matK and nuclear rDNA ITS sequences. *American Journal of Botany* **93**: 399-411
- Fiz-Palacios O, Valcarcel V. 2011.** Imbalanced diversification of two Mediterranean sister genera (*Bellis* and *Bellium*, Asteraceae) within the same time frame. *Plant Systematics and Evolution* **295**: 109-118.
- Fisher RA, 1930.** The Genetical Theory of Natural Selection. The Clarendon Press.
- Ford EB. 1964.** Ecological genetics. Chapman and Hall.
- Forest F, Grenyer R, Rouget M, Davies TJ, Cowling RM, Faith DP, Balmford A, Manning JC, Proches S, van der Bank M et al. 2007** Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature* **445**:757-760.
- Freeland JR, Biss P, Conrad KF, Silvertown J. 2010.** Selection pressures have caused genome-wide population differentiation of *Anthoxanthum odoratum* despite the potential for high gene flow. *Journal of evolutionary biology* **23**: 776-82.
- Fuertes Aguilar J, Nieto Feliner G. 2003.** Additive polymorphisms and reticulation in an ITS phylogeny of thrifts (*Armeria*, Plumbaginaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **28**:430-447.
- Gavrilets S, Li H, Vose MD. 2000.** Patterns of parapatric speciation. *Evolution* **54**: 1126–1134.
- Gitzendanner MA, Soltis PS 2000.** Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. *American Journal of Botany* **87**: 783-792.
- Godsoe W. 2010.** I can't define the niche but I know it when I see it: a formal link between statistical theory and the ecological niche. *Oikos* **119**: 53-60.
- Gould SJ. 1989.** La vie est belle. Editions du Seuil.
- Gotelli NJ, Ellison AM. 2004.** A Primer of Ecological Statistics. Edition Sinauer.

- Grant PR, Weiner J. 2002.** Ecology and Evolution of Darwin's Finches. Princeton University Press.
- Grant PR, Grant BR. 2002.** Unpredictable Evolution in a 30-Year Study of Darwin's Finches. **296**: 707-711.
- Graham CH, Ron SR, Santos JC, Schneider CJ, Moritz C. 2004.** Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* **58**: 1781-1793.
- Guo Q 2012.** Incorporating latitudinal and central-marginal trends in assessing genetic variation across species ranges. *Molecular Ecology* **21**, 5396-5403.
- Gutiérrez Larena B, Fuertes Aguilar J, Nieto Feliner G. 2002.** Glacial-induced altitudinal migrations in *Armeria* (Plumbaginaceae) inferred from patterns of chloroplast DNA haplotype sharing. *Molecular Ecology* **11** :1965-1974.
- Haeckel E 1866.** Generelle Morphologie der Organismen. Reimer.
- Hampe A, Rodríguez-Sánchez F, Dobrowski S, Hu FS, Gavin DS 2013.** Climate refugia: from the Last Glacial Maximum to the twenty-first century. *New Phytologist* **197** : 16-18.
- Hamrick JL, Godt MJW. 1996.** Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **351** : 1291-1298.
- Hartl DL, Clark G. 2007.** Principles of Population Genetics, Fourth Edition. Edition Sinauer.
- Herrera CM, Bazaga P. 2008.** Adding a third dimension to the edge of a species' range: altitude and genetic structuring in mountainous landscapes. *Heredity* **100**: 275-85.
- 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.
- Honnay O, Jacquemyn H. 2007.** Susceptibility of rare and common plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conservation Biology* **21**: 824-831
- Ikeda H, Setoguchi H 2006.** Phylogeography and refugia of the Japanese endemic alpine plant, *Phyllodoce nipponica* Makino (Ericaceae). *Journal of Biogeography* **34** : 169-176
- Irwin DE. 2002.** Phylogeographic breaks without geographic barriers to gene flow. *Evolution; international journal of organic evolution* **56**: 2383-94.
- Jump AS, Peñuelas J. 2005.** Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* **8** : 1010-1020.
- Kawecki TJ. 2008.** Adaptation to Marginal Habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **39**: 321-342.
- Kingman JFC. 1982.** The coalescent. *Stochastic Process and their Applications* **13**: 235-248.
- Knowles LL. 2009.** Statistical Phylogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**: 593-612.
- Kramer AT, Fant JB, Ashley MV. 2011.** Influences of landscape and pollinators on population genetic structure: examples from three *Penstemon* (Plantaginaceae) species in the Great Basin. *American journal of botany* **98**: 109-21.
- 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.
- 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.
- Laffont-Schwob I, Dumas PJ, Pricop A, Rabier J, Miché L, Affre L, Masotti V, Prudent P, Tatoni T. 2011.** Insights on metal-tolerance and symbionts of the rare species *Astragalus tragacantha* aiming at phytostabilization of polluted soils and plant conservation. *Ecologia Mediterranea* **37**: 57-62
- Lavergne S. 2003.** Les espèces végétales rares ont-elles des caractéristiques écologiques et biologiques qui leur sont propres? Applications à la conservation de la Flore en Languedoc-Roussillon. Thèse de l'ENSA de Montpellier.

- Lavergne S, Thuiller W, Molina J, Debussche M. 2005.** Environmental and human factors influencing rare plant local occurrence, extinction and persistence: a 115-year study in the Mediterranean region. *Journal of Biogeography* **32**: 799-811.
- Lemey P, Rambaut A, Drummond AJ, Suchard MA. 2009.** Bayesian phylogeography finds its roots. *PLoS Computational Biology* **5** : e1000520.
- López de Heredia U, Carrión JS, Jiménez P, Collada C, Gil L. 2007.** Molecular and palaeoecological evidence for multiple glacial refugia for evergreen oaks on the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography* **34**: 1505-1517.
- Lortie CJ, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Michalet R, Pugnaire FI, Callaway RM. 2004.** Rethinking plant community theory. *Oikos* **107**: 433-438.
- Magri D, Fineschi S, Bellarosa R, Buonamici a, Sebastiani F, Schirone B, Simeone MC, Vendramin GG. 2007.** The distribution of *Quercus suber* chloroplast haplotypes matches the palaeogeographical history of the western Mediterranean. *Molecular ecology* **16**: 5259-66.
- Manel S, Schwartz M, Luikart G, Taberlet P. 2003.** Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* **20** : 136-142
- Maris V. 2006.** La protection de la biodiversité : entre science, éthique et politique. Thèse de l'Université de Montréal.
- Mayol M, Palau C, Rosselló J a, González-Martínez SC, Molins A, Riba M. 2012.** Patterns of genetic variability and habitat occupancy in *Crepis triasii* (Asteraceae) at different spatial scales: insights on evolutionary processes leading to diversification in continental islands. *Annals of botany* **109**: 429-41.
- Médail F, Verlaque R. 1997.** Ecological characteristics and rarity of endemic plants from southeast France and Corsica: Implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation* **3207**: 269-281.
- Médail F, Diadema K. 2009.** Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography* **36**: 1333-1345.
- Medrano M, Herrera CM 2008.** Geographical structuring of genetic diversity across the whole distribution range of *Narcissus longispathus*, a habitat-specialist, Mediterranean narrow endemic. *Annals of Botany* **102** :183-194.
- Migliore J. 2011.** Évolution et persistance des végétaux méditerranéens face à une aridification croissante du climat : le cas du myrte (*Myrtus communis* L., *Myrtaceae*). Thèse de l'Université Aix Marseille III.
- Migliore J, Baumel A, Juin M, Diadema K, Hugot L, Verlaque R, Médail F. 2011.** Genetic diversity and structure of a Mediterranean endemic plant in Corsica (*Mercurialis corsica*, Euphorbiaceae). *Population Ecology* **53** : 573-586
- Migliore J, Baumel A, Juin M, Médail F. 2012.** From Mediterranean shores to central Saharan mountains: key phylogeographical insights from the genus *Myrtus*. *Journal of Biogeography* **39** : 942-956.
- Molins A, Mayol M, Rosselló JP 2009.** Phylogeographical structure in the coastal species *Senecio rodriguezii* (Asteraceae), a narrowly distributed endemic Mediterranean plant. *Journal of Biogeography*, **36** : 1372-1383.
- Molins A, Bacchetta Gianluigi, Rosato M, Rosselló JA, Mayol M. 2011.** Molecular phylogeography of *Thymus herba-barona* (Lamiaceae) : Insight into the evolutionary history of the flora of the western Mediterranean islands. *Taxon* **60**: 1295-1305.
- Morange M. 2003.** Histoire de la Biologie Moléculaire. Edition La Découverte.
- Moritz C. 1994.** Defining “Evolutionarily Significant Units” for conservation. *Trends in ecology and evolution* **9**: 373–374.
- Moritz C. 2002.** Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. *Systematic Biology* **51**: 238-254.
- Moritz C, Faith DP. 1998.** Comparative phylogeography and the identification of genetically divergent areas for conservation. *Molecular Ecology* **7**: 419–429.
- Naess A. 1973.** The shallow and the deep, long-range ecology movement: a summary. *Inquiry* **16**: 95-100.
- Nieto Feliner G. 2011.** Southern European glacial refugia: a tale of tales. *Taxon* **60** :365-372.

- Onfray M. 2006.** Contre-histoire de la philosophie : Tome 1, Les Sagesses antiques. Edition Le livre de Poche.
- Opgenoorth L, Vendramin GG, Mao K, Miche G, Miehle S, Liepelt S, Liu J, Ziegenhagen B. 2009.** Tree endurance on the Tibetan Plateau marks the world's highest known tree line of the Last Glacial Maximum. *New Phytologist* **185** : 332-342.
- Parmesan C. 2006.** Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**: 637-669.
- Petit R.J., Csaikl U.M., Bordács S., Burg K., Coart E., Cottrell J., et al. 2002.** Chloroplast DNA Variation in European white oaks Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest Ecology and Management*, **156** : 5-26.
- Petit RJ, Hampe A, Cheddadi R. 2005.** Climate changes and tree phylogeography in the Mediterranean. *Taxon* **54**: 877-885.
- Picq P. 2007.** Lucy et l'obscurantisme. Edition Odile Jacob.
- Pigliucci M. 2002.** Are ecology and evolutionary biology “ soft ” sciences ? **39**: 87-98.
- Pigliucci M, Kaplan J. 2006.** Making Sense of Evolution. University of Chicago Press.
- Piñeiro R, Fuertes Aguilar J, Draper Munt D, Nieto Feliner G. 2007.** Ecology matters: Atlantic-Mediterranean disjunction in the sand-dune shrub *Armeria pungens* (Plumbaginaceae). *Molecular Ecology*, **16** : 2155-2171.
- Piñeiro R, Costa A, Aguilar JF, Feliner GN. 2009.** Overcoming paralogy and incomplete lineage sorting to detect a phylogeographic signal: a GapC study of *Armeria pungens*. *Botany* **87**: 164-177.
- Pouget M. 2011.** Conservation évolutive de la flore des lapiaz de Basse Provence : Apports de la phylogéographie d'*Arenaria provincialis* (Caryophyllaceae). Mémoire de M2R Bioeco, Université Aix Marseille III.
- Poisot T, Bever JD, Nemri A, Thrall PH, Hochberg ME. 2011.** A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. *Ecology Letters* **14** : 841–851.
- Postigo Mijarra JM, Barrón E, Gómez Manzaneque F, Morla C. 2009.** Floristic changes in the Iberian Peninsula and Balearic Islands (south-west Europe) during the Cenozoic. *Journal of Biogeography* **36**: 2025-2043.
- Puşçaş M. 2008.** Phytoécologie et phylogéographie des pelouses alpines à *Carex curvula* des montagnes carpatiques. Comparaison avec les autres montagnes du Système Alpin. Thèse de l'Université Grenoble I.
- Puşçaş M, Choler P, Tribsch a, Gielly L, Rioux D, Gaudeul M, Taberlet P. 2008.** Post-glacial history of the dominant alpine sedge *Carex curvula* in the European Alpine System inferred from nuclear and chloroplast markers. *Molecular ecology* **17**: 2417-29.
- Quézel P. 1978.** Analysis of the flora of Mediterranean and Saharan Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **65** : 479-534.
- Quézel P. 1985.** Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora. In : Gomez-Campo C. (ed.), Plant conservation in the Mediterranean area. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 9-24.
- Reille M. 1992.** New pollen-analytical researches in Corsica: the problem of *Quercus ilex* L. and *Erica arborea* L., the origin of *Pinus halepensis* Miller forests. *New Phytologist* **122** : 359-378.
- Rey Benayas JM, Scheiner SM. 2002.** Plant diversity, biogeography and environment in Iberia: patterns and possible causal factors. *Journal of Vegetation Science* **13**: 245-258.
- Rice WR, Hostert EE. 1993.** Laboratory experiments on speciation: what have we learned in 40 years? *Evolution* **47**: 1637–1653.
- Rodríguez-Sánchez F, Arroyo J. 2008.** Reconstructing the demise of Tethyan plants: climate-driven range dynamics of *Laurus* since the Pliocene. *Global Ecology and Biogeography* **17**: 685-695.
- Rodríguez-Sánchez F, Guzmán B, Valido A, Vargas P, Arroyo J. 2009.** Late Neogene history of the laurel tree (*Laurus* L., Lauraceae) based on phylogeographical analyses of Mediterranean and Macaronesian populations. *Journal of Biogeography* **36**: 1270-1281.

- Rodríguez-Sánchez F, Hampe Arndt, Jordano P, Arroyo J. 2010.** Past tree range dynamics in the Iberian Peninsula inferred through phylogeography and palaeodistribution modelling: A review. *Review of Palaeobotany and Palynology* **162**: 507-521.
- Rolland J, Cadotte M, Davies J, Devictor V, Lavergne S, Mouquet N, Pavoine S, Rodrigues A, Thuiller W, Turcati L, Winter M, Zupan L, Jabot F, Morlon H. 2012.** Using phylogenies in conservation : new perspectives. *Biology Letters* doi: 10.1098/rsbl.2011.1024.
- Rossetto M, Gross CL, Jones R, Hunter J. 2004.** The impact of clonality on an endangered tree (*Elaeocarpus williamsianus*) in a fragmented rainforest. *Biological Conservation* : **117**, 33–39.
- Rossetto Maurizio, Kooyman RM. 2005.** The tension between dispersal and persistence regulates the current distribution of rare palaeo-endemic rain forest flora: a case study. *Journal of Ecology* **93**: 906-917.
- Rossetto Maurizio, Kooyman R, Sherwin W, Jones R. 2008.** Dispersal limitations, rather than bottlenecks or habitat specificity, can restrict the distribution of rare and endemic rainforest trees. *American journal of botany* **95**: 321-9.
- Rossetto M, Crayn D, Ford a, Mellick R, Sommerville K. 2009.** The influence of environment and life-history traits on the distribution of genes and individuals: a comparative study of 11 rainforest trees. *Molecular ecology* **18**: 1422-38.
- Salmon A, Ainouche ML, Wendel JF. 2005.** Genetic and epigenetic consequences of recent hybridization and polyploidy in *Spartina* (Poaceae). *Molecular Ecology* **14**: 1163-1175.
- Savolainen V, Anstett MC, Lexer C, et al. 2006.** Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *Nature* **441**:210-213
- Schaal BA, Olsen KM. 2000.** Gene genealogies and population variation in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **97** : 7024-7029.
- Schönswetter P, Tribsch A, Stehlik I, Niklfeld H. 2004.** Glacial history of high alpine *Ranunculus glacialis* (Ranunculaceae) in the European Alps in a comparative phylogeographical context. *Biological Journal of the Linnean Society* **81**: 183–195
- Shipley B. 2000.** Cause and Correlation in Biology: A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference. Cambridge University Press.
- Silvertown J. 2005.** Demons in Eden: The Paradox of Plant Diversity. University of Chicago Press.
- Silvertown J, Servaes C, Biss P, Macleod D. 2005.** Reinforcement of reproductive isolation between adjacent populations in the Park Grass Experiment. *Heredity* **95**: 198-205.
- Silvertown J, Dodd M, Gowing D, Lawson C, McConway K. 2006.** Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. *Ecology* **87**:39-49.
- Snaydon RW, Davies TM. 1982.** Rapid divergence of plant populations in response to recent changes in soil conditions. *Evolution*, **36**: 289–297
- Soltis PS, Soltis DE. 2000.** The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **97** : 7051 – 7057
- Soltis DE, Albert VA, Leebens-Mack J, Bell CD, Paterson AH, Zheng C, Sankoff D, Depamphilis CW, Wall PK, Soltis PS. 2009.** Polyploidy and angiosperm diversification. *American journal of botany* **96**: 336-48.
- Soltis DE, Morris AB, McLachlan JS, Manos PS, Soltis PS. 2006.** Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Molecular ecology* **15**: 4261-93.
- Srivastava DS, Cadotte MW, MacDonald AM, Marushia RG, Mirotnic N. 2012.** Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters* **15**:637-648.
- Stanley SM. 1986.** Population Size, Extinction, and Speciation : The Fission Effect in Neogene *Bivalvia*. *Paleobiology* **12**: 89-110.
- Stebbins GL. 1950.** Variation and evolution in plants. Columbia University Press.
- Stebbins GL, Major J. 1965.** Endemism and Speciation in the California Flora. *Ecological Monographs* **35**: 1-35.

- Taberlet et al. IntraBioDiv Consortium 2012.** Genetic diversity in widespread species is not congruent with species richness in alpine plant communities. *Ecology Letters*, **15** : 1439-1448.
- Thompson J. 2005.** Plant Evolution in the Mediterranean. Oxford University Press.
- Thuiller W, Lavergne S, Roquet C, Boulangeat I, Lafourcade B, Araujo MB. 2011.** Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature* **470**: 531-4.
- Turesson G. 1923.** The scope and import of genecology. *Hereditas* **4**:171-176.
- Van de Peer Y, Fawcett J, Proost S, Sterck L, Vandepoele K. 2009.** The flowering world: a tale of duplications. *Trends in Plant Science* **14** : 680-8.
- Verlaque R, Médail F, Quézel P, Babinot JF. 1997.** Endémisme végétal et paléogéographie dans le bassin méditerranéen. *GEOBIOS* **21** : 159-166.
- Wendel JF. 2000.** Genome evolution in polyploids. *Plant Molecular Biology* **42**: 225-249.
- Weston PH, Kooyman RM. 2002.** Systematics of *Eidothea* (Proteaceae), with the description of a new species, *E. hardeniana*, from the Nightcap Range, north-eastern New South Wales. *Telopea* **9**: 821–832.
- Wiens JJ. 2005.** Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* **54**: 193-197.
- Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, Anacker BL, Buckley LB, Cornell HV, Damschen EI, Jonathan Davies T, Grytnes JA, Harrison SP, Hawkins BA, Holt RD, McCain CM, Stephens PR.** Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* **13**:1310-1324.
- Wojciechowski MF. 2005.** Astragalus (Fabaceae): A molecular phylogenetic perspective. *Brittonia* **57**: 382–396.
- Yannic G, Baumel A, Ainouche M. 2004.** Uniformity of the nuclear and chloroplast genomes of *Spartina maritima* (Poaceae), a salt-marsh species in decline along the Western European Coast. *Heredity* **93**: 182-8.
- Youssef S. 2011.** Ecologie d'une espèce endémique méditerranéenne : étude des adaptations et des facteurs déterminant sa persistance et sa distribution. Thèse de l'Université Aix-Marseille III.
- Youssef S, Baumel A. 2010.** Distribution , habitat and population size variation of *Genista lobelii* (Fabaceae) from the calcareous mountains of Basse Provence (S-E France). *Ecologia mediterranea* **36**: 63-76.
- Youssef S, Baumel A, Véla E, Juin M, Dumas E, Affre L, Tatoni T. 2011.** Factors Underlying the Narrow Distribution of the Mediterranean Annual Plant *Arenaria provincialis* (Caryophyllaceae). *Folia Geobotanica* **46**: 327-350.
- Yu Y, Harris AJ, He XJ. 2011.** RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies) 1.1 Available at <http://mnh.scu.edu.cn/sobt/blog/RASP>.